

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего
образования
«Великолукская государственная сельскохозяйственная академия»

На правах рукописи

Цветков Илья Николаевич

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

1.5.17 – Паразитология (биологические науки)

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
доцент
Кораблёв Николай Павлович

Великие Луки, 2024

Оглавление

Введение	3
1. Обзор литературы	10
1.1. Анализ гельминтофауны	10
1.2. Географическое положение и природные условия районов исследования	22
2. Материалы и методы исследования	30
Результаты исследования	38
3. Таксономический состав гельминтов кунных	38
3.1 Иллюстрированный список гельминтов кунных, обнаруженных при гельминтологических вскрытиях	38
3.2 Морфолого-таксономическая характеристика яиц гельминтов, обнаруженных копроовоскопическими методами	48
4. Эколого-биологический анализ гельминтов кунных	55
5. Распространение гельминтов кунных	80
6. Морфологическая изменчивость <i>Isthmiophora melis</i> и её связь с низким видовым разнообразием гельминтофауны речной выдры	90
7. Определение разнообразия <i>Skrjabingylus spp.</i> в Российской Федерации, на основе частичных последовательностей мДНК <i>CoxI</i>	104
Выводы	108
Список литературы	110
ПРИЛОЖЕНИЕ	135
Приложение А	135
Приложение Б	135
Приложение В	141

Введение

Куны (*Mustelidae*) – одна из наиболее разнообразных в экологическом и видовом отношении групп млекопитающих. Представители этого семейства достигли исключительной экологической радиации и видовой дивергенции – от древесных и роющих до пустынных и морских форм (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). Благодаря значительному разнообразию экологических условий среды их обитания, куны представляют очень удобный и информативный объект для гельминтолога-фауниста (Контримавичус, 1969). Исходя из биологических особенностей *Mustelidae*, это семейство подходит для исследования закономерностей эволюционного развития паразито-хозяйинных отношений как таковых. Наконец, вследствие видового разнообразия и адаптаций ко многим экосистемам, куны служат промежуточными или основными хозяевами для видов гельминтов значимых для ветеринарии и медицины. Это определяет роль *Mustelidae* как информативного индикатора для выявления лоймологически значимых видов.

К началу второй половины XX века гельминтофауна куньих уже хорошо изучена советскими и американскими паразитологами, например, А. М. Петровым (Петров, 1941), В. Т. Шималовым (Шималов, 1964), В. И. Шахматовой (Шахматова, 1966), А. А. Троицкой (Троицкая, 1960), П. Г. Ошмариным (Ошмарин, 1965), A. McIntosh (McIntosh, 1953), A. C. Chandler (Chandler, 1952), G. C. Miller и R. Harkema (Miller, Harkema, 1964), K. C. Anderson (Anderson, 1962) и многими другими. Фундаментальный труд по рассматриваемому вопросу, в котором обобщен и проанализирован огромный массив данных по гельминтам куньих представлен всемирно известной работой В. Л. Контримавичуса «Гельминтофауна куньих и пути её формирования» (Контримавичус, 1969).

Многие аспекты гельминтофауны куньих остаются малоизученными, а некоторые данные требуют обновления. К таким вопросам относятся: динамика гельминтоценозов куньих в связи с нарушением биоценологических связей при антропогенной трансформации природных экосистем, генетический полиморфизм гельминтов, зональное распространение видов гельминтов на неисследованных территориях. Во всём мире растёт заболеваемость по гельминтозам (Пашинская и др., 2018; Farrell et al., 2018; King, 2019; Specht, Keiser, 2023), что связывают с тремя факторами: ухудшением экономической обстановки, изменением климата и влиянием антропогенного фактора (Краснощёков, 1996; Сонин и др., 1997; Кириллов и др., 2012; Шакарбоев и др., 2012; Бычкова, Шендрик, 2012; Bush, Kennedy, 1994). Последние два фактора неизбежно приводят к изменениям в гельминтофауне территорий, что создаёт необходимость постоянного обновления данных. Вследствие изменения механизма циркуляции гельминтов в условиях антропопрессии ситуация по гельминтозам, имеющим ветеринарно-медицинское значение, может непредсказуемо меняться. Определение границ распространения возбудителей значимых гельминтозов в этих условиях особенно актуально. Данной задаче 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). Без знания современного ареала тех или иных возбудителей, подробного районирования их распространения невозможна эффективная организация и реализация мер профилактики и борьбы с ними. Несмотря на многочисленность и широту охвата советских гельминтологических экспедиций некоторые обширные территории России остались неисследованными в отношении гельминтофауны многих групп животных. Тверская и Псковская области остаются плохо изученными по данному вопросу по сей день. Территория этих регионов – огромный пробел в массиве информации прежде всего в отношении ареалов всех видов гельминтов, паразитирующих у хищных и, в частности, куньих. Причём для Псковской области эта проблема выражена более ярко. Сельское хозяйство, охота и лесное хозяйство, рыболовство и рыбоводство

занимают четвертое место в отраслевой структуре экономики Псковской области (Фёдоров и др., 2021). Это подчёркивает актуальность фаунистических исследований по паразитическим червям на данной территории. В республике Беларусь, граничащей с Псковской областью, установлены четыре основных очага описторхозов (Пенькевич, Субботин, 2014), а на Северо-Западе России доказано существование двух очагов (Кудрявцева, Воронин, 2021). Ключевую роль в циркуляции описторхид играют дикие околотовные хищные млекопитающие (Анисимова, Юрченко, 2016). Выявление у кунных Псковской области этой группы трематод – актуальная задача данного исследования.

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 (ЦЛБПЗ). Оба заповедника осуществляют охрану ненарушенных природных комплексов, соответственно Полистово-Ловатской болотной системы и хвойно-широколиственных южно-таежных коренных лесов на моренных водораздельных равнинах центра Русской равнины. Охранный статус, низкий уровень антропогенных преобразований и уникальность данных территорий определяют их как важный источник информации для исследования разнообразия паразитических организмов, специфики их распространения и циркуляции (Власов, 2014; Kononova, Prisniy, 2020; Burakova, Malkova, 2023).

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

Задачи исследования:

- исследовать современную фауну гельминтов и их распространение у диких кунных на освоенных человеком и особо охраняемых природных территориях в Тверской и Псковской областях;
- провести эколого-биологический анализ гельминтов кунных;

- выявить виды гельминтов, имеющих особое лоймологическое значение, определить закономерности их циркуляции и роль кунных в этом процессе;
- проанализировать морфологическую гостальную изменчивость *Isthmiophora melis*;
- определить возможные причины обеднённой гельминтофауны речной выдры и низких показателей её инвазированности;
- изучить генетическое разнообразие нематод рода *Skrjabinylus* на территории Европы.

Научная новизна

1. Впервые получены, проанализированы и обобщены материалы, характеризующие фауну и экологию гельминтов кунных, населяющих территории Тверской и Псковской областей.
2. Проанализирована роль кунных в циркуляции видов гельминтов – возбудителей природно-очаговых болезней на территории Псковской области.
3. Проведён специальный анализ паразито-хозяйинных отношений речной выдры и трематоды *Isthmiophora melis*. Сформулированы 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. Работа развивает метод использования хищных млекопитающих семейства куньи (Mustelidae) в качестве модельной группы. Результаты исследований являются вкладом в определение современного ареала и распространённости гельминтов кунных. Данные детального анализа географической распространённости видов гельминтов кунных 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.

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 в границах Тверской и Псковской областей, 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 специализации.
6. Экологическая специализация и эволюционно выработанная устойчивость выдры к гельминтам формируют обеднённый состав её гельминтофауны.
7. В европейской части России распространены *Skrjabinogylus nasicola* и *Skrjabinogylus petrowi*. Гаплотипическое разнообразие выше у *S. petrowi*, чем у *S. nasicola* и *S. chitwoodorum*.

Личный вклад диссертанта. Сбор оригинальных гельминтологических материалов, гельминтологические вскрытия, гельминтоовоскопия, формирование оригинальных гельминтологических коллекций, статистический анализ, участие в лабораторном этапе молекулярно-генетических исследований нематод рода *Skrjabinigylus*.

Апробация работы. Основные материалы диссертации были доложены и обсуждены на нескольких научно–практических мероприятиях. В их числе: Международная научно-практическая конференция «Актуальные вопросы развития агропромышленного производства», ВГСХА (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 научных отчётах по теме «Инвентаризация фауны гельминтов куньих государственного природного заповедника «Полистовский» за 2018-2022 гг. и 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, включённом в перечень ВАК Министерства образования и науки Российской Федерации.

Структура и объём диссертации: Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка цитируемой литературы из 212 источников (в том числе 114 иностранных). Текст диссертации изложен на 141 странице печатного текста, содержит 50 рисунков, 15 таблиц и 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 *Skrjabinigylus*, 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 "Полистовский государственный заповедник".

1. Обзор литературы

1.1. Анализ гельминтофауны

На момент издания основополагающей работы В. Л. Контримавичуса (Контримавичус, 1969) наиболее полно была изучена фауна гельминтов куньих большей части Советского Союза, Америки и Канады. Довольно скудными были данные о гельминтах куньих территории стран Центральной и Западной Европы, Центральной и Южной Америки, Африки, Австралии, Китая, Японии и прочих. Территория современной России так же остаётся не полностью изученной не только по узким вопросам, но и в отношении видового состава гельминтов куньих. В конце второй половины XX – начале XI века динамика исследований по данной теме отличается высокой интенсивностью. Появились новые данные по гельминтофауне куньих с ранее не изученных территорий России. Активно изучают видовой состав гельминтов куньих в Европе, Южной Америке, в странах Азии.

Исследования, выполненные на территории России

Масленниковой О. В. и соавторами проведены исследования по разнообразию гельминтов куньих на территории Кировской области. (Масленникова, 2010; Масленникова, Стрельников, 2020; Стрельников, Масленникова, 2022; Стрельников, 2023). По результатам работы получены данные по видовому составу лесной куницы и американской норки. Как показали эти авторы, в Кировской области Куница заражена двумя видами трематод: *Isthmiophora melis*, *Alaria alata*; тремя видами цестод: *Taenia martis*, *Taenia mustelae*, *Mesocetoides* sp.; двенадцатью видами нематод: *Toxocara canis*, *Molineus patens*, *Sobolevinygylus petrowi*, *Filaroides martis*, *Skrjabingylus petrowi*, *Crenosoma petrowi*, *Strongyloides martis*, *Trichinella spiralis*, *Eucoleus boehmi*, *Eucoleus*

aerophilus, *Capillaria mucronata*, *Capillaria putorii*. У норки на территории области паразитируют трематоды *A. alata*, *I. melis*, *Metorchis bilis*, *Mammorchipedium isostomum*; цестоды *Taenia mustelae*; нематоды *Mustelivingylus skrjabini*, *Capillaria putorii*, *Capillaria mucronata*, *Skrjabinigylus nasicola*, *Trichinella nativa*, *Strongyloides martis*, *S. petrowi*, *F. martis*, *Sobolevingylus petrowi*, *M. patens*, *Cr. taiga*, *Cr. petrowi*, *Oswaldocruzia filiformi*, *E. aerophilus*. При сравнении видового состава гельминтофауны американской норки природных биотопов и урбанизированных территорий авторы отметили уменьшение видового состава гельминтов более чем в 2 раза, при этом общий процент зараженных особей оставался на одном уровне. В 2022 году у американской норки в Кировской области зарегистрировано два новых вида: *Cr. taiga* и *M. skrjabini*, в 2023 году – *M. isostomum*.

Проведённые гельминтологические исследования фекалий хищных млекопитающих Уссурийского заповедника (Есаулова и др., 2010) дали следующие результаты. Американская норка заражена не идентифицированными *Strongylida*, *Capillaria putorii*, *Soboliphyme baturini*, *Hepaticola hepatica*; у выдры обнаружены яйца только одного вида гельминтов – *S. baturini*; в экскрементах барсука были обнаружены яйца трематод, *Strongylida*, *Capillaria* sp., *C. putorii*. По результатам работы отмечено, что *C. putorii* широко распространена среди диких хищных млекопитающих и в частности куньих. Яйца *H. hepatica* являются для куньих транзитными, и попадают к ним в кишечник вследствие питания грызунами. Доля проб фекалий, в которых обнаружены яйца гельминтов, у мелких куньих не превышала 10 % (у выдры – 12,5 %). В то же время доля проб фекалий, в которых обнаружены яйца *Capillaria* sp. (36 % у барсука) и *Strongylida*, оказалась высокой. Доля проб фекалий, в которых обнаружены яйца *Strongylida*, и общая доля проб фекалий, в которых обнаружены яйца гельминтов, были достоверно выше для барсука ($p < 0,05$), чем для остальных видов куньих.

В Центральном регионе России (Андреянов, 2013; Андреянов и др., 2014; Андреянов и др., 2016; Андреянов, 2018) у лесной куницы обнаружены *Isthmiophora melis*, *Opisthorchis felinus*, *Pseudamphistomum truncatum*, *Alaria alata*,

Skrjabingylus petrowi, *Eucoleus aerophilus*, *Capillaria putorii*, *Trichinella* sp., *Taenia martis* и *Macracanthorhynchus catulinus*; у каменной куницы *A. alata*, *Metorchis bilis*, *P. truncatum*, *C. putorii*, *S. petrowi*, *E. aerophilus*, *T. spiralis*, *Echinococcus multilocularis*, *Taenia martis*, *Macracanthorhynchus catulinus*; у барсука обнаружили *Trichinella nativa*; у горностая – *I. melis* и *Larvae migrans spp.*; у американской норки – *P. truncatum* и *E. aerophilus*; у ласки – *S. petrowi*.

В ходе исследований куньих в европейской и центральной Российской Федерации (Ивановская, Московская, Владимирская, Тверская, Смоленская, Костромская области) также были получены данные по заражённости гельминтами (Крючкова, 2011; Крючкова и др., 2012; Крючкова и др., 2013; Абалихин и др., 2019). Барсуки заражены 3 видами трематод: *Echinochasmus perfoliatus*, *Stichorchis subtriquetrus*, *Nanophyetus salmincola*; 9 видами нематод: *Uncinaria stenocephala*, *Ancilostoma caninum*, *Crenosoma vulpis*, *Crenosoma petrowi*, *Eucoleus aerophilus*, *Capillaria putorii*, *Spirocerca lupi*, *Trichinella spiralis*, *Strongyloides vulpis*. Так же в легких, печени и на диафрагме обнаружены личиночные формы *Paragonimus westermani*. Необычно обнаружение у барсука специфичной бобровой трематоды *S. subtriquetrus*. Авторы не приводят фотоматериалы обнаруженных гельминтов, поэтому в случае с вышеназванной трематодой мы не можем исключить ошибочную идентификацию паразита. Куницы заражены одним видом трематод: *E. perfoliatus*; одним видом цестод: *Mesocostoides lineatus*; 10 видами нематод: *U. stenocephala*, *Cr. vulpis*, *Cr. petrowi*, *Cr. taiga*, *E. aerophilus*, *Sp. lupi*, *C. putorii*, *Skrjabingylus nasicola*, *T. spiralis*, *T. pseudospiralis*. Гельминтофауна американской норки представлена двумя видами трематод: *E. perfoliatus* и *P. westermani*; а также одним видом цестод: *M. lineatus*; и одиннадцатью видами нематод: *U. stenocephala*, *A. caninum*, *Cr. vulpis*, *Cr. petrowi*, *Cr. taiga*, *T. aerophilus*, *C. putorii*, *T. spiralis*, *T. pseudospiralis*, *Filaroides martis*, *S. nasicola*. У европейской норки обнаружены гельминты одиннадцати видов: трематод три вида – *E. perfoliatus*, *P. westermani*, *N. salmincola*; нематод восемь видов – *U. stenocephala*, *Cr. vulpis*, *Cr. petrowi*, *Cr. taiga*, *E. aerophilus*, *C. putorii*, *T. spiralis*, *F. martis*. У хорей найдено семь представителей

гельминтофауны: трематод два вида – *E. perfoliatus*, *P. westermanni*; нематод пять видов – *U. stenocephala*, *Cr. petrowi*, *E. aerophilus*, *C. putorii*, *T. spiralis*.

В Воронежском заповеднике в 2001 году обнаружена новая нематода лесной куницы – *Eucoleus trophymenkovi* (Ромашов, 2001). Исследования фауны паразитических червей у диких хищных Воронежской области (Ромашова и др., 2014) показали, что у куньих паразитируют 6 видов трематод, 2 вида цестод, 10 видов нематод. У лесной куницы обнаружены *Alaria alata*, *Taenia martis*, *Uncinaria stenocephala*, *Capillaria putorii*, *C. mucronata*, *Eucoleus aerophilus*, *E. trophymenkovi*, *E. paranalis*, *Trichinella nativa*. У каменной куницы: *T. martis*, *Mesocostoides lineatus*, *U. stenocephala*, *Strongyloides martis*, *Crenosoma vulpis*, *C. putorii*, *C. mucronata*, *E. aerophilus*, *E. trophymenkovi*, *E. paranalis*, *T. nativa*. У американской норки обнаружены: *Opisthorchis felineus*, *Pseudamphistomum truncatum*, *Metorchis bilis*, *Isthmiophora melis*, *Mamorchipedium isostomum*, *C. putorii*, *C. mucronata*, *Ascaris columnaris*, *E. aerophilus*, *T. nativa*. У барсука отмечены *A. alata*, *I. melis*, *U. stenocephala*, *C. putorii*, *C. mucronata*, *E. aerophilus*, *T. nativa*. У выдры паразитируют *O. felineus*, *P. truncatum*, *M. bilis*. У ласки отмечены *I. melis*, *U. stenocephala*, *C. putorii*.

В Западной Сибири с помощью неполных гельминтологических вскрытий получены данные о гельминтах соболя, лесной куницы и их гибридов (Жигилёва, Усламина, 2016). У всех групп животных обнаружены *Capillaria putorii*, *Strongyloides martis*, *Crenosoma petrowi*, *Filaroides martis*, при превосходящих показателях заражённости куницы, минимальных показателях у соболя и промежуточных у их гибридов.

Копрологическое исследование фауны гельминтов калана и американской норки проведено на острове Беринга (Давыдова, Шиенок, 2019). У калана обнаружены трематоды *Microcephallus pirum*, нематоды *Pseudoterranova decipiens* и скребень *Corynosoma enchydriis*. Доминантными видами определены *M. pirum* и *P. decipiens*, субдоминантным – *C. enchydriis*. У норок доминировал *Diphyllobothrium sp.*, *Baylisascaris devosi* был субдоминантным и *Uncinaria stenocephala* определена наиболее редкой.

Многолетние исследования инвазированности горностаев в Камчатском крае показали, что у данного вида паразитируют *Crenosoma petrowi*, *Eucoleus aerophilus*, *Soboliphyme baturini*, *Capillaria putorii*, *Baylisascaris devosi*, *Skrjabinogylus nasicola* (Транбенкова, 2020). Горностаи в Камчатском крае чаще и интенсивнее заражены *S. nasicola*.

Исследования, выполненные в других странах Европы

В Чешской республике (Koubek et al., 2004) впервые зарегистрирован *Skrjabinogylus petrowi* у каменной куницы. Суммируя данные литературы, автор приходит к выводу, что географически *S. petrowi* распространён в восточной и северной частях Европы, отсутствует в Сибири, а на Дальнем Востоке из нематод рода *Skrjabinogylus* присутствует только *S. ryjkovi*.

В Польше в 2009 году (Popiolek et al., 2009) впервые обнаружили *Molineus patens* у горностая на территории страны, а также зарегистрировали *Crenosoma vulpis* у барсука.

В рамках исследований загрязнённости мелиорированных территорий Белорусского Полесья экскрементами хищных млекопитающих Шималовым (Шималов, 2007) исследованы фекалии хищных семейства куньих. Обнаружены яйца следующих систематических групп гельминтов. У норки обнаружены яйца и личинки четырёх таксономических групп гельминтов: *Isthmiophora melis*, Capillariidae sp., личинки Strongylida, *Acanthocephalus lucii*; у хорька: *Eucoleus aerophilus*, Strongylida sp., личинки Strongylida; у куницы четырёх групп: *Isthmiophora melis*, Taeniidae sp., *Uncinaria stenocephala*, личинки Strongylida; у выдры одиннадцати групп: Dicrocoeliidae sp., *I. melis*, Opisthorchiidae sp., Taeniidae sp., *Capillaria* sp., *U. stenocephala*, Strongylida sp., личинки Strongylida, *Baylisascaris* sp., *Acanthocephala* sp., Polymorphidae sp. Яйца и личинки гельминтов найдены в 75,8 % экскрементов.

В обзоре современной фауны гельминтов хищных млекопитающих Украины приведены данные по куньим (Kornyushin et al., 2022). У куньих паразитируют 25 видов гельминтов: 4 вида цестод – *Fimbriataenia martes*, *Mesocostoides lineatus*, *Spirometra erinaceieuropei*, *Versteria mustelae*; 6 видов

трематод – *Alaria alata*, *Apophallus donicus*, *Echinochasmus perfoliatus*, *Isthmiophora melis*, *Plagiorchis elegans*, *Pseudamphistomum truncatum*; 15 видов нематод – *Capillaria putorii*, *Crenosoma vulpis*, *Eucoleus aerophilus*, *Filaria martis*, *Molineus patens*, *Pearsonema mucronata*, *Physaloptera sibirica*, *Skrjabinigylus nasicola*, *S. petrowi*, *Spirocerca arctica*, *Strongyloides mustelorum*, *S. lutrae*, *Syphacia arvicola*, *Uncinaria stenocephala*, *Heligmosomoides* sp. Авторы указывают, что *S. arvicola* и *Heligmosomoides* sp. эпизодически встречаются у куньих, в силу своей специфичности к грызунам. По нашему мнению, в данном случае имело место не истинное паразитирование, а попадание нематод в желудочно-кишечный тракт куньих во взрослом состоянии из съеденных грызунов. Другими словами, этих нематод не стоит относить к фауне гельминтов куньих даже как случайных паразитов. В работе указано, что видовой состав гельминтов американской норки относительно небогат. Авторы объясняют этот факт тем, что в Украине американская норка интродуцент. Данное утверждение спорно, так как по всей территории расселения американской норки её гельминтофауна более разнообразна.

Также исследования по фауне гельминтов куньих в последние годы были проведены в Болгарии. У каменной куницы обнаружены *Crenosoma petrowi*, *Filaroides martis*, *Sobolevingylus petrowi*, *Eucoleus aerophilus*, *Spirocerca melesi*, *Pearsonema plica*, *Mesocestoides* sp., *Taenia* sp. (Panayotova-Pencheva, Dakova, 2021). Авторы указывают, что всего у каменной куницы паразитируют до 15 видов гельминтов на территории Болгарии, а *Spirocerca melesi* обнаружена здесь впервые. В Болгарии (Dimitrova et al., 2006) выполнены исследования по фауне акантоцефал у речной выдры: обнаружены *Acanthocephalus anguillae*, *Acanthocephalus ranae*, *Pomphorhynchus laevis*. Авторы также приводят результаты от других авторов и по различным территориям. На Кавказе у выдр регистрировали *Moniliformis moniliformis*; в Испании – *Moniliformis* sp.; в Японии – *Heterosentis plotosi*; в Швеции – *A. anguillae*, *A. lucii*; в Германии и Австрии – *A. anguillae*, *A. lucii*; в Румынии – *Acanthocephalus* sp.; в Ирландии – *Acanthocephalus* sp., *Corynosoma strumosum*; в России – *Acanthocephalus* sp., в Великобритании –

Echinorhynchus sp., *Corynosoma strumosum*; в Латвии – *Pseudoacanthocephalus* sp.; на Шетландских островах – *C. strumosum*. Ни в одном из этих случаев обнаруженные скребни не относились к паразитам собственно куньих. Авторы работы предполагают, что паразитирование этих скребней у выдры происходит вследствие постциклической передачи – выживании и паразитировании взрослых гельминтов в пищеварительном тракте так называемого постциклового хозяина.

Данные по гельминтофауне диких куньих получены в Литве (Nugaraite et al., 2014). Согласно результатам работы 92% животных были заражены гельминтами. Каменная куница и американская норка заражены *Eucoleus aerophilus*, *Capillaria putorii*, *Crenosoma schachmatovae*, *Nematoda* g. sp., *Mesocestoides lineatus*, *Cestoda* g. sp., *Isthmiophora melis*, мезоцеркариями *Strigea strigis*. У лесной куницы обнаружены только два вида – *C. putorii*, *Molineus patens*. У хоря обнаружено 5 видов гельминтов: *C. putorii*, *C. schachmatovae*, мезоцеркарии *S. strigis*, *M. patens*, *I. melis*. Чаше других паразитов встречались *I. melis* и мезоцеркарии *S. strigis*. У американской норки интенсивность инвазии *I. melis* составила 19,4, у хоря – 39, 1; интенсивность инвазии мезоцеркариями *S. strigis* у американской норки составила 5,1, у хоря – 11, 6. Экстенсивность инвазии *I. melis* у хоря составила 90%, мезоцеркариями *S. strigis* – 50%.

В Испании (Millan et al., 2004) при исследовании 26 евразийских барсуков, обнаружены трематоды: *Euryhalmis squamula*, *Brachylaima* sp.; цестоды: *Atriotenia incisa*, *Mesocestoides* sp., *Taenia* sp.; нематоды: *Capillaria putorii*, *Physaloptera* sp., *Molineus patens*, *Uncinaria criniformis*, *Strongyloides* sp., *Crenosoma* sp., *Angiostrongylus* sp. По показателям интенсивности инвазии и индексу обилия доминировали *C. putorii* и *M. patens*, а по экстенсивности инвазии – *Strongyloides* sp. Отмечено, что все исследуемые барсуки были заражены гельминтами.

В Италии проведены исследования гельминтофауны каменной куницы (Ribas et al., 2004). Обнаружены следующие виды гельминтов: трематоды – *Brachylaima* sp.; цестоды – *Taenia martis*, *Mesocestoides* sp., *Oochoristica* sp.; нематоды – *Personema plica*, *Eucoleus aerophilus*, *Capillaria putorii*, *Molineus*

patens, *Crenosoma petrowi*, *Sobolevingylus petrowi*. Узкоспецифичными для семейства Mustelidae является только *Sobolevingylus petrowi*. В другом исследовании в Испании у каменной куницы и евразийского барсука выявлены *Uncinaria criniformis*, *M. patens*, *C. putorii*, *Taenia* sp. и *Mesocestoides* sp. (Di Cerbo et al., 2008). У барсука наиболее часто встречалась *U. criniformis* с экстенсивностью инвазии 88% и средним индексом обилия 33,6, а у каменной куницы *U. criniformis* и *M. patens* с показателями 25 % и 1, 75, 25% и 0,38 соответственно.

Исследования фауны паразитических червей лесной куницы в Испании (Иберийский полуостров и Балеарский архипелаг) (Segovia et al., 2007) показали, что у лесной куницы паразитирует 17 видов гельминтов: 1 вид трематод – *Euryhelmis squamula*; 1 вид цестод – *Taenia martis*; нематод обнаружено 14 видов – *Pearsonema plica*, *Eucoleus aerophilus*, *Capillaria putorii*, *Trichinella* sp., *Uncinaria criniformis*, *Molineus patens*, *Crenosoma petrowi*, *Sobolevingylus petrowi*, *Filaroides martis*, *Baylisascaris columnaris*, *Spirocerca lupi*, *Mastophorus muris*, *Spirura rytipleurites seurati*, *Physaloptera sibirica*; 1 вид акантоцефал – *Centrorhynchus aluconis*. В работе отмечено, что *Taenia martis* – единственный вид цестод, паразитирующий у лесной куницы в Испании. Виды, для которых лесная куница впервые регистрируется в качестве хозяина: *E. squamula*, *S. lupi*, *M. muris*, *S. rytipleurites seurati*, *C. aluconis*. Последний вид впервые регистрируется для всего семейства куньих. Ранее у куниц Испании не были обнаружены *U. criniformis*, *M. patens*, *C. petrowi*. Доминирующими видами являлись *P. plica*, *E. aerophilus* и *C. putorii*. Остальные представляют сопутствующие виды.

В 2010 году в Ирландии у речной выдры и американской норки впервые обнаружена трематода *Pseudamphistomum truncatum* (Hawkins et al., 2010). Причиной появления этой трематоды в гельминтофауне вышеуказанных куньих авторы называют интродуцирование карповых видов рыб в реки Ирландии. В результате крупного исследования гельминтофауны барсуков Ирландии установлено, что видовой состав гельминтов этих куньих представлен только нематодами: *Uncinaria criniformis*, *Aelurostrongylus falciformis*, *Crenosoma melesi*,

Strongyloides sp. *E. aerophilus* и несколькими не диагностированными видами (Byrne et al., 2019). Наиболее распространённый вид нематод у барсуков – *U. criniformis* (ЭИ 59,2%) с самой высокой агрегированностью (скупенным распределением) среди прочих видов гельминтов.

В юго-восточной Европе (Франция, Португалия, Испания) Torres и соавторы (Torres et al., 2004) провели исследования гельминтофауны речной выдры. Гельминтологические вскрытия и копрологические исследования показали, что у выдры паразитируют *Phagicola* sp., *Capillaria putorii*, *Eucoleus schvalovoj*, *Strongyloides lutrae*, личинки третьей стадии нематод рода *Anisakis*, *Dirofilaria immitis*, *Gigantorhynchus* sp. Доминантный вид по данным вскрытий – *Eucoleus schvalovoj*; экстенсивность инвазии составила 46,7%. По данным исследований экскрементов доминантными видами определены *E. schvalovoj* и *S. lutrae*; экстенсивность инвазии 32,1% и 12,5% соответственно. Во Франции в 2008 году получены первые комплексные гельминтологические данные о лесном хоре, американской и европейской норкам (Torres et al., 2008). У хоря обнаружены трематоды *Troglootrema acutum*, *Euryhalmis squamula*; цестоды *Taenia tenuicollis*; нематоды *Capillaria putorii*, *Eucoleus aerophilus*, *Strongyloides mustelorum*, *Mulineus patens*, *Skrjabingylus nasicola*, *Filaroides martis*, *Crenosoma melesi*, *Centrorhynchus* sp. larvae. У европейской норки кроме вышеназванных встречались трематоды *Ascocotyle* sp., *Isthmiophora melis*, *Pseudamphistomum truncatum* и нематоды *Pearsonema plica*. У американской норки зарегистрированы *T. acutum*, *I. melis*, *Ascocotyle* sp., *I. melis*, *C. putorii*, *Pearsonema plica*, *S. mustelorum*, *M. patens*, *S. nasicola*. По результатам данного исследования наиболее разнообразным был видовой состав гельминтов у европейской норки, далее следовала американская норка и хорь, на что, по мнению исследователей, влияет разница в питании этих животных. В Португалии копрологическими методами исследовали гельминтов каменной куницы, у которой обнаружены *Crenosoma vulpis*, *Angiostrongylus* sp., *Toxocara* sp., *Toxascaris leonina*, *Ancylostomatidae* and *Strongyloides* sp. (Figueiredo et al., 2018). У европейской норки в Испании в 2016 году впервые обнаружены нематоды *Filaria martis* (Torres et al., 2016). Ранее в

семействе куньих их регистрировали только у лесной и каменной куниц. Учитывая угрожаемый статус европейской норки, новые данные о её паразитофауне имеют большую ценность.

В Дании у выдры обнаружены *Molineus patens*, *Capillaria putorii*, *Strongyloides* sp. *Physaloptera* sp. *Eucoleus aerophilus*, *Schistocephalus solidus*, *Metorchis bilis*, *Isthmiophora melis*, *Cryptocotyle* sp., *Plagiorchis* sp., *Acanthocephalus ranae* (Takeuchi-Storm et al., 2021).

Отдельно стоит упомянуть ряд работ, посвящённых исследованию гельминтов, паразитирующих в полостях черепа.

В работе М. Heddergott (Heddergott, 2009) сообщается о первом обнаружении *Skrjabinogylus petrowi* у лесной куницы в Германии. Исследования были проведены при помощи рентгеноскопии.

В работе Torres`а и соавторов (Torres et al., 2006) исследования гельминтов, паразитирующих в черепе американской норки из 7 провинций Испании, проводили при помощи рентгенографии черепов и исследований кала. У 19 из 377 животных в носовой полости обнаружены трематоды *Trogloitrema acutum* и нематоды *Skrjabinogylus nasicola* в лобных синусах. Отмечено, что указанные паразиты встречается и у европейской норки, однако их встречаемость отличается от таковой у американской норки. *T. acutum* у американского вида составила 30,4%, у европейского – 9,5 %; *S. nasicola* у американской норки – 8,7%, у европейской – 9,5%. Подобным образом были исследованы черепа чёрного хоря в Германии (Kierdorf et al., 2006). У этого хищника также были отмечены *T. acutum* и *S. nasicola*.

Исследования, выполненные в прочих странах

В Японии (Sato et al., 1999) при исследовании 38 японских соболей в северо-западной части северо-восточного региона обнаружены *Capillaria putorii* у 71% животных, *Pearsonema plica* – 5 %, *Molineus patens*– 45%, *Soboliphyme baturini*– 3%, *Isthmiophora hortensis* – 3%, *Euryhalmis constaricensis* – 29%, *Pseudotrogloitrema* sp. – 3%, *Mesocestoides paucitestis*– 18% и *S. erinacei-europaei*, larvae у 5% исследованных куньих. В этой стране от японского барсука

(*Meles anakuma*) описана новая нематода семейства Filaroididae – *Acanthocheilonema delicata* (Uni et al., 2013). По данным авторов, японская фауна Filaroididae обладает высокой эндемичностью. Поэтому возможно, что *A. delicata* встречается только в Японии.

В Бразилии получены данные о фауне гельминтов малого гризона (*Galictis cuja*), который встречается только в Южной Америке и плохо изучен в отношении паразитофауны. У этого вида обнаружены скребни *Pachysentis gethi*, трематоды *Platynosomum illiciens* и нематоды *Dioctophyme renale*, *Molineus elegans*, *Physaloptera sp.*, *Strongyloides sp.* (Correa et al., 2016). Опубликованы исследования о регистрации у этого зверька новых видов нематод – *Crenosoma brasiliense* (Vieira et al., 2012), *Filaria lorenzo* (Bagnato et al., 2022).

Новый вид трематод – *Maritrema huillini* обнаружили у южной речной выдры (*Lontra provocax*) в Северно-Западной Патагонии (Аргентина) (Flores et al., 2012). *M. huillini* – единственная трематода, обнаруженная у этих выдр на данный момент.

В Китае зарегистрирована новая нематода семейства Ancylostomatidae *Arthrostoma leucurus* из азиатского барсука (*Meles leucurus*) (Liu et al., 2022). Важность этой находки обусловлена значимостью нематод семейства Ancylostomatidae для медицины и ветеринарии. Обнаружение нового вида позволит рассматривать его в качестве возбудителя анкилостомидозов.

В 2005 году описан новый представитель рода *Skrjabinigylus* от мексиканского сунка (*Mephitis macroura*) из Коста-Рики – *S. santaceciliae* (Carreno et al., 2005). По предположению первооткрывателей новый вид может вызывать патологию черепа, как и прочие *Skrjabinigylus*. Специфичность, жизненный цикл и прочие аспекты биологии этих нематод ещё предстоит исследовать.

У росомых (*Gulo gulo*) в Канаде на основе полного митохондриального генома и 15 ядерных генов описали трихинелл нового вида – *Trichinella chanchalensis*, относимого ранее к криптическим видам (Sharma et al., 2020). На данный момент у росوماхи в Северной Америке известны четыре вида трихинелл

– *Trichinella* sp. генотипа T6, *T. nativa*, *T. pseudospiralis* и *T. chanchalensis*. Авторы исследования указывают, что открытие нового вида имеет большое значение для понимания эволюции и истории расселения трихинелл.

В Соединённых Штатах Америки активно продолжаются исследования фауны гельминтов куньих. В 2017 году в штате Калифорния у южного калана впервые обнаружили цестоду *Diphyllbothrium tetrapterum* (Young et al., 2017). Цестоды рода *Diphyllbothrium* заражают хозяина через рыбу, поэтому обнаружение этого вида у южного калана, питающегося в основном беспозвоночными, необычное явление. У выдр (*Lontra canadensis*) из США обнаружен новый вид трематод рода *Baschkirovitrema* – *B. canadense* (Dronen, 2009). Вместе с *B. incrassatum* это второй вид этого рода трематод, обнаруженный у куньих. У каланов Аляски обнаружены скребни *Profilicollis* sp. и *Corynosoma enhydri*, паразитирование которых может быть связано с гибелью каланов, а *Profilicollis* sp. могут быть опасны ещё и для людей (Shanebeck et al., 2020). У речных выдр в Арканзасе паразитируют нематоды *Dracunculus* spp. (Tumilson, Surf, 2018). В данном исследовании 184 особей выдр эти паразиты были обнаружены у 15,8% особей. Ранее в штате они зарегистрированы у 16,2% у 105 выдры. Так же они обнаружены у 3% выдр из 170 в Кентукки, у 87 % из 152 выдр в северном Онтарио (Канада) и 90% из 51 в южном Онтарио. Исследование речных выдр нескольких штатов Америки на распространённость *Diriofilaria lutrae* выявило этих нематод в Северной и Южной Каролине и в Кентукки у 80% выдр из 40 исследованных (Swanepoel et al., 2018). У горноста в штате Висконсин паразитируют нематоды *Skrjabingylus nasicola*, *Filaroides martis*. Экстенсивность инвазии первым видом составляет 97,7%, тогда как второй распределён агрегировано и обнаружен только у одной особи из ста (Dubay et al., 2014).

Таким образом, исследования фауны гельминтов куньих активно проводят по всему миру. Наиболее интенсивно этот процесс происходит в странах, где ранее такие исследования были осуществлены лишь в ограниченном объёме, таких как Бразилия, Аргентина, Чили, Германия, Испания, Италия, Франция. В

России фаунистические исследования гельминтов куньих связаны с ранее неизученными территориями, установлением генетического разнообразия и генетической идентификацией гельминтов, определением лоймологического потенциала гельминтов куньих в условиях преобразования климата и антропогенных трансформаций. В период начала 21 века получены данные о паразитических червях ранее неизученных или недостаточно изученных видов куньих, таких как малый гризон, южная выдра, азиатский барсук и прочие. Описано несколько новых видов гельминтов куньих.

1.2. Географическое положение и природные условия районов исследования

Тверская область

Тверская область расположена в северо-западной части России, на западе средней части Восточно-Европейской равнины (Рис 1.) Территория составляет 84,1 тыс. кв. км. Тверская область имеет протяжённость с запада на восток более чем на 450 км и с севера на юг – на 350 км. Заметная вытянутость территории и значительные размеры обуславливают природное и хозяйственное разнообразие (Дорофеев и др., 1992). Природные условия в разных ее частях неодинаковы, что связано как с географическим положением, так и со сложной историей развития каждого отдельного участка (Дорофеев, Хохлова, 2016). Природные комплексы очень разнообразны. Они различаются своими размерами, свойствами и внешним обликом. На территории области выделяют 4 физико-географические провинции и 23 района (Дорофеев, Хохлова, 2016).

Климат Тверской области умеренно-континентальный. Смягчающее воздействие на него оказывает приближённость к морям Атлантического океана (Дорофеев и др., 1992). В Тверской области сравнительно тёплое лето, умеренно холодная зима с устойчивым снежным покровом и хорошо выраженными

переходными сезонами. Годовая амплитуда среднемесячных температур около 25°C (Цыганов, Кузнецова, 2018).

Рельеф в значительной степени был сформирован действием ледников. Для области характерен равнинный рельеф, со всхолмленными участками и водно-ледниковыми, озёрно-ледниковыми и аллювиальными низинами.

Тверская область имеет равномерно распределённую густую речную сеть (Дорофеев и др., 1992). Всего насчитывается около 800 рек с общей длиной свыше 17 тысяч километров. Крупных рек – 21. Основная речная система – р. Волга с крупными притоками: Тверца, Тьма, Тьмака. Естественный режим реки Волга и её притоков нарушен созданием крупных водохранилищ: Верхневолжского, Вазузского, Вышневоцкого, Иваньковского (Цыганов, Кузнецова, 2018). Большая часть рек представляет собой малые реки с длиной менее 100 км. Так же в области в большом количестве присутствуют озёра, которых насчитывается 1769. Их общая площадь составляет 1,4% от общей площади области.

Наибольшую площадь территории Тверской области занимают подзолистые почвы и их подтипы: дерново-подзолистые, болотно-подзолистые (Цыганов, Кузнецова, 2018). Встречаются так же торфяные болотные почвы.

Территория Тверской области относится к зоне хвойно-широколиственных (смешанных) лесов, для неё характерно сочетание субнеморальных и неморальных типов леса (Груздева, 1989). Лесные массивы покрывают более 54% площади, что составляет 4, 5 миллионов гектар. Леса основной зональный тип растительности области (Дорофеев и др., 1992). Флора Тверской области насчитывает 1017 видов цветковых и сосудистых растений, относящихся к 432 родам и 103 семействам (Цыганов, Кузнецова, 2018). На верховых болотах встречаются тундровые растения – карликовая берёзка, морошка, клюква, голубика. В широколиственных лесах встречается дуб, клён, вяз, липа, бересклет бородавчатый и другие. Встречаются представители степной флоры – горный клевер, подмаренник настоящий, лопух войлочный. Климат благоприятствует развитию хвойных деревьев: ели и сосны. Распределение разных типов леса неравномерно, что связано с различиями природных условий и деятельностью

человека. Пойменные и заливные луга на территории области встречаются отдельными участками в среднем течении Волги, в нижнем течении Тьмы, по берегам рек Медведицы, Шоши, Осуги (Дорофеев и др., 1992). Материковые луга разнообразны и широко распространены. На возвышенных участках развиваются сухие луга, с присутствием овечьей овсяницы, чабреца, горного клевера. На склонах, где присутствует супесчаные и легкосуглинистые почвы, формируются влажные луга. Здесь обычны полевицы, трясунка, душистый колосок, клевер и другие травы. На территории области, в пониженных участках рельефа, развиваются сырые луга. Обычны белоус, луговик, душистый колосок, осока.

На территории области широко распространены болота, занимающие более 6% площади. Площадь верховых болота, более чем в два раза превышает площадь низинных (Дорофеев и др., 1992). Низинные болота чаще расположены в поймах рек и озёр, между холмами. Для них характерны тростник, осока, рогоз, вахта, сабельник. На водоразделах распространены верховые болота. Здесь господствуют сфагновые мхи, багульник, болотный мирт, голубика, брусника, клюква, морошка. В лесных верховых болотах отсутствуют лиственные деревья и произрастают только небольшие сосны.

В Тверской области зарегистрировано более 392 видов позвоночных животных. Из них рыб и круглоротых – 52, земноводных – 10, пресмыкающихся – 6, млекопитающих – 66 (Цыганов, Кузнецова, 2018). Основу фауны при этом составляют типично таёжные виды млекопитающих и птиц. Из последних широко распространены чёрный и трёхпалый дятлы, глухарь, тетерев, рябчик, снегирь. Среди млекопитающих представлены летяга, заяц-беляк, рысь, куница, лось, бурый медведь и многие другие виды.

Часть материала, используемого в настоящей работе, собрана на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ). Данная ООПТ служит эталоном естественного разнообразия лесных почв южно-таёжной подзоны (Желтухин и др., 2021). Заповедник расположен в юго-западной части Валдайской возвышенности на главном Каспийско-Балтийском водоразделе Русской равнины бассейнов рек Волги и Западной

Двины в западной подобласти лесной атлантико-континентальной климатической области (Шуйская, 2021). Средняя температура воздуха составляет 4,4°C, среднее годовое количество осадков – 760 мм. Территория заповедника и его охранный зона расположены на всхолмлённой водораздельной равнине. Плоские равнинные участки и пологие склоны заняты сильно подзолистыми почвами, оторфованными подзолами, торфянисто- и торфяно-подзолистыми глеевыми почвами, маломощными торфяниками (Желтухин и др., 2021). Заповедник входит в зону хвойно-широколиственных лесов. Здесь преобладают еловые леса, занимающие около половины площади заповедника. Еловые и елово-широколиственные леса заповедника имеют более «северный» облик, чем леса окружающих территорий, и носят переходный характер между зональным типом южной тайги и смешанных лесов. По структуре, продуктивности и видовому составу они представлены следующими основными группами: неморальными, зеленомошными, сфагновыми и травяно-болотными ельниками (Желтухин и др., 2021). Более 40% территории заняты вторичными мелколиственными лесами.

Псковская область

Псковская область расположена на северо-западе Восточно-Европейской равнины, в пределах Прибалтийской низменности (Рис. 1). Имеет общие границы с Эстонией, Латвией, и Республикой Беларусь. Площадь территории составляет 55,3 тыс. кв. км.

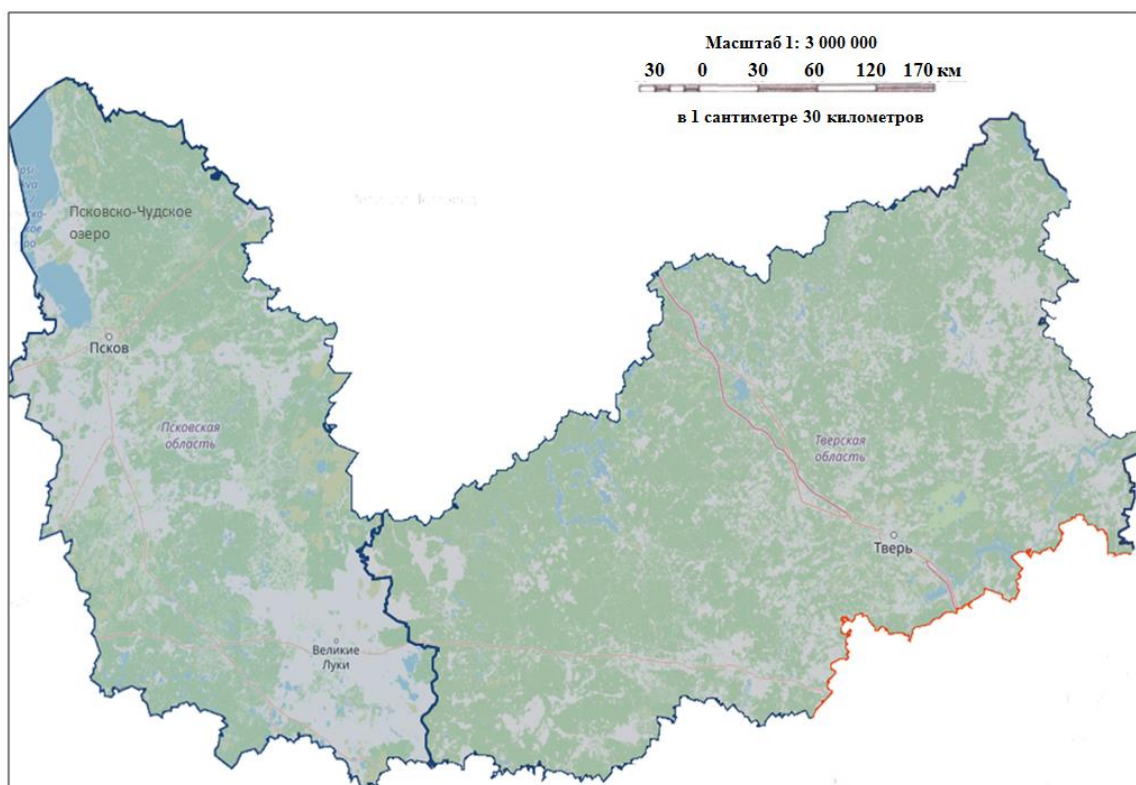


Рисунок 1. Карта Псковской и Тверской областей.

Территория области расположена в умеренном климатическом поясе, между 55° и 59° северной широты. Климат умеренно-континентальный. Через область проходит меридиональная полоса переходного климата, что обуславливает неустойчивость погоды во все сезоны года на её территории (Слинчак и др., 2000). Лето тёплое и умеренно влажное, а зима сравнительно мягкая, что характерно для морского климата.

Рельеф территории области сформирован в основном ледниками. Основные типы рельефа – моренные, озёрно-ледниковые, зандровые равнины, озо-камовые комплексы, холмистый моренный рельеф краевых гряд и ледораздельных возвышенностей. Преобладающие равнинные ландшафты не благоприятствуют формированию ярких и устойчивых микроклиматических различий (Слинчак и др., 2000). В условиях же пересечённого рельефа могут возникать существенные микроклиматические вариации, что оказывает влияние на ряд отраслей народного хозяйства и эффективность мелиорации.

Речная сеть Псковской области относится к бассейну Балтийского моря. Наиболее крупные реки – Великая, Ловать, Шелонь, Плюсса. Около 6%

территории области занимают озёра. В условиях равнинного рельефа чаще встречаются небольшие мелководные озёра с плоскими, заболоченными берегами и илистым дном. Озёра, накапливая атмосферную влагу и регулируя водный режим, создают своеобразный микроклимат. Это выражается, например, в том, что самое солнечное и тёплое место в Псковской области – Псковско-Чудское озеро. По отдалению от него в южную сторону от него средняя температура снижается (Слинчак и др., 2000). Значительные пространства области занимают болота. Сильнее всего ими занята восточная часть, где располагается Полистово-Ловатская болотная система.

Псковская область расположена в дерново-подзолистой почвенной подзоне южной тайги и смешанных лесов. Основные типы почв – подзолистые и дерново-подзолистые. На севере области заходит область подзоны южной тайги, а центральная и южная части территории находятся в пределах зоны смешанных лесов (Слинчак и др., 2000). Господствующим типом естественной растительности являются леса. Лесообразующие породы представлены в основном елью обыкновенной и сосной обыкновенной. В меньшей степени в лесах присутствует берёза, осина, ольха серая и чёрная. Луга занимают около 14% территории Псковской области и представлены суходольными, низинными и пойменными типами.

Положение территории области на границе двух природных зон обуславливает заметное разнообразие фауны (Слинчак и др., 2000). Среди видов животных встречаются представители типичные для тайги и лесостепи. Обилие водных ресурсов области формирует разнообразие ихтиофауны: здесь насчитывается более 40 видов рыб. В лесах обитают типичные промысловые животные: лось, кабан, косуля, заяц, белка, лисица, хорёк, лесная и каменная куницы, куница, выдра, горностай и другие. Успешно реинтродуцирован евроазиатский бобр. Среди видов-интродуцентов – енотовидная собака, ондатра, американская норка.

Некоторая часть материала, используемого в исследовании, была собрана на территории Полистовского государственного природного заповедника (ППЗ).

Заповедник расположен в восточной части Псковской области и включает западную часть Полистово-Ловатской болотной системы, находящейся на водоразделе рек Полисти и Ловати. Общая площадь территории, находящихся под охраной Полистовского заповедника 63 486 га. Географические координаты: 57° 00' – 57° 20' северной широты и 30° 21' – 30°44' восточной долготы. Заповедник занимает территории двух административных районов Псковской области: Локнянского и Бежаницкого.

Ландшафт имеет переходный характер с низким индексом ландшафтного разнообразия (Калуцкова, Снятков, 2013). Практически вся площадь заповедника занята крупным болотным массивом, на окраинах обычны переходные болота и леса, значительная часть которых так же заболочена (Мартынова и др., 2010). Антропогенное преобразование слабое, что связано с малой доступностью территории для транспорта, а также общей непривлекательностью местности для человека (Мартынова и др., 2010).

Климат территории заповедника умеренно-континентальный с микроклиматическими болотными особенностями. Абсолютный минимум температуры воздуха равен - 41,0°C, абсолютный максимум – + 35,0°C. Годовая сумма осадков составляет в среднем 685 мм. Преобладающие ветры зимой южные и юго-западные, летом – западные и юго-западные (Яблоков и др., 2006).

В зональном отношении растительность территории Полистовского заповедника занимает пограничное положение, так как по ней проходит граница подзона южной тайги и подтайги (Галанина, 1999). Растительность болота своеобразна, господствуют сфагновые мхи, вечнозеленые кустарнички и карликовые формы сосны (Яблоков и др., 2006). В южной и западной частях Полистовского заповедника наиболее широко представлены елово-мелколиственные, еловые леса и широколиственные породы, а в северной части побережья болота широколиственные породы составляют совсем небольшую долю от состава древесного яруса; в травяном покрове практически везде преобладают виды таежного мелкотравья (Яблоков и др., 2006). Луга пойменные сенокосные. Так же присутствуют бывшие сенокосы в местах заброшенных

деревень. Многие луга характеризуются обедненным флористическим составом вследствие мелиораций и засева травосмесями (Решетникова и др., 2006).

2. Материалы и методы исследования

Сборы гельминтологических материалов проводили на территории нескольких районов Тверской, Псковской областей с 2017 по 2022 годы.

Методом полного гельминтологического вскрытия (Ивашкин и др., 1971; Ромашов и др., 2003; Аниканова и др., 2007) исследовано 4 вида хищных млекопитающих: *Neogale vison* (n=21), *Mustela putorius* (n=13), *Martes martes* (n=33), *Lutra lutra* (n=19) – всего 86 особей (Прилож. А, Рис. 1-2). Тушки для гельминтологических исследований предоставлены охотниками-корреспондентами. Все животные добыты в результате легальной охоты.

Представляет сложность учёт количества особей *F. martis*. Эти нематоды прошивают лёгочную ткань и трудноотделимы от неё без нарушения целостности экземпляров. В литературе наиболее часто используют методику учёта по количеству узлов в лёгких, образованных этими нематодами. Этот метод не позволяет точно учесть количество особей, так как узлы могут быть разного размера и содержать разное количество особей. Для более точного учёта мы применяли следующий метод. Фрагмент лёгкого, содержащего узел с *F. martis* зажимали между двумя стёклами компрессория МИС-7 (площадь квадрата компрессория 1 см²) и определяли площадь, занимаемую узлом. Затем фрагмент извлекали из-под стекла и наносили на него каплю концентрированной соляной кислоты, ожидали начала пептолиза (несколько секунд), затем смывали кислоту. После поверхностного пептолиза нематоды легко извлекаются из ткани целыми. В узелке площадью 1 см² находится около 10 особей *F. martis*, площадью 0,5 см² – около 5 особей. Далее мы выполняли учёт *F. martis*, определяя площадь узелков.

С целью диагностики гельминтозов у куньих, обитающих на ООПТ, проведены сборы экскрементов в ЦЛГПБЗ и ПГПЗ. Поскольку на территории заповедников установлен особый природоохранный режим, при сборе материала

в полевых условиях использовали только неинвазивные методы (Рожнов и др., 2018). Копрологические методы позволяют получить достоверные данные только о фактической циркуляции тех или иных видов гельминтов у каких-либо животных на определённой территории. Оценка встречаемости морфотипов яиц гельминтов в выборке носит условный характер, и отражает реальную встречаемость тех или иных гельминтов у животных только при достаточном размере выборки и большом количестве точек сбора материала. Это обусловлено двумя факторами: 1) существует высокая вероятность подбора образцов от одной и той же особи на одном участке; 2) не каждый образец фекалий содержит пропативные стадии гельминтов даже при наличии у животных инвазии. Поэтому для объективизации результатов подбирали каждый встреченный образец экскрементов на исследуемом участке при возможно большем количестве удалённых друг от друга участков.

Сборы экскрементов проводили в летне-осенний период с 2017 по 2022 гг. С территории ЦЛГПБЗ собрано 39 проб кала, с территории ПГПЗ – 212. Всего собрана 251 проба экскрементов (Прилож. А, рис 4-6). Каждой пробе присваивали номер и помещали в пакеты с замком «зиплок». Для географического позиционирования мест сбора каждую точку обнаружения экскрементов отмечали в GPS-навигаторе. Сбор материала проводили преимущественно от околородных кунных, так как линия берегов водоёмов и водотоков почти полностью совпадает с суточными маршрутами изучаемых животных, что позволяет вести поиск эффективно. Фекалии собирали с камней, затопленных стволов и пней. Экскременты от куницы собраны на просеках и экотропах. Материал собирали с ветровальных стволов, пней и настила экологических троп. С земли или песка собирали только свежие образцы. Видовую принадлежность экскрементов определяли по их характерному внешнему виду и составу, по отпечаткам лап, оставленных животными возле них, а также с учётом местности (биотопов) на которой обнаружены экскременты. По причине трудности дифференцирования экскрементов американской норки, европейской норки и лесной хорь, материал от этих хозяев объединён в группу норки-лесной хорь (MN – *Mustela* - *Neogale*).

Для исследования кала методом флотации использовали флотационные растворы сульфата цинка плотностью $1,3 \text{ г/см}^3$ и раствор Шеатера плотностью $1,5 \text{ г/см}^3$. В пластиковом стакане с флотационным раствором размешивали 1-2 грамма экскрементов. Затем содержимое стаканчика фильтровали через двойной слой марли и переливали в пробирку. Пастеровской пипеткой добавляли флотационный раствор в пробирку в таком количестве, что бы к её краям прилипало покровное стекло. Покровное стекло укладывали на края пробирки и устанавливали пробирку в центрифугу. После центрифугирования на скорости 1300 оборотов/мин, флотат прилипает к покровному стеклу. Последнее переносили на предметное стекло и микроскопировали под увеличениями $100\times$ и $400\times$.

Для обнаружения яиц трематод и цестод применяли оригинальный метод последовательных промываний. Два-три грамма экскрементов переносили в пластиковый стакан объёмом 150 мл, заливали небольшим количеством воды, тщательно перемешивали и пропускали через четыре слоя фильтровальной салфетки. Полученную взвесь переносили в центрифужную пробирку и центрифугировали на скорости 1300 оборотов/мин в течение 1 минуты. Далее надосадочную жидкость сливали, добавляли чистую воду, пробирку взбалтывали. Операцию повторяли до полной прозрачности супернатанта. Надосадочную жидкость сливали последний раз, оставляя небольшое количество супернатанта и осадок. Полученный матрикс повторно пропускали через два слоя фильтровальной салфетки и переносили в пробирку типа Эппендорфа объёмом 1,5 мл. Данную пробирку размещали в центрифужной пробирке и центрифугировали на скорости 1300 оборотов/мин в течение 1 минуты. Таким образом, весь осадок, потенциально содержащий яйца гельминтов, концентрировали на конусообразном дне пробирки Эппендорфа. Для просветления осадка из пробирки удаляли 1 мл воды, а к остальной жидкости с осадком добавляли 0,5 мл глицерина и пипетировали. Полученную смесь забирали пастеровской пипеткой, переносили на предметное стекло, накрывали покровным стеклом и просматривали под увеличениями $100\times$, $400\times$. Метод

позволяет получать небольшой объём концентрированного осадка с минимальным количеством механических примесей, что повышает выявляемость яиц гельминтов, а также сокращает трудозатраты на изучение седимента.

Для обнаружения яиц трематод и цестод, а также как универсальный метод, мы разработали оригинальную модификацию классических методов формалин-эфирной и уксусно-эфирной седиментации. Модификация заключается в замене медицинского диэтилового эфира на ацетон, что продиктовано труднодоступностью эфира и повышенными требованиями к его хранению. Важнейшее свойство эфира, благодаря которому именно его применяют в классической седиментации это низкая плотность – $0,714 \text{ г/см}^3$. Плотность же ацетона $0,7899 \text{ г/см}^3$, то есть выше всего на $0,0759 \text{ г/см}^3$. По нашему опыту, седиментация с применением ацетона вместо эфира эффективно выявляет яйца платод и нематод. Ход работы не меняли. Использовали методические указания МУК 4.2.735-99.

Видовую диагностику имаго гельминтов проводили по определителям и другим работам, посвящённым гельминтам млекопитающих (Контримавичус, 1969; Козлов, 1977; Кириллов и др., 2012; Anderson, 2000; Gibson et al., 2002; Jones et al., 2005). Определение яиц гельминтов проводили с помощью работ по клинической паразитологии (Blagburn, Dryden, 1999; Foreyt, 2001; Baker, 2007; Bowman, 2014; Zajac et al., 2021). Изготовление тотальных и временных препаратов из взрослых форм паразитов проводили по принятым методикам (Хотеновский, 1966; Ивашкин и др., 1971). Систематика трематод приведена в соответствии с Digenetic Trematodes (Toledo, Fried, 2024); нематод в соответствии с работой Ахмеда (Ahmed) и Головачова (Holovachov) (Ahmed, Holovachov, 2021), существенно уточняющей систему нематод Де Лея (De Ley) и Блэкстера (Blaxter) (De Ley, Blaxter, 2004); цестод в соответствии с Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth (Caira, Jensen, 2017).

Для выделения ДНК средние части трех образцов нематод промывали в дистиллированной воде и измельчали пестиком в пробирке Эппендорфа на 1,5 мл, а затем обрабатывали набором для очистки геномной ДНК Wizard® SV (Promega,

Мэдисон, США) в соответствии с протоколом производителя. Нуклеотидную последовательность сегмента D2-D3 рибосомального гена большой субъединицы рибосомы амплифицировали с прямым праймером D2A (ACA AGT ACC GTG AGG GAA AGT TG) и обратным D3B (TCG GAA GGA ACC AGC TAC TA). Параметры отжига для этих праймеров: первичная денатурация при 95°C в течение 5 мин, затем 35 циклов при 94°C в течение 45 с, 50°C в течение 60 с и 72°C в течение 70 с. Две частичные последовательности митохондриального гена *CoxI* также были получены с помощью пары праймеров JB3 F (5'-TTT TTT GGG CAT CCT GAG GTT TAT-3') и JB7GED R (5'-ATC AGG ATA ATC CAA ATA YTT WCG WGG-3'). Для амплификации использовали 3'-части гена *CoxI* мтДНК длиной 650 п.н. (Bowles et al., 1992; Derycke et al., 2010). Параметры цикла ПЦР включали первичную денатурацию при 95°C в течение 5 мин, за которой следовали 35 циклов при 94°C в течение 45 с, 56°C в течение 60 с и 72°C в течение 70 с. Праймеры COI F1 и COI R2 (Kanzaki, Futai, 2002) использовали для амплификации участка мтДНК *CoxI*, расположенного ближе к 5'-концу гена. Продукты ПЦР визуализировали в 1% агарозном геле. Полосы амплифицированной ДНК вырезали из препаративного 0,8% агарозного геля. ДНК экстрагировали с использованием геля Wizard SV и системы очистки ПЦР (Promega, Мэдисон, США) и секвенировали с теми же праймерами, которые использовались для амплификации. Секвенирование с каждым праймером повторяли дважды. Полученные хроматограммы обрабатывали программой Chromas 2.4.4 для получения последовательностей. BLAST-поиск сходных последовательностей проводили в NCBI GenBank (Altschul et al., 1990). Полученные последовательности были сопоставлены с Clustal X (Thompson et al., 1997) и проанализированы с помощью MEGA 7.0.14 (Kumar et al., 2016).

Для исследования изменчивости *I. melis* изучали только половозрелых марит (n=81) от *L. lutra* (n=5), *N. vison* (n=4), *M. putorius* (n=6) и *M. martes* (n=2) из разных районов Тверской и Псковской областей. За основу взяли методику, описанную в публикации Хильдебранд (Hildebrand) и соавторов (2015). Критерием половозрелости служило наличие хотя бы одного яйца в матке

трематод. Площадь тела и гонад трематод определяли по формулам: $\text{площадь тела} = \pi \times \left(\frac{\text{длина тела}}{2}\right) \times \left(\frac{\text{ширина тела}}{2}\right)$; $\text{площадь гонад} = \pi r^2$. На первом этапе статистической обработки использовали одномерный дисперсионный анализ для определения мощности влияния факторов на морфологические параметры *I. melis*, а также для определения различий между параметрами у трематод от разных хозяев. На втором этапе применяли общий дискриминантный анализ, для определения морфологических показателей, вносящих максимальный вклад в различия между трематодами от изученных хозяев. Перед выполнением дисперсионного и дискриминантного анализов данные предварительно логарифмировали ($\log_{10}$). Статистические расчёты выполнены в программе Statistica 10.

Для определения показателей, характеризующих популяцию и сообщество гельминтов кунных, использовали программное обеспечение Quantitative Parasitology (Reiczigel et al., 2019). Определяли следующие показатели: интенсивность инвазии (ИИ), экстенсивность инвазии (ЭИ), индекс обилия (ИО), индекс несоответствия Поулина (D), индекс доминирования Ковнацки (D_i), индекс видового разнообразия.

Перед выполнением расчётов мы исключили экстремальные значения данных, значительно искажающие результаты анализа. Наличие в выборке гиперинвазированных особей хозяина нарушает меру агрегированности популяции паразитов (Евланов, Розенберг, 1992). Кроме того, это «искусственно» завышает среднеквадратичное отклонение и среднее значение выборки до неадекватных значений. Исключение экстремумов – распространённый приём при выполнении статистических расчётов. На наш взгляд в паразитологии его необходимо применять с осторожностью, и исключать из выборки экстремальные значения постепенно, проверяя адекватность расчётов после каждого изъятия. Это связано не только с искусственным понижением изменчивости данных, но преимущественно с тем, что таким образом исследователь исключает из анализа важные данные об отношениях в системе паразит-хозяин.

Среднюю ИИ оценивали методом bias-corrected and accelerated bootstrap (bootstrap BCa) с установленным уровнем достоверности доверительного интервала 95% и количеством репликаций 2000. Сравнение выборок по этому показателю производили методом bootstrap 2-sample t-test (двухвыборочный тест Стьюдента) с количеством репликаций 1000. Медианную ИИ оценивали только в попарных сравнениях. Для этого применяли медианный тест Муда (Mood's median test).

ЭИ оценивали с помощью метода Штерна для получения наиболее узкого доверительного интервала, чем при применении метода Клоппера-Пирсона. Установленный уровень достоверности доверительного интервала 95%. Для сравнения выборок по ЭИ применяли безусловный точный тест, как наиболее чувствительный метод при работе с малыми выборками.

Обилие паразитов (ИО) оценивали только в попарных сравнениях, так как индивидуальное его вычисление для каждой выборки малоинформативно. Для этого применяли bootstrap 2-sample t-test с количеством репликаций 1000. Параметр индекс обилия (ИО) показывает среднюю степень зараженности животных в исследованной выборке и при экстраполяции на локалитет или всю популяцию позволяет оценивать среднюю численность паразитов у индивидов именно в локалитете или популяции хозяев.

Агрегированность паразитов оценивали по индексу несоответствия Поулина с установленным уровнем достоверности доверительного интервала 95% и количеством репликаций 1000. Значение показателя данного индекса сопоставимо с константой негативного биномиального распределения (k) и отношением дисперсии к средней численности. Применение индекса несоответствия, на наш взгляд, предпочтительнее, так как позволяет определять доверительные интервалы для значений и использовать бутстреппинг. Показатели агрегированности двух выборок сравнивали методом двухвыборочного сравнения.

Показатель истинного видового богатства определяли с помощью Chao2 parasite species richness estimator (Chao, Chiu, 2016). Количество обнаруженных

видов паразитов сильно зависит от размера выборки изученных хозяев. Применение данного метода позволяет оценить видовое богатство гельминтов у каждого вида хозяина, нивелируя влияние размера выборки.

Индекс доминирования Ковнацки рассчитывали по формуле:

$D_i = 100 \times p_i \times N_i / N_s$, где p_i – встречаемость; $p_i = m_i / M_i$, 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).

Стандартное отклонение в тексте обозначено как SD.

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).

Для определения формы яиц гельминтов применяли индекс формы (индекс удлинённости): $V = D / L \times 100$, где D – малая ось яйца, L – большая ось яйца (Ромашов, 2000).

Диагностические и микроморфологические исследования взрослых форм и яиц гельминтов проведены на световых микроскопах Микромед-3 и стереоскопическом микроскопе МБС-9. Изображения изучаемых объектов получали при помощи цифровой камеры MD-130. Морфометрические исследования проводили в программе ScreenMeter.

Результаты исследования

3. Таксономический состав гельминтов куньих

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

3.1 Иллюстрированный список гельминтов куньих, обнаруженных при гельминтологических вскрытиях

Тип Platyhelminthes Schneider, 1873

Класс Trematoda Rudolphi, 1808

Подкласс Digenea Carus, 1863

Отряд Plagiorchiida La Rue, 1957

Подотряд Echinostomata La Rue, 1926

Семейство Echinostomatidae Looss, 1899

Вид *Isthmiophora melis* (Schränk 1788) Dietz, 1909 (Рис. 2-4).

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



Рисунок 2. *I. melis*. Марита, вентрально. Американская норка. Увеличение 40[×].



Рисунок 3. *I. melis*. Передний конец тела, вентральной стороне. Американская норка. Увеличение 100[×].

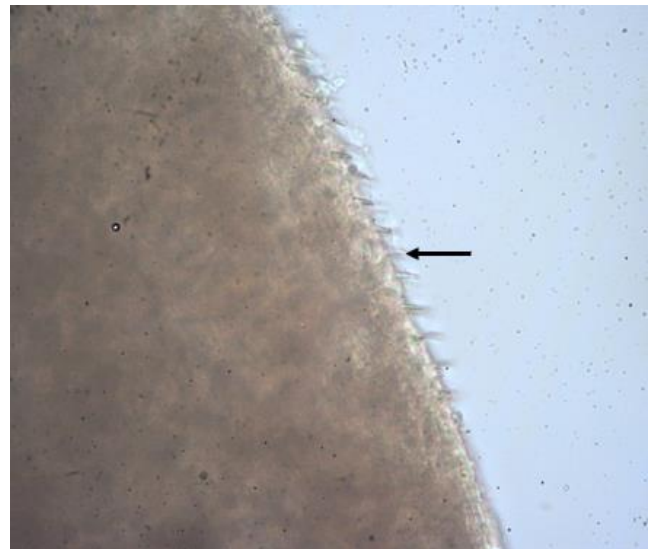


Рисунок 4. *I. melis*. Шипики на поверхности тегумента (показано стрелкой). Увеличение 400[×].

В ходе исследований отмечена существенная морфологическая изменчивость *I. melis*. Это явление мы подробно рассматриваем в главе 6.

Подотряд Xiphidiata Olson, Cribb, Tkach, Bray & Littlewood, 2003

Семейство Orchipedidae Skrjabin, 1925

Вид *Mammorchipedium isostomum*, Rudolphi, 1819; Skrjabin, 1947 (Рис. 5-7)

Хозяин: американская норка.



Рисунок 5 *M. isostomum*. Марита, общий вид, вентрально. Увеличение 40[×].



Рисунок 6. *M. isostomum*. Марита, передний конец тела. Увеличение 100[×].

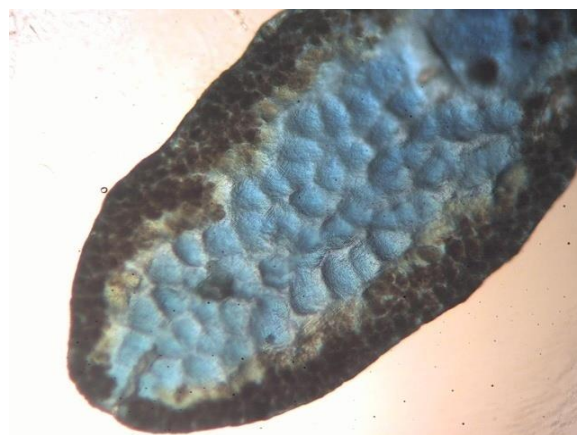


Рисунок 7. *M. isostomum*. Задний конец тела. Увеличение 100[×].

Подотряд Opisthorchiata La Rue, 1957

Семейство Opisthorchiidae Looss, 1899

Вид *Pseudamphistomum truncatum* (Rud., 1819) Lühe, 1908 (Рис. 8).

Хозяин: речная выдра, лесной хорь, американская норка



Рисунок 8. *P. truncatum*. Марита, общий вид, вентрально. Речная выдра. Увеличение 100[×].

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

Хозяин: лесной хорь

Отряд Diplostomida Olson, Cribb, Tkach, Bray & Littlewood, 2003

Семейство Strigeidae (Hall et Wigdor, 1918) Tubangui, 1922

Вид *Alaria alata* (Goeze, 1782) Krause, 1914 (Рис. 9)

Хозяин: американская норка, лесной хорь.



Рисунок 9. *A. alata*. Инцистированный мезоцеркарий. Чёрный хорь. Увеличение 100[×].

Класс Cestoda Rudolphi, 1808

Отряд Cyclophillidea Beneden in Braun, 1900

Семейство Taeniidae Ludwig, 1886

Вид *Taenia martis* Zeder, 1803 (Рис. 10-13)

Хозяин: лесная куница

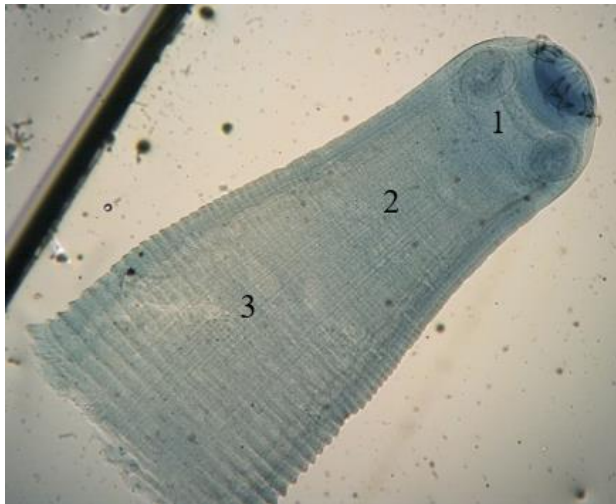


Рисунок 10. *T. martis*. 1. Сколекс; 2. Шейка; 3. Начало стробилы. Увеличение 40[×].

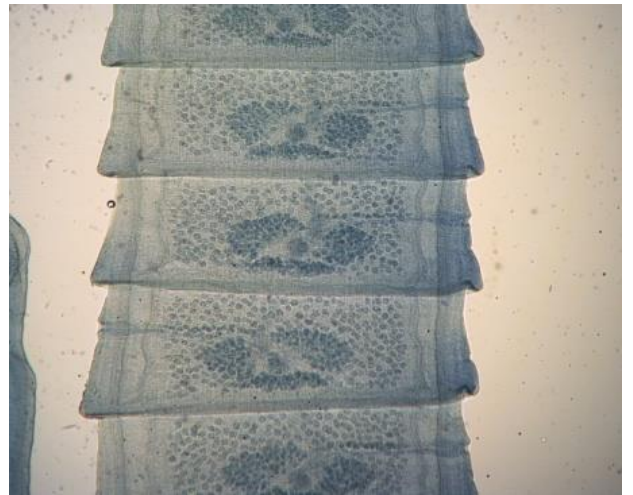


Рисунок 11. *T. martis*. Гермафродитные проглоттиды. Увеличение 40[×].

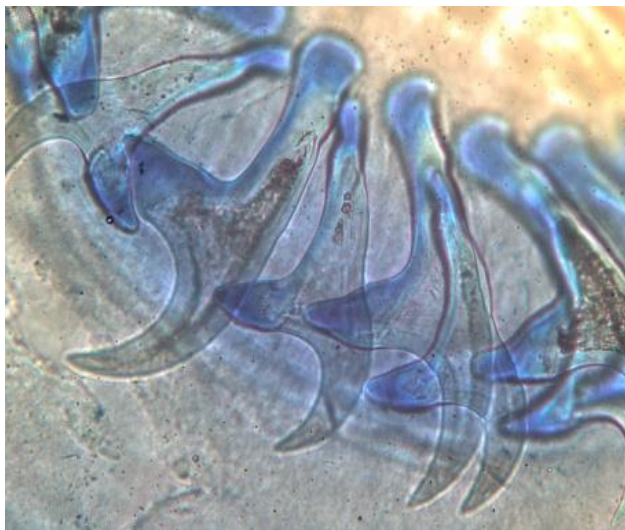


Рисунок 12. Расположение крючьев *T. martis* I и II рядов. Увеличение 400[×].

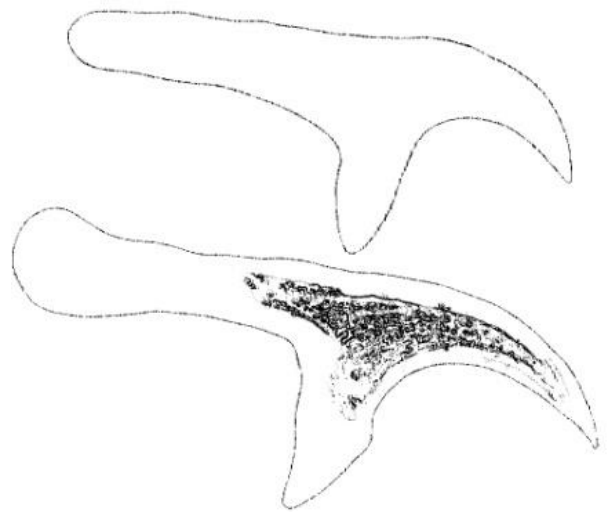


Рисунок 13. Крючья *T. martis* I и II рядов.

Семейство Mesocestoididae Perrier, 1897

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

Хозяин: лесная куница

Тип Nematoda Rudolphi, 1808

Класс Enoplea Inglis, 1932

Подкласс Dorylaimia Inglis, 1983

Отряд Trichinellida Hall, 1916

Семейство Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936.

Род Capillaria Zeder, 1800

Вид *Capillaria putorii* (Rudolphi, 1819) Travassos, 1915 (Рис. 14-15)

Хозяин: лесной хорь, американская норка, лесная куница



Рисунок 14. *C. putorii*. Хвостовой конец тела самца. 1. Бурса; 2. Спикула. Чёрный хорь. Увеличение 100[×].

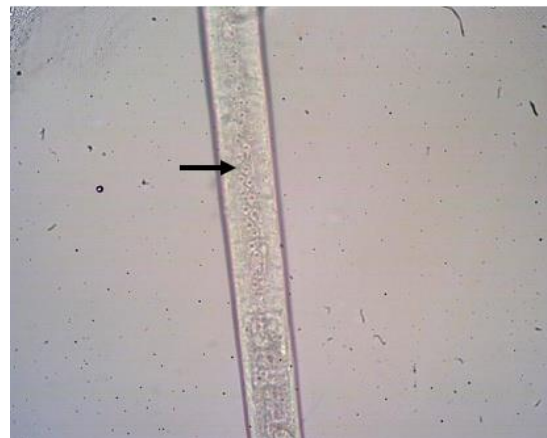


Рисунок 15. Латеральная бациллярная лента самца *C. putorii* на середине тела (показано стрелкой). Чёрный хорь. Увеличение 400[×].

Вид *Capillaria mucronata* Molin, 1858

Хозяин: американская норка, лесной хорь, лесная куница

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

Хозяин: лесная куница

Вид *Eucoleus trophimenkovi* Romashov, 2001 (Рис. 16-19)

Хозяин: лесная куница

В литературе прецеденты обнаружения данной нематоды описываются весьма редко. По мнению Б.В. Ромашова (2000), подобное явление связано с особенностями локализации паразитов и трудностями обработки лицевой части черепа. Заметим так же, что причиной нечастого упоминания этой капиллярииды в публикациях может быть неверное видовое определение. Так, нематоды, обнаруженные О. В. Масленниковой (2010) в носовых синусах куницы и определённые как *Thominx boehmi* (валидное название *Eucoleus boehmi*), по

нашему мнению, являются *E. trophimenkovi*. Учитывая, что *E. boehmi* – специфичный паразит хищных семейства Canidae, а *E. trophimenkovi* считается специфичным для лесной куницы, в вышеупомянутом случае вероятнее фигурировал последний вид.

По причине редкого упоминания приводим описание *E. trophimenkovi* на основе собственных данных: самка (n=9): длина тела – $13,03 \pm 0,75$ мм, длина стихосомы – $3,41 \pm 0,20$ мм, длина трофико-сенсорного отдела – $3,77 \pm 0,19$ мм, длина трофико-репродуктивного отдела – $9,24 \pm 0,62$ мм, стихоцитов – 35 ± 2 мм, длина 10-го стихоцита – $0,108 \pm 0,008$ мм, ширина 10-го стихоцита – $0,028 \pm 0,002$ мм, длина последнего стихоцита – $0,107 \pm 0,014$ мм, ширина последнего стихоцита – $0,040 \pm 0,005$ мм, ширина бациллярной ленты на уровне 10-го стихоцита – $0,016 \pm 0,005$ мм, максимальная ширина бациллярной ленты – $0,032$ мм, число клеток на ширину бациллярной ленты на уровне 10-го стихоцита – $3 \pm 1(2-4)$, максимальное число клеток на ширину бациллярной ленты – 6, длина яйца: $57,89 - 69,48$ мкм, ширина яйца: $23,83 - 34,89$, индекс формы яйца (n=32) – $V=44,51$ (вытянутая форма), рисунок поверхности оболочки яйца – сетчатый (Рис. 18). Самец (n=1): длина тела – $10,61$, длина стихосомы – $3,2$ мм, количество стихоцитов – 30, длина трофико-сенсорного отдела – $3,41$ мм, длина трофико-репродуктивного отдела – $7,20$ мм, стихоцитов – 35 ± 2 , длина 10-го стихоцита – $0,086$ мм, ширина 10-го стихоцита – $0,021$ мм, длина последнего стихоцита – $0,097$ мм, ширина последнего стихоцита – $0,021$ мм, ширина бациллярной ленты на уровне 10-го стихоцита – $0,005$, максимальная ширина бациллярной ленты – $0,012$ мм, число клеток на ширину бациллярной ленты на уровне 10-го стихоцита – 2, максимальное число клеток на ширину бациллярной ленты – 3, длина вооружённой части спиколярного влагалища – $0,58$ мм, длина спиколярного влагалища покрытого крупными шипиками – $0,097$ мм, расстояние от хвостового конца до сфинктера семяизвергательного канала – $1,63$ мм.

Полученные нами данные позволяют расширить сведения о морфологии этой редкой капилярииды.

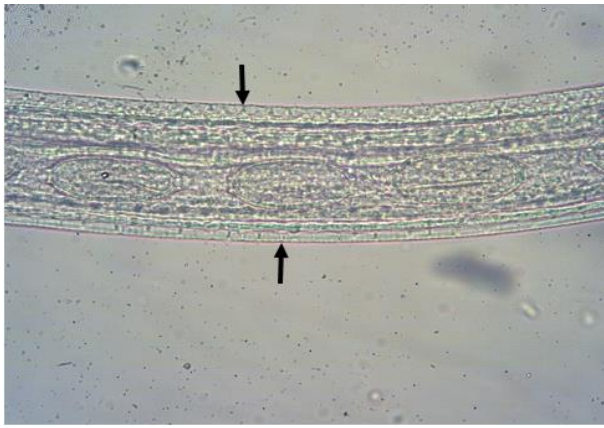


Рисунок 16. Протоки гиподермальных клеток самки *E. trophimenkovi* (показано стрелками). Увеличение 400 $\times$.



Рисунок 17. Латеральная бациллярная лента самки *E. trophimenkovi* в середине тела. Увеличение 400 $\times$.

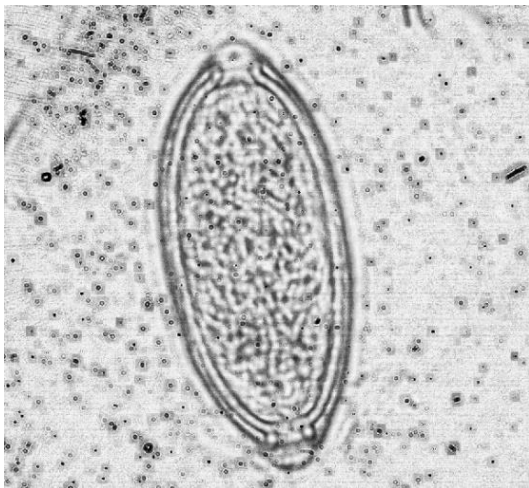


Рисунок 18. Яйцо *E. trophimenkovi*, поверхность оболочки. Увеличение 400 $\times$.



Рисунок 19. Яйцо *E. trophimenkovi*, оптический разрез. Увеличение 400 $\times$.

Семейство Trichinellidae Ward, 1097 (Рис. 20-21)

Вид *Trichinella* sp.

Хозяин: лесной хорь, лесная куница



Рисунок 20. *Trichinella* sp. Капсулы с личинками, ткани диафрагмы. Чёрный хорь. Увеличение 40[×].



Рисунок 21. *Trichinella* sp. Капсула с личинкой. Чёрный хорь. Увеличение 100[×].

Класс Chromadorea Inglis, 1932

Подкласс Chromadoria Adamson, 1987

Отряд Rhabditida Chitwood, 1933

Подотряд Rhabditina Chitwood, 1933

Семейство Metastrongylidae Leiper, 1908

Вид *Filaroides martis* Beneden, 1858 (Рис. 22)

Хозяин: американская норка, лесной хорь, лесная куница



Рисунок 22. Скопление особей *F. martis* около бронха, обнаруженное при исследовании компрессионным методом. Американская норка.

Вид *Crenosoma petrowi* Morosov, 1939 (Рис. 23-24)

Хозяин: лесная куница, американская норка, лесной хорь.



Рисунок 23. Самец *S. petrowi*. Общий вид. Лесная куница. Увеличение 40[×].



Рисунок 24. *S. petrowi*. Бурса. Увеличение 400[×].

Вид *Skrjabinigylus petrowi* Bageanow, 1936 (Рис. 25-26)

Хозяин: лесная куница, лесной хорь, американская норка



Рисунок 25. Хвостовая бурса *S. petrowi*, вентрально. Лесная куница. Увеличение 400[×].

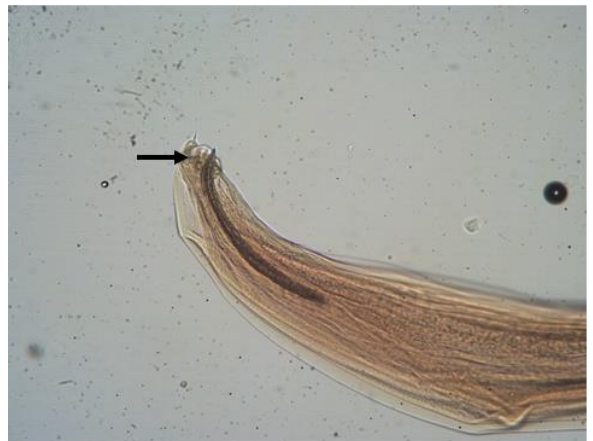


Рисунок 26. Хвостовая бурса *S. petrowi*, латерально (показано стрелкой). Лесная куница. Увеличение 100[×].

3.2 Морфолого-таксономическая характеристика яиц гельминтов, обнаруженных копроовоскопическими методами

В данной главе приводятся описание и морфометрия яиц гельминтов, обнаруженных в экскрементах изученных куньих из ООПТ.

Данные по яйцам гельминтов куньих

Семейство Echinostomatidae Railliet, 1895

Род *Isthmiophora* Lühe, 1909

Вид *I. melis* Schrank, 1788, Dietz, 1909 (Рис. 27).

Обнаружены в экскрементах выдры и группы норки-лесной хорь.

Места обнаружения: Псковская область, Полистовский заповедник

Описание: крупные, правильной формы, слегка вытянутые. Светло-коричневого цвета. На одном из полюсов крышечка, на противоположном – незначительное утолщение. Скорлупа тонкая. Размеры: $0,147 \times 0,08$ мм.



Рисунок 27. Яйцо *I. melis*. Увеличение $400\times$.

Семейство Opisthorchiidae Looss, 1899

Вид *Opisthorchiidae* sp. (Рис. 28-30)

Хозяин: выдра и группа норки-лесной хорь.

Описание: мелкие, форма вытянутая, асимметричная. Полюсы округлые. Яйцевая скорлупа толстая, гладкая. Цвет светло-коричневый. Размеры $0,11 \times 0,085$

мм. На одном из полюсов имеется крышечка, на противоположном полюсе – утолщение.



Рисунок 28. Яйцо *Opisthorchiidae* sp. Увеличение 400[×]. Выдра.

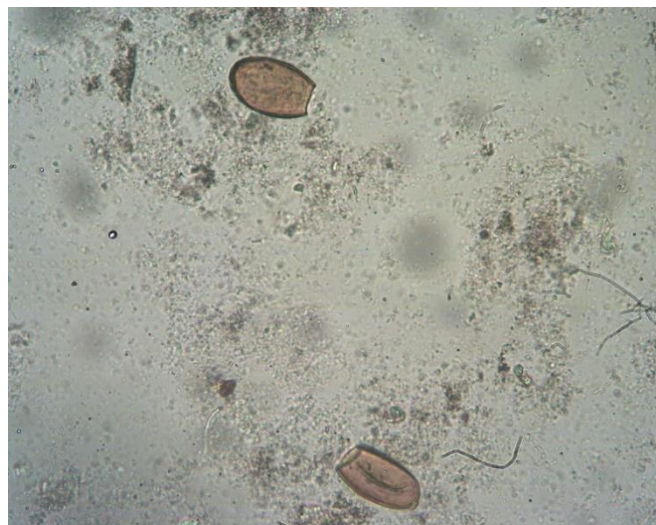


Рисунок 29. Яйца *Opisthorchiidae* sp. без крышечек. Увеличение 400[×]. Выдра.

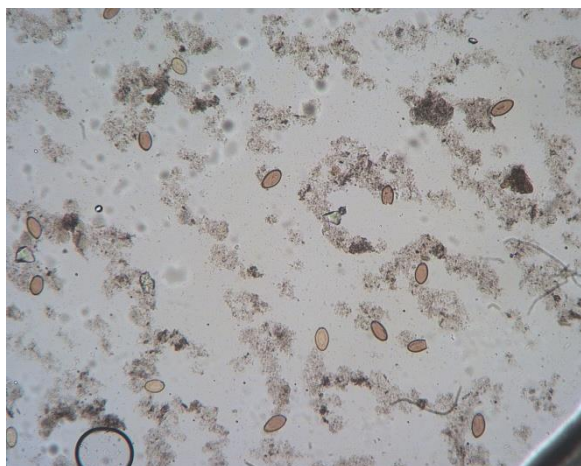


Рисунок 30. Множество яиц *Opisthorchiidae* sp. в одном поле зрения. Увеличение 100[×]. Выдра.

Семейство *Capillariidae* Neveu-Lemaire, 1936.

Род *Capillaria* Zeder, 1800

Вид *C. putorii* Rudolphi, 1819 (Рис. 31-32)

Хозяин: выдра и группа норки - лесной хорь.

Описание: форма вытянутая. Яйцевая скорлупа толстая, со множеством тонких промежуточных оболочек. На полюсах имеются пробочки. Внутри –

зародышевые клетки. Поверхность внешней оболочки яйца покрыта склероциями – бороздчато-гребневидными образованиями, которые тянутся от одного полюса яйца к другому. Размеры $0,067 \times 0,031$ мм.



Рисунок 31. Яйцо *S. putorii*. Поверхность скорлупы. Увеличение $1000\times$. Рисунок 32. Яйцо *S. putorii*. Оптический разрез. Увеличение $1000\times$.

Род *Eucoleus* Dujardin, 1845

Вид *E. aerophilus* (Creplin, 1839) Dujardin, 1845 (Рис. 33-34)

Хозяин: выдра и группа норки-лесной хорь.

Описание: форма лимоновидная, асимметричная. Цвет коричневый. Оболочка толстая. На обоих полюсах имеются пробочки, которые расположены немного ассиметрично относительно срединной оси. На поверхности скорлупы имеются бороздчато-гребневидные образования – склероции. Размеры $0,064-0,071 \times 0,030-0,032$ мм.

Автор вида *E. trophimenkovi* Б. В. Ромашов указывает, что яйца *E. aerophilus* и *E. trophimenkovi* весьма схожи в качественных диагностических признаках (Ромашов, 2001). Яйца обоих видов имеют мелкосетчатый рисунок на поверхности оболочки, а у яиц *E. aerophilus* автор обнаружил многочисленные микроуглубления. Общая форма яиц так же имеет сходства. Б. В. Ромашовым предложен способ дифференциации яиц рода *Eucoleus* по индексам формы: у *E. aerophilus* этот показатель приравнивается к 56,4 (округлая форма), у *E. trophimenkovi* к 43,7 (удлинённая форма). В нашем исследовании, проведённом на

половозрелых самках обоих видов, удалось получить только средние значения индекса формы близкие к указанным выше. У *E. trophimenkovi* и *E. aerophilus* получены индексы формы равные соответственно 45, 69 ± 3 , 77 (36,23–51,66), $CV=9,12$ ($n=30$) и 48, 59 ± 3 , 27(43,47–53,44), $CV=6,73$ ($n=13$). У случайно выбранных отдельно взятых яиц не удалось выделить индексы формы яиц столь же чётко. В самках имелись яйца совершенно разной формы. Среднее значение длины яиц *E. trophimenkovi* составляет $0,064 \pm 0,002$ (0,06 – 0,069), $CV=3,74$; ширины – $0,03 \pm 0,001$ (0,025–0,032), $CV=5,24$. У *E. aerophilus* эти показатели соответственно равнялись $0,067 \pm 0,004$ (0,058–0,072), $CV=6,1$; $0,032 \pm 0,03$ (0,03–0,035), $CV=4,26$. При невысоком значении коэффициента вариации длины и ширины яиц, значения индекса формы у данных капиляриид сильно отклоняются от установленного Б. В. Ромашовым. Такие же результаты были получены и по дискретно взятым яйцам, выделенным из самок, чтобы исключить сжимающее воздействие стенок матки на форму яиц. Однако в кале яйца встречаются по отдельности, от разных особей. В таких условиях вероятность объективной оценки среднего значения индекса формы исключена. Считаем, что невозможно отличить яйца нематод рода *Eucoleus* по индексам формы. Пока не будет найден более достоверный метод дифференцирования обсуждаемых объектов, яйца рода *Eucoleus*, обнаруженные в экскрементах лесной куницы, по нашему мнению, следует определять, как *Eucoleus sp.*



Рисунок 33. Яйцо *E. aerophilus*. Поверхность скорлупы. Увеличение 400[×]. Группа MN.

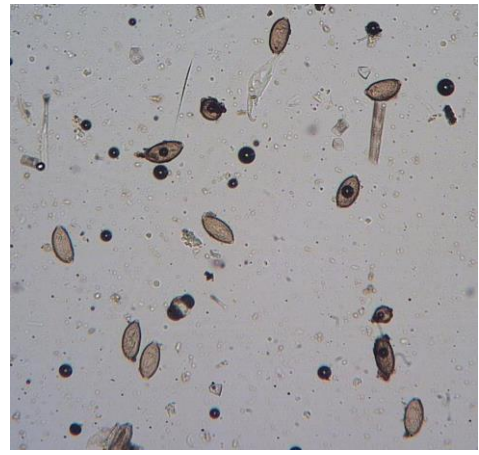


Рисунок 34. Несколько яиц *E. aerophilus* в одном поле зрения. Увеличение 100[×]. Группа MN.

Данные по транзитным и неопределённым до вида яйцам гельминтов

Тип Platyhelminthes Schneider, 1873

Класс Trematoda Rudolphi, 1808

Подкласс Digenea Carus, 1863

Отряд Diplostomida Olson, Cribb, Tkach, Bray & Littlewood, 2003

Семейство Schistosomatidae Loss, 1899

Schistosomatidae sp. 1 (Рис. 35)

Обнаружены в экскрементах группы норки-лесной хорь.

Места обнаружения: Псковская область, Полистовский заповедник.

Описание: крупные, вытянутые на полюсах. Скорлупа тонкая. Цвет сероватый, местами светло-коричневый. Один полюс заметно вытянут и ровно закруглён, противоположный – сильно вытянут и слегка заострён. Внутри – зародыш. Размеры: 0,092×0,042мм.

Примечание: транзитные яйца шистосоматид водоплавающих птиц.

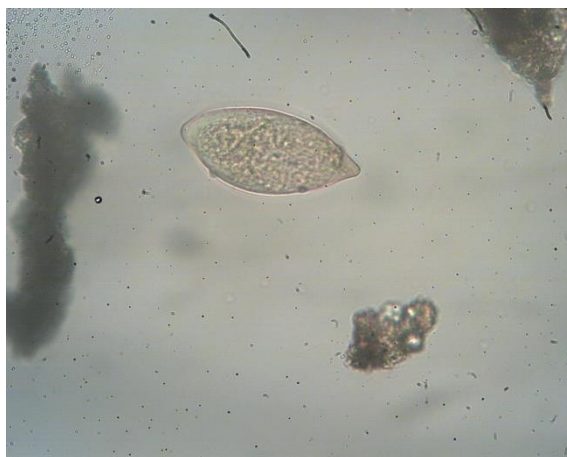


Рисунок 35. Яйцо Schistosomatidae sp. 1 Увеличение 400[×].

Schistosomatidae sp. 2 (Рис. 36)

Обнаружены в экскрементах группы норки-лесной хорь.

Места обнаружения: Псковская область, Полистовский заповедник.

Описание: очень крупные, эллипсоидной формы. Скорлупа толстая. Цвет: серый. Оба полюса незначительно вытянуты и имеют тупой конец. Внутри – подвижный зародыш. Размеры: 0,144×0,081 мм.

Примечание: транзитные яйца шистосоматид водоплавающих птиц.



Рисунок 36. Яйцо Schistosomatidae sp. 2. Увеличение 400[×].

Тип Nematoda Rudolphi, 1808

Класс Chromadorea Inglis, 1932

Отряд Rhabditida Chitwood, 1933

Семейство Strongyloididae Chitwood et McIntosh, 1934

Род Strongyloides (Grasii, 1879) Stiles et Hassal, 1902

Вид *Strongyloides* sp. (Рис. 37)

Хозяин: выдра и группа норки-лесной хорь.

Места обнаружения: Тверская обл., Центрально-Лесной заповедник.

Описание: форма овальная. Цвет – светло-серый. Оболочка яйца тонкая, гладкая. Внутри яйца – сформированная личинка, свёрнутая несколько раз.

Размеры: 0,054× 0,033мм



Рисунок 37. Яйцо *Strongyloides* sp. Увеличение 400[×].

4. Эколого-биологический анализ гельминтов куных

У куных обнаружено 16 видов гельминтов. У *Neogale vison* фактически паразитируют 10 видов гельминтов, у *Mustela putorius* – 10, у *Lutra lutra* – 2 и у *Martes martes* – 12 видов. Фауна гельминтов куных характеризуется значительным преобладанием количества видов нематод. Далее по разнообразию видов следуют трематоды и цестоды соответственно (Рис. 38).

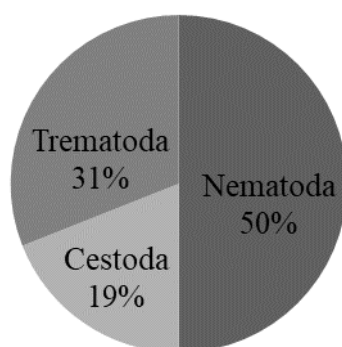


Рисунок 38. Доли основных систематических групп гельминтов куных.

По значениям индекса доминирования Ковнацки к видам доминантам относятся *Isthmiophora melis* (16,36) и *Capillaria putorii* (10,71). К субдоминантам относится *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), *Mesocestoides 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)

Наиболее богатый видовой состав гельминтов установлен у лесной куницы. Фактически у неё обнаружено 12 видов гельминтов. Показатель истинного видового разнообразия – $13,0 \pm 0,4$; 95% д. и. 13–13,9. Узкий доверительный интервал и незначительная стандартная ошибка среднего позволяет с высокой вероятностью предполагать, что в нашем исследовании не обнаружен только один

вид из прогнозируемых тринадцати. После куницы по разнообразию фауны гельминтов находятся лесной хорь и американская норка. Количество видов гельминтов, фактически обнаруженных у них – 10. Видовой состав гельминтов у этих кунных практически идентичен, за исключением двух видов: *M. isostomum*, обнаруженного только у норки и *M. bilis*, зарегистрированного только у хоря. Показатель истинного видового разнообразия гельминтов хоря составил $14,2 \pm 6,7$; 95% д.и. 10,5 – 48,3. Точность расчётов намного ниже, чем у куницы, особенно в отношении доверительного интервала. Если полагаться на показатель истинного видового богатства, то в нашем исследовании у хоря не обнаружено, по крайней мере, 4 вида гельминтов. Истинное видовое богатство норки оценивается в $14,3 \pm 6,9$; 95% д.и. 10,5 – 49,1, что весьма близко к показателю чёрного хоря. У норки не обнаружено 4 вида паразитических червей. Наименьшее количество видов гельминтов обнаружено у выдры – 2, а показатель Чжао 2 для неё рассчитать не удалось. Степень сходства видового состава гельминтов изученных кунных приведена в Таблице 1 и на Рисунке 39. Максимальное сходство наблюдается в видовом составе гельминтов американской норки и лесного хоря. Далее следуют норка и куница, хорь и куница; норка и выдра, хорь и выдра. Замыкают ряд выдра и куница, у которых выявлено наименьшее сходство видового состава гельминтофауны.

Таблица 1. Матрица сходств по данным индекса Жаккара (качественные данные).

	<i>N.vison</i>	<i>M.putorius</i>	<i>L.lutra</i>	<i>M.martes</i>
<i>N.vison</i>	0	0,75	0,18	0,57
<i>M.putorius</i>	0,75	0	0,18	0,57
<i>L.lutra</i>	0,18	0,18	0	0,07
<i>M.martes</i>	0,57	0,57	0,07	0

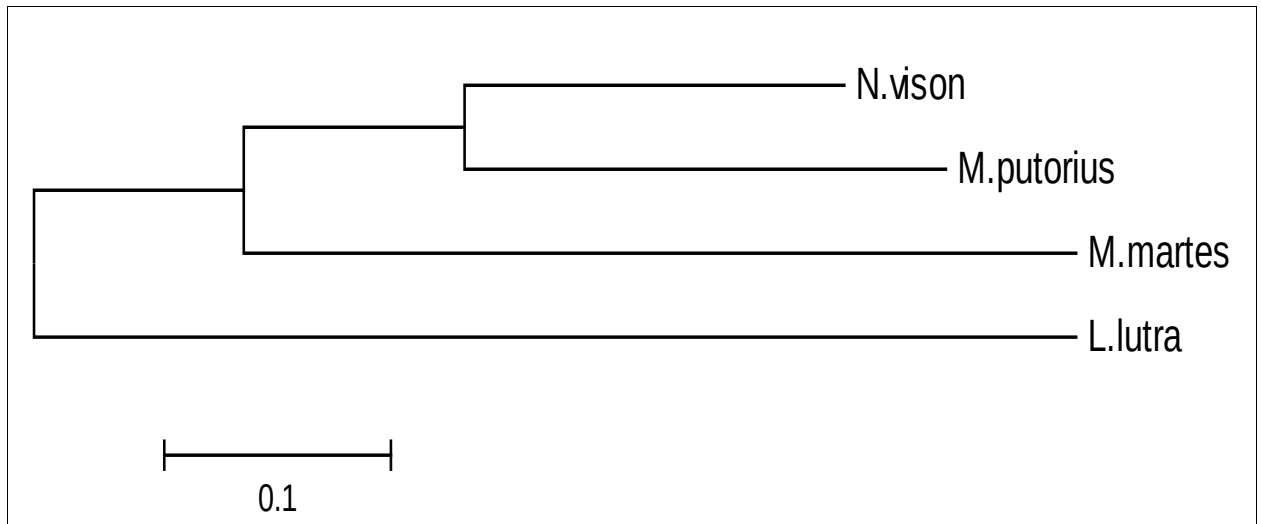


Рисунок 39. Дендрограмма сходства гельминтофауны исследованных куньих по индексу Жаккара (качественные данные), Neighbor-Joining

Высокое сходство видового состава гельминтов норки и хоря обусловлено значительным перекрытием экологических ниш этих видов, схожестью биотопического распределения и питания. Несмотря генерализацию и сходство в питании, экология куницы и хоря имеет значительные отличия, которые проявляются в тяготении хоря к водно-болотным местообитаниям, тогда как куница редко посещает такие территории. Американская норка в равной степени приспособлена к добыванию пищи в воде и на суше. Последнее проявляется в охоте на мелких млекопитающих и птиц. Вышеизложенные факторы обуславливают заметное сходство гельминтофауны норки и куницы, хоря и куницы. Хотя биотопическое распределение и питание выдры, хоря и норки значительно перекрывается, видовой состав гельминтофауны последних двух видов существенно отличаются от такового у выдры. Это обусловлено стенофагией и стенобионтностью выдры, что значительно сокращает для неё контакт с разнообразным инвазионным началом. Наконец сходство гельминтофауны выдры и куницы самое низкое из исследованных пар куньих. Куница, как генералист лесных экосистем, имеет слабые трофико-хорологические связи с водной средой. Это ограничивает её контакт с инвазионными стадиями гельминтов, локализующимися в гидробионтах. Выдра в силу полуводного образа жизни, заражена исключительно паразитами, инвазирующими хозяина через рыб

или амфибий. Анализ инвазированности куньих приведён ниже по тексту. Показатели инвазированности приведены в Таблицах 2-6.

Остаются недостаточно изученными пути заражения куньих нематодами *F. martis*, *Cr. petrowi* и *S. petrowi* и в частности роль паратенических хозяев – мелких млекопитающих в этом процессе (Anderson, 2000). Без однозначного ответа остаётся вопрос, каков основной источник заражения куньих: гастроподы или мелкие млекопитающие? В случае с капилляриидами родов *Capillaria* и *Eucoleus* в качестве возможного источника заражения предполагают дождевых червей (Масленникова, 2010; Гаевская, 2016; Anderson, 2000; Torres, 2001; Conboy, 2009; Traversa, 2010). На наш взгляд эти представления неудовлетворительно объясняют заражение представителей семейства куньих вышеупомянутыми нематодами по двум причинам. Во-первых, питание олигохетами и моллюсками не типично для видов куньих, исследованных в данной работе. Высокие показатели заражённости куньих этими нематодами не могут быть достигнуты через питание столь редким в их рационе кормом. В. Л. Контримавичус указывает, что беспозвоночные имеют малое значение в питании куньих, за исключением барсуков и скунсов (1969). Это подтверждают специальные исследования экологии Mustelidae (Данилов, Туманов, 1976; Сидорович, 1997; Туманов, 2003; Данилов, 2017). Вторая причина исходит из первой. Такие нематоды как *F. martis* и *S. petrowi* – это специфичные для куньих гельминты. Их специфичность не могла сложиться на базе таких редких событий как питание куньих моллюсками.

Известно, что для успешного заражения *F. martis* восприимчивый хозяин должен проглотить личинку третьей стадии (Stockdale, Anderson, 1970). Однако известные особенности трофической экологии изученных Mustelidae позволяют усомниться, что типичный путь заражения мелкими куньими этими нематодами – потребление брюхоногих моллюсков. Более вероятным путём заражения может быть инвазирование посредством какого-либо резервуарного хозяина. Так, Андерсон (Андерсон, 2000) указывает, что при экспериментальном введении мышам инвазионных личинок, они инкапсулировались в печени. В исследовании

Ланкастера и Андерсона (Lankester, Anderson, 1966) показано, что мелкие млекопитающие выступают в качестве паратенических хозяев для многих *Metastrongiloidea*, в том числе и для *F. martis*. Экстенсивность инвазии этой нематоды у куницы и хоря имеет самые высокие показатели в сравнении с другими гельминтами (ЭИ 76,5% и 86,7% соответственно). У американской норки *F. martis* встречается заметно реже других гельминтов (ЭИ=28,6%). 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 ($p=0,0006$). Сравнение средней ИИ показало, что куница не отличается от норки ($p=0,198$) и хоря ($p=0,227$). Норка и хорь отличаются по этому показателю ($p=0,058$). Сравнение медианной ИИ не выявило отличий между куницей и хорём ($p=0,4887$), куницей и норкой ($p=0,1686$), норкой и хорём ($p=0,1312$). Значение индекса агрегированности *F. martis* в популяции куницы не высок ($D=0,49$; 95% д. и. 0,39–0,6), что говорит о том, что имаго сравнительно равномерно рассеяны в популяции куницы. Похожий показатель демонстрирует хорь ($D=0,44$; 95% д.и. 0,34–0,63). В противоположность им показатель агрегированности *F. martis* у американской норки довольно высокий ($D=0,8$; 95% д.и. 0,67–0,89), что указывает на значительную концентрацию имаго этих нематод в отдельных особях американской норки. Проверка показателей агрегированности выявила значимые отличия между агрегированностью *F. martis* у куницы и норки ($p\leq 0,05$). Между куницей и хорём, между хорём и норкой различия не обнаружены ($p>0,05$). Такая расстановка отличий значений (отличаются только противоположные значения показателей, при отсутствии отличий между средним и обоими крайними) между показателями указывает, что различия между хозяевами по агрегированности выглядят следующим образом: максимальное значение демонстрирует *F. martis* у норки, затем следуют с небольшим расхождением куница и хорь. ИО *F. martis* достоверно различается между куницей и норкой ($p\leq 0,001$) и не достоверно, между куницей и хорём ($p>0,05$). Различия между хорём и норкой достоверны ($p\leq 0,01$). Сравнение обилия *F. martis* в популяциях хозяев показывает, что

максимальная средняя численность нематод наблюдается у хоря (28,93; SD=25,09), затем у куницы (18,53; SD=16,88) и норки (4,33; SD=9,8).

Жизненный цикл *Skrjabinylus petrowi* так же имеет массу неизвестных деталей. Известен только первый промежуточный хозяин этих нематод – *Succinea putris*. Однако для понимания того, как куньи заражаются *S. petrowi* этих данных недостаточно, так как в питании куньих моллюски играют крайне низкую роль. Мы предполагаем, что дальнейшее распространение *S. petrowi* после развития в моллюске может происходить подобно другим представителям рода *Skrjabinylus*, которые изучены более подробно в этом отношении. Для *S. chitwoodorum* известно использование в качестве резервуарного хозяина рептилий, амфибий, мышей и даже рыб (американский сомик *Ameiurus nebulosus*) (Hobmaier, 1941; Lankester, 1983). Эксперименты, проведённые И. Хансоном (Hansson, 1967) показали, что заражение куньих *S. nasicola* может происходить с участием *Sorex araneus*. Масштабные исследования, проведённые Вебером (Weber, 1986), показали, что в эксперименте возможно заразить полёвок *Myodes glareolus* личинками *S. nasicola* с последующим инвазированием окончательного хозяина после поедания им полёвок. Инвазирование куньих *S. nasicola* через амфибий и рептилий предполагали так же Р. Л. Гамбл и Р. Р. Риве (Gamble, Riewe, 1982). По встречаемости этих нематод 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 ($p=0,1667$). Показатели агрегированности не демонстрируют значимых различий между норкой, хорём и куницей. Сравнение индексов обилия показало, что 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* ($p\geq 0,05$). Исходя из приведённых данных, максимальный показатель обилия *S. petrowi* демонстрирует в популяции чёрного хоря, затем куницы и норки. Существуют представления, что *S. petrowi*

специфичен в отношении рода *Martes*, а *S. nasicola* специфичен к родам подсемейства Mustelinae. По нашим данным, *S. petrowi* достигает такой же высокой численности в популяции хоря, как и куницы. Это согласуется с проведённым нами анализом нуклеотидных последовательностей, подтверждающих принадлежность нематод от хоря к *S. petrowi* (Глава 7).

Учитывая данные литературы, мы предполагаем, что жизненный цикл *F. martis* и *S. petrowi* протекает по схемам, показанным на Рисунках 40 и 41.

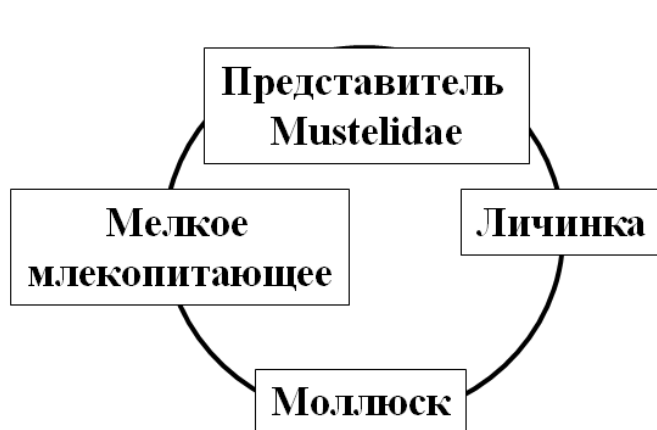


Рисунок 40. Схема предполагаемого жизненного цикла *F. martis*.

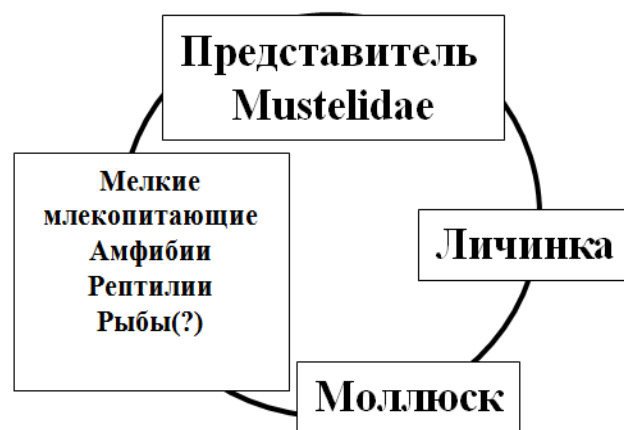


Рисунок 41. Схема предполагаемого жизненного цикла нематод рода *Skrjabinigilus*.

Несмотря на отсутствие полноценных данных, удовлетворительно описывающих жизненные циклы *F. martis* и нематод рода *Skrjabinigilus* нам представляется необходимым иметь ввиду подобные схемы жизненных циклов этих нематод для адекватного анализа и исследования фауны гельминтов кунных.

Жизненный цикл *Crenosoma petrowi* так же до конца не расшифрован. Не ясны пути передачи личинок нематоды к окончательному хозяину – хищному млекопитающему. Так же, как и в случае с *F. martis* и *S. petrowi* предполагают заражение хищных и в частности кунных через паратенических хозяев, коими могут служить амфибии, мелкие млекопитающие и змеи (Addison, Fraser 1994). Невысокий процент встречаемости в нашем исследовании (ЭИ) указывает на нечастый контакт кунных с инвазионным началом *Cr. petrowi*. Куньи не отличаются по встречаемости *Cr. petrowi* ($p > 0,3$). Нет достоверных отличий

между изученными хозяевами по средней и медианной ИИ. Не выявлено значимых различий и между показателями агрегированности *Cr. petrowi* у изученных хищников. Сравнение ИО *Cr. petrowi* у норки, хоря и куницы не выявили значимых отличий ($p \geq 0,05$).

Жизненные циклы нематод семейства Capillariidae изучены недостаточно. В нашем исследовании у куницы обнаружены четыре представителя этого семейства: *Capillaria mucronata*, *C. putorii*, *Eucoleus aerophilus* и *E. trophimenkovi*. Специальные исследования жизненного цикла *C. mucronata*, *C. putorii* проведены Скарбилович (1945, 1950). Для *C. putorii* установлено два возможных пути инвазирования кунных: напрямую и через резервуарного хозяина – дождевого червя. Однако для *C. mucronata* прямого пути заражения не установлено. Предположений об этом в литературе нам также найти не удалось. Впрочем, данную нематоду традиционно широко не обсуждают. Возможно, это связано с невысокой практической значимостью *C. mucronata*. Характерно, что прямой путь заражения предполагают и для *E. aerophilus* (Moravec, 2000; Lalosevic et al., 2013). Таким образом, доказан только один путь заражения окончательного хозяина *C. mucronata* – через поедание дождевого червя, содержащего инвазионные личинки. С нашей точки зрения, на наличие у *C. mucronata* прямого пути заражения указывает тот факт, что ей часто заражены куньи, которые не питаются дождевыми червями. О жизненном цикле *E. trophimenkovi* ничего не известно. Нам остаётся лишь предположить для него прямой цикл развития по аналогии с ближайшими родственными формами, упомянутыми выше. Однако заметно, что экстенсивность инвазии у *E. trophimenkovi* заметно ниже, чем у остальных обнаруженных капилляриид. На то, что выше обсуждаемые виды семейства Capillariidae имеют прямой жизненный цикл, указывают данные экстенсивности инвазии этих нематод у всех изученных кунных. Как видно из таблиц 2-3 эти нематоды имеют высокие значения экстенсивности инвазии. На наш взгляд это связано с тем, что шанс заражения геогельминтами примерно одинаково высок для всех восприимчивых хозяев, так как инвазионное начало рассеяно в окружающей среде в свободном состоянии. Хозяин должен просто проглотить

яйцо или личинку. Тогда как заражение биогельминтами зависит от заражённости промежуточных хозяев, их численности, успешности охоты на них. Поэтому заражение геогельминтами в целом носит более экстенсивный характер, чем биогельминтами.

Встречаемость *C. 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 отличается куница и по медианной ИИ ($p \geq 0,05$). Показатели агрегированности не демонстрируют значимых различий ($p \geq 0,05$). Сравнение ИО показало, что между куницей ($M=20,529$; $SD=32,76$), норкой ($M=12,762$; $SD=25,20$) и хорём ($M=41,467$; $SD=67,36$) нет отличий ($p \geq 0,05$). По последнему показателю можно судить, что средняя заражённость *C. putorii* популяций трёх обсуждаемых хищников сопоставима.

По встречаемости *C. mucronata* куница отличается от норки ($p=0,02$) и не отличается от хоря ($p=0,26$). Норка и хорь не отличаются по этому показателю ($p \geq 0,05$). Анализ средней ИИ выявил различия между куницей и норкой ($p=0,007$) и отсутствие различий между куницей и хорём ($p=0,75$). Сравнение медианной ИИ показали 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 значения 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 ($p \geq 0,05$). Закономерно заключить, что популяция американской норки заражена *C. mucronata* более значительно, чем таковые хоря и куницы.

Характерно, что *E. aerophilus* обнаружен только у лесной куницы при потенциальной восприимчивости чёрного хоря и американской норки. Это необычно, учитывая наиболее вероятный прямой жизненный цикл этой нематоды и перекрывающееся биотопическое распределение куницы и хоря, хоря и норки. Другими словами, специфический путь передачи у *E. aerophilus* отсутствует, оба вида активно эксплуатируют схожие местообитания (лесные массивы) и оба

восприимчивы к этому паразиту, однако заражена при этом только куница. Достоверно определить причины этого явления на имеющемся материале нет возможности. Показатель встречаемости этой капиллярииды у куницы значителен и составляет 67,6% при 95% д.и. 49,5–82,6. Индекс несоответствия Поулина 0,61 при 95% д.и. 0,515 – 0,729, что можно расценивать как сравнительно невысокую агрегированность. Американская норка, по всей видимости, заражается этой нематодой крайне редко. По крайней мере, в нескольких исследованиях из разных регионов России и мира *E. aerophilus* у американской норки не обнаружен (Ромашова, 2014; Кулешов, 2015; Шималов, 2018; Torres et al., 2008; Martinez-Rondan, 2017 и др.). Не упоминается *E. aerophilus* среди паразитов американской норки в крупной сводке В. Л. Контримавичуса (1966) и в публикации Б. В. Ромашова (2000) с переописанием *E. aerophilus*. Имеется упоминание об обнаружении у американской норки этой нематоды на территории Беларуси (Анисимова, Полоз, 2010).

У куньих обнаружены личинки нематод рода *Trichinella*. Нам не удалось провести надёжную видовую диагностику этих личинок, и в нашем исследовании они определены как *Trichinella* sp. Сравнения встречаемости трихинелл у куницы, норки (1 проба из 21; 4,8%) и хоря (2 из 14; 13,3%) показали, что значимых отличий между ними не обнаружено ($p \geq 0,05$). 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 ($p \geq 0,05$). Таким образом, заражённость куньих трихинеллами сопоставима и одинаково невысока. Источником личинок для них могут быть мелкие млекопитающие и падаль заражённых животных. При этом последний компонент рациона встречается в значимом количестве только у куницы и хоря (Туманов, 2003; Данилов, 2009). В публикации З. Хурниковой и соавторов (Hurnikova et al., 2016) отмечено, что куньи могут быть источником инвазии *Trichinella* sp. друг для друга вследствие каннибализма и межвидового хищничества. В этой же публикации указано, что основной источник трихинелл для куньих – грызуны. Куница, норка и хорь в

сопоставимы в частоте добычи мелких млекопитающих (Туманов, 2003; Данилов, 2017). По всей видимости, именно это влияет на сходство показателей заражённости *Trichinella sp.* изученных кунных, невзирая на различающиеся экологические ниши и биотопическое распределение.

Трематода *Isthmiophora melis* инвазирует окончательного хозяина вследствие его питания амфибиями и рыбами, служащих для *I. melis* вторыми промежуточными хозяевами. Среди амфибий в изученной местности основной промежуточный хозяин этой трематоды – травяная лягушка (Радев и др., 2009). Среди рыб для *I. melis* хозяином служат карась, карп, окунь, ротан (Мошу, 2014). *I. 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* в группе околотовных кунных 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 различается между куницей и норкой ($p=0,005$), куницей и хорём ($p=0,04$). Нет отличий по средней ИИ 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 ($p\geq 0,05$). Сравнения показателей индекса обилия выявили 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 ($p\geq 0,05$). По результатам теста статистических отличий между хорём и выдрой нет, однако в данном случае p -value имел значение очень близкое к пороговому и был равен 0,065. Учитывая эмпирические данные, мы не склонны однозначно отрицать отличия между этими выборками. Из полученных данных следует, что наиболее значительно трематодой *I. melis* заражена популяция чёрного хоря, затем по порядку следует норка, выдра и куница.

Трематода *Alaria alata* использует широкий круг резервуарных хозяев, через которых происходит заражение кунных: амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие (Контримавичус, 1969). Показатели экстенсивности инвазии *A.*

alata у куницы невысоки и достоверно ниже, чем у американской норки ($p=0,04$) и чёрного хоря ($p=0,004$). У последних показатели экстенсивности инвазии достигают почти 43 и 60 процентов соответственно и достоверно не отличаются ($p>0,3$). Закономерно предположить, что основным источником личинок *A. alata* для кунных могут быть амфибии. На это указывает сравнительно низкая активность куницы в добыче этих животных (Туманов, 2003; Данилов, 2017) и соответственно низкая заражённость обсуждаемыми трематодами и сопоставимая их встречаемость у норки и чёрного хоря. Мелкие млекопитающие по нашему предположению не играют существенной роли в распространении мезоцеркариев *A. alata*, так как заражённость кунных в этом случае была бы сопоставимой. Средняя и медианная ИИ *A. alata* у изученных кунных не отличается. Сравнения показателей агрегированности выявили различия между куницей и хорьком ($p<0,05$). По обилию *A. alata* отличаются куница ($M=1,2$; $SD=3,97$) и хорьк ($M=6,4$; $SD=6,68$). Куница и норка ($M=4,81$; $SD=8,47$), хорьк и норка не отличаются по данному показателю. Анализ этих значений показывает, что максимальную среднюю заражённость демонстрирует хорьк, затем по порядку норка и куница.

Гельминты класса Cestoda обнаружены только у куницы. *Taenia martis* – специфичный паразит кунных рода *Martes*. Промежуточные хозяева этой цестоды – мышевидные грызуны. ЭИ данной цестоды 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 по индексу несоответствия Поулина высокая и составляет 0,86 при 95% д. и. 0,77 – 0,94. *M. lineatus* частый паразит хищных млекопитающих. Развивается с участием грызунов в качестве дополнительных хозяев. ЭИ (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. Учитывая широкий доверительный интервал, эти сравнения носят относительный характер, однако разница, тем не менее, заметна. Индекс несоответствия Поулина у *M. lineatus* высокий – 0,93 при 95% доверительном интервале 0,88–0,94. Сравнение агрегированности двух цестод не выявили между ними различий ($p\geq 0,05$).

У кунных обнаружены описторхиды *Pseudamphistomum truncatum* и *Metorchis bilis*. Последний вид – только у хоря. Вторыми промежуточными хозяевами для описторхид выступают рыбы семейства Cyprinidae (Мошу, 2014), потребляя которых заражаются куньи. По показателю ЭИ *P. truncatum* хорь, норка и выдра отличаются недостоверно ($p \geq 0,05$). Отличий не обнаружено так же по показателям средней и медианной ИИ ($p \geq 0,05$). Агрегированность *P. truncatum* у изученных кунных не отличается ($p > 0,05$). При сравнении индексов обилия не удалось рассчитать p -value, по причине невысокой заражённости всех хозяев данной трематодой и, как следствие, низкой изменчивости данных. Можно сделать вывод, что средняя численность *P. truncatum* сопоставима в популяциях изученных хозяев. Анализ заражённости хозяев *M. bilis* невозможен, так как в выборке имеется только одна особь хоря, заражённая этой трематодой.

Трематода *Mamorchipedium isostomum* обнаружена только у одной особи американской норки. Жизненный цикл этой трематоды мало изучен. Известно, что дополнительным хозяином для неё служат раки рода *Astacus* (Контримавичус, 1969). Применительно к территории исследования это широкопалый рак *Astacus astacus*. По данным литературы, обнаруженный нами *M. isostomum* (Цветков и др., 2019), это первая регистрация данной трематоды на территории России с 2014 года (Ромашова и др., 2014). До 2014 года упоминания этой трематоды так же редки. Следующее после нашего сообщение об обнаружении данной трематоды у американской норки в Кировской области сделано в 2023 году (Стрельников, 2023). Ромашов Б.В., соглашаясь с Е. Жарновским (Ромашов, Ромашова, 2016), предполагает, что обнаружение *M. isostomum* у широкого круга хищных млекопитающих возможно чаще при более тщательном исследовании носовой полости последних. Однако, на наш взгляд, редкая регистрация этого паразита связана, прежде всего, со снижением численности раков *A. astacus* вследствие повсеместной и массовой их гибели от рачьей чумы, что привело к резкому падению встречаемости и разнообразия паразитов раков (Воронин, 1989). Это обстоятельство так же стало причиной нехватки данных о жизненном цикле *M. isostomum*. В свете изложенного считаем обнаружение *M. isostomum* на

территории исследования важной находкой, дополняющей знания о фауне паразитических червей хищных млекопитающих.

Показатели инвазированности исследованных куньих гельминтами показаны в Таблицах 2-6.

Таблица 2. Показатели инвазированности *Martes martes*

Виды гельминтов	I	95% д.и.	E,%	95% д.и.	ИО	95% д.и.
<i>I. melis</i>	3	2–3,7	20,6	8,7–37,9	0,61	0,2–1,2
<i>A. alata, mesocerc.</i>	6,8	2,6–14,5	17,6	6,8–34,5	1,21	0,3–3,6
<i>F. martis</i>	24,2	18,8–30	76,5	58,8–89,3	18,5	13,2–24,4
<i>E. trophimenkovi</i>	4,7	1,2–8	11,8	3,3–27,5	0,56	0,1–1,7
<i>E. aerophilus</i>	9,7	6,9–13,7	67,6	49,5–82,6	6,56	4,2–9,8
<i>C. mucronata</i>	3,1	1,8–4,6	29,4	15,1–47,5	0,91	0,4–1,7
<i>C. putorii</i>	30,3	19,3–49,7	67,6	49,5–82,6	20,5	12–34,4
<i>S. petrowi</i>	7	4,4–13,3	67,6	49,5–82,6	4,74	2,7–9,3
<i>Cr. petrowi</i>	5,3	2,7–7,7	17,6	6,8–34,5	0,94	0,3–2,03
<i>Trichinella sp., larvae</i>	4,7	1,5–8	11,8	3,3–27,5	0,56	0,09–1,7
<i>T. martis</i>	2,8	1,1–7,6	23,5	10,7–41,2	67,6	0,2–2,4
<i>M. lineatus</i>	33,6	3,2–93,6	14,7	5–31,1	4,94	0,3–22,7

Таблица 3. Показатели инвазированности *Neogale vison*

Виды гельминтов	I	95% д.и.	E,%	95% д.и.	ИО	95% д.и.
<i>I. melis</i>	30,6	14,9–75,6	57,1	34–78,2	17,5	8,2–55,7
<i>P. truncatum</i>	92	–	4,8	0,1–23,8	4,4	0–13,1
<i>M. isostomum</i>	22	–	4,8	0,1–23,8	1	0–3,1
<i>A. alata, mesocerc.</i>	13,1	6,4–23,2	42,9	21,8–66	5,62	2,2–11,8
<i>F. martis</i>	15,2	7,2–28,1	28,6	11,3–52,2	4,3	1,6–10,1
<i>C. mucronata</i>	8,7	6,2–11,9	61,9	38,4–81,9	5,4	3,2–8,3
<i>C. putorii</i>	22,3	10–46,6	57,1	34–78,2	12,8	5–28,1
<i>S. petrowi</i>	4,3	3–5,3	14,3	3–36,3	0,6	0,1–1,6
<i>Cr. petrowi</i>	4	2–4	9,5	1,2–30,4	0,4	0–1,3
<i>Trichinella sp., larvae</i>	3	–	4,8	0,1–23,8	0,1	0–0,4

Таблица 4. Показатели инвазированности *Mustela putorius*

Виды гельминтов	I	95% д.и.	Е,%	95% д.и.	ИО	95% д.и.
<i>I. melis</i>	26,2	20,5–1010	85,7	57,2–98,2	192	17,4–963
<i>P. truncatum</i>	35	–	6,7	0,2–31,9	2,3	0–7
<i>M. bilis</i>	18	–	6,7	0,2–31,9	1,2	0–3,6
<i>A. alata, mesocerc.</i>	10,7	7,9–14,2	60	32,3–83,7	6,4	3,4–10,3
<i>F. martis</i>	33,4	21,7–47,3	86,7	59,5–98,3	28,9	18,3–43,4
<i>C. mucronata</i>	3,4	2,1–4,6	46,7	21,3–73,4	1,6	0,7–2,7
<i>C. putorii</i>	47,8	22,2–106	86,7	59,5–98,3	41,5	19,6–93,3
<i>S. petrowi</i>	22,7	10,6–42,3	46,7	21,3–73,4	10,6	3,69–24,9
<i>Cr. petrowi</i>	3	–	6,7	0,2–31,9	0,2	0–0,6
<i>Trichinella sp., larvae</i>	33	24–33	13,3	1,7–40,5	4,4	0–11,6

Таблица 5. Показатели инвазированности *Lutra lutra*

Виды гельминтов	I	95% д.и.	Е,%	95% д.и.	ИО	95% д.и.
<i>I. melis</i>	33,4	4,8–96,4	26,3	09,1–51,2	8,8	1,3–39,2
<i>P. truncatum</i>	10,3	1–19,3	15,8	3,4–39,6	1,6	0,05–7,5

Таблица 6. Показатели агрегированности по индексу несоответствия Поулина, D

Виды гельминтов	<i>N. vison</i>		<i>M. putorius</i>		<i>M. martes</i>		<i>L. lutra</i>	
	D	95% д. и.	D	95% д. и.	D	95% д. и.	D	95% д. и.
<i>I. melis</i>	0,7	0,6–0,9	0,8	0,7–0,8	0,8	0,7–0,9	0,8	0,8–0,9
<i>M. bilis</i>	–	–	0,9	0,5–0,9	–	–	–	–
<i>P. truncatum</i>	0,9	0,7–0,9	0,9	0,6–0,9	–	–	0,9	0,8–0,9
<i>M. isostomum</i>	0,9	0,7–0,9	–	–	–	–	–	–
<i>A. alata, mesocerc.</i>	0,7	0,6–0,8	0,5	0,3–0,7	0,9	0,8–0,9	–	–
<i>F. martis</i>	0,8	0,7–0,9	0,4	0,3–0,6	0,5	0,4–0,6	–	–
<i>C. mucronata</i>	0,5	0,4–0,7	0,6	0,4–0,8	0,8	0,7–0,9	–	–
<i>C. putorii</i>	0,7	0,6–0,8	0,6	0,5–0,7	0,7	0,6–0,8	–	–
<i>S. petrowi</i>	0,8	0,7–0,9	0,7	0,6–0,8	0,8	0,6–0,8	–	–
<i>E. aerophilus</i>	–	–	–	–	0,6	0,5–0,7	–	–
<i>E. trophimenkovi</i>	–	–	–	–	0,9	0,8–0,9	–	–
<i>Cr. petrowi</i>	0,9	0,7–0,9	0,9	0,6–0,9	0,9	0,7–0,9	–	–
<i>Trichinella sp., larvae</i>	0,9	0,7–0,9	0,8	0,6–0,9	0,9	0,8–0,9	–	–
<i>T. martis</i>	–	–	–	–	0,8	0,7–0,9	–	–
<i>M. lineatus</i>	–	–	–	–	0,9	0,9–0,9	–	–

Каждый показатель количественного учёта паразитов несёт разную функцию и даёт разную информацию о заражённости хозяина. В этой связи их обобщённая оценка почти всегда не объективна. Однако, если рассматривать показатели зараженности в обобщенном смысле, как характеристику паразито-

хозяйинных отношений, то их функции сводятся к одной – тем или иным образом отражать процессы, происходящие в системе паразит-хозяин, быть индикаторами тех или иных явлений в этой системе. В случае, если показатели более или менее чётко выявляют одну и ту же закономерность, можно говорить о некой тенденции заражаемости, которая обусловлена какими-либо факторами. Если показатели демонстрируют смещение в наименьшие или превосходящие значения можно предполагать соответствующее по направлению действие этих факторов. Руководствуясь этой логикой, мы оформили результаты расчёта показателей заражённости и проверки их статистических отличий в виде обобщённой таблицы. В неё заносили только данные по паразитам, общим для всех хозяев. Включение в этот анализ гельминтов, не встречающихся хотя бы у одного из хозяев, но обнаруженного у другого, создаёт ложную картину превосходства последнего по каким-либо показателям. Для удобства мы свели все значения к качественным признакам: превосходящее значение ($\uparrow$), наименьшее значение ($\downarrow$) и медианное значение (=). Например, если при сравнении ЭИ *Capillaria mucronata* установлено, что значения 61,9 (норка), 46,7 (хорь), 29,4 (куница) отличаются достоверно, то в таблицу они вошли как « $\uparrow$ », «=», « $\downarrow$ » соответственно (Прилож. В, Таблица 1). Далее для каждого хозяина мы посчитали сколько раз значение того или иного показателя инвазированности вошло в каждую из категорий и представили эти данные в виде графика (Рис. 42).



Рисунок 42. Соотношение показателей заражённости и их тенденции у изученных хозяев. ↓ – наименьшие значения; = – медианные значения; ↑ – превосходящие значения. К – лесная куница, Н – американская норка, Х – чёрный хорь.

Рисунок 42 позволяет заметить порядок в распределении значений показателей заражённости у куницы, норки и хоря. Заметно, что куница не демонстрирует превосходящих значений (графа «↑») показателей ни по одному виду гельминтов. По нескольким паразитам куница демонстрирует наименьшие значения показателей заражённости (графа «↓»). Большинство же значений у куницы попадают в графу средние (графа «=»). В совокупности показатели инвазированности куницы имеют направленность на средне-минимальные значения. Её противоположность – лесной хорь. Если у куницы полностью отсутствуют превосходящие значения, то у хоря нет ни одного наименьшего. Хорь демонстрирует превосходящие значения некоторых показателей по нескольким гельминтам. По ряду видов гельминтов хорь заметно превосходит остальных хозяев в значениях индекса обилия. Сравнения общего ИО показали, что средняя численность паразитических червей у этого хищника достоверно больше чем у остальных изученных кунных ($p \leq 0,05$), а куница и норка сопоставимы по этому показателю ($p = 0,365$). Итого, показатели заражённости у хоря имеют направленность на средне-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 куных. 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. Если оценить её заражённость, учитывая не включённый в общий анализ *P. truncatum*, то заметно, что значения её показателей относятся к графе «средние» по всем видам гельминтов.

Подобным образом показатели инвазированности куных проанализированы в монографии В. Е. Сидоровича (1997) в разделе, составленном в соавторстве с Е. И. Анисимовой и Е. И. Бычковой. Однако в данной работе заражённость куных рассматривали только по двум показателям: ИИ и ЭИ. Наше исследование позволяет более объективно оценить явление разных тенденций заражённости куных гельминтами и более чётко проследить связь между этими тенденциями и экологией куных.

Полученные экспериментальные данные указывают на связь показателей заражённости с экологией хозяев и их биотопическим распределением. Невысокая плотность популяции, рассредоточенность по большим участкам лесных массивов, дисперсное распределение промежуточных хозяев гельминтов по площадям лесов могут способствовать тенденции лесной куницы на понижение показателей заражённости (Сидорович, 1997). Очень мощное влияние в этом аспекте может оказывать склонность куницы к питанию растительной пищей (Туманов, 2003). Относительно более высокая заражённость заметна у околотовных куных: американской норки и хоря. Это, наиболее вероятно, обусловлено распределением особей по линейной площади вдоль водотоков и локализация промежуточных хозяев по береговым экотонам, где охотятся околотовные куны (Сидорович, 1997). Сильное влияние на заражённость имеет наличие в рационе околотовных куных промежуточных хозяев, которыми куница не питается или делает это редко.

Внутри околотоводной группы имеется чёткая разница в инвазированности гельминтами. Несмотря на высокое сходство в экологии хоря и норки, их показатели заражённости имеют разные тенденции. Это может быть результатом влияния выраженной сезонности питания норки и хоря. Весной, летом и осенью хорь намного активнее добывает земноводных, чем норка. Зимой доля амфибий в питании обоих видов падает и значительно повышается роль мелких млекопитающих. Рацион хоря в течение года постепенно смещается от преобладания мелких млекопитающих зимой, в сторону преобладания амфибий летом (Данилов, Туманов, 1976; Пикулик, Сидорович, 1991; Сидорович, 1997; Туманов, 2003; Данилов, 2017). Для хоря складывается ситуация, в которой у него нет значимой альтернативы этим кормам в течение года. Присутствующие в его питании птицы занимают малую долю в общем рационе (Туманов, 2003). В больших количествах питаясь то одним то другим компонентом, хорь в избыточной мере может заражаться теми видами гельминтов, хозяевами которых служат мелкие млекопитающие или амфибии. При анализе рисунка 42 заметно, что максимальные показатели у хоря демонстрируют *F. martis*, *S. petrowi* (резервуарные хозяева мелкие млекопитающие) и *I. melis* (промежуточные хозяева амфибии). У американской норки в значимом количестве во все сезоны присутствуют в питании рыбы. Значимость птиц для норки хоть и не высока, но её доля в рационе выше, чем у хоря (Туманов, 2003). В целом из-за сильного преобладания той или иной группы кормов у лесного хоря, его трофическая ниша значительно уже, чем у американской норки (Сидорович, 1997). Это может способствовать более равномерному контакту американской норки с инвазионными стадиями гельминтов, чем у хоря. Среди околотоводных куньих выдра выделяется отсутствием как превосходящих показателей заражённости, так и минимальных, несмотря на одностороннее питание этого хищника. Далее в главе 6 мы подробнее рассмотрим данный феномен. Отметим, что бедная гельминтофауна и низкие показатели инвазированности могут быть связаны с эволюционно приобретённым элиминирующим иммунитетом, выработанным

выдры в связи с напряжённым отбором на резистентность к паразитам, инвазирующих хозяина через гидробионтов.

Анализ данных по результатам копрологических исследований

В копрологическом материале из ЦЛГПБЗ обнаружены яйца трёх морфотипов. У группы норки-лесной хорь выявлены *Eucoleus aerophilus*, *Capillaria putorii* и *Opisthorchiidae sp.*; у выдры – только *Opisthorchiidae sp.*; у куницы – *E. aerophilus*. Количество положительных и отрицательных образцов в общей выборке показано на Рисунке 43. Встречаемость яиц гельминтов у исследованных групп кунных показана в Таблице 7.

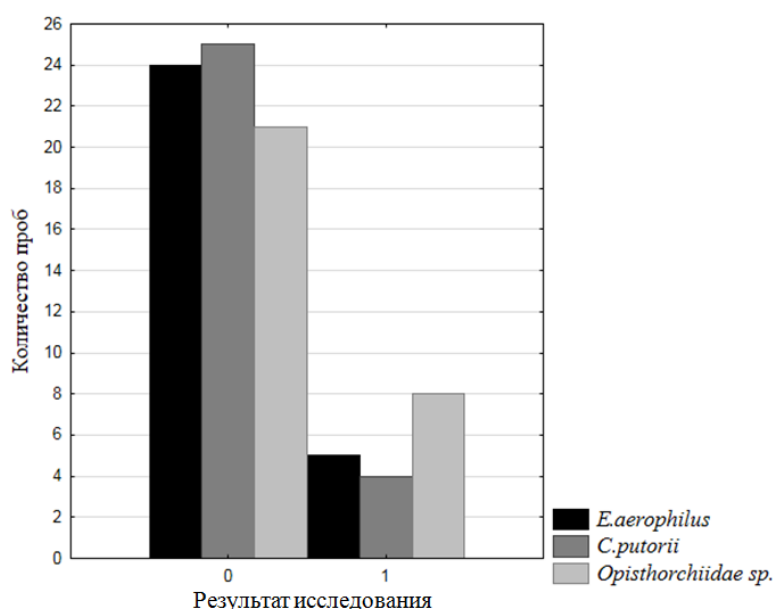


Рисунок 43. Количество отрицательных (0) и положительных (1) проб образцов экскрементов кунных ЦЛГПБЗ.

Таблица 7. 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	–

В копрологическом материале из ГПЗП обнаружены яйца четырёх морфотипов. У группы MN выявлены *Eucoleus aerophilus*, *Capillaria putorii*, *Isthmiophora melis*, *Opisthorchiidae sp.*; у выдры – *Opisthorchiidae sp.*; у куницы яйца гельминтов не обнаружены. Количество положительных и отрицательных образцов в общей выборке показано на Рисунке 44. Встречаемость яиц гельминтов у исследованных групп кунных показана в Таблице 8.

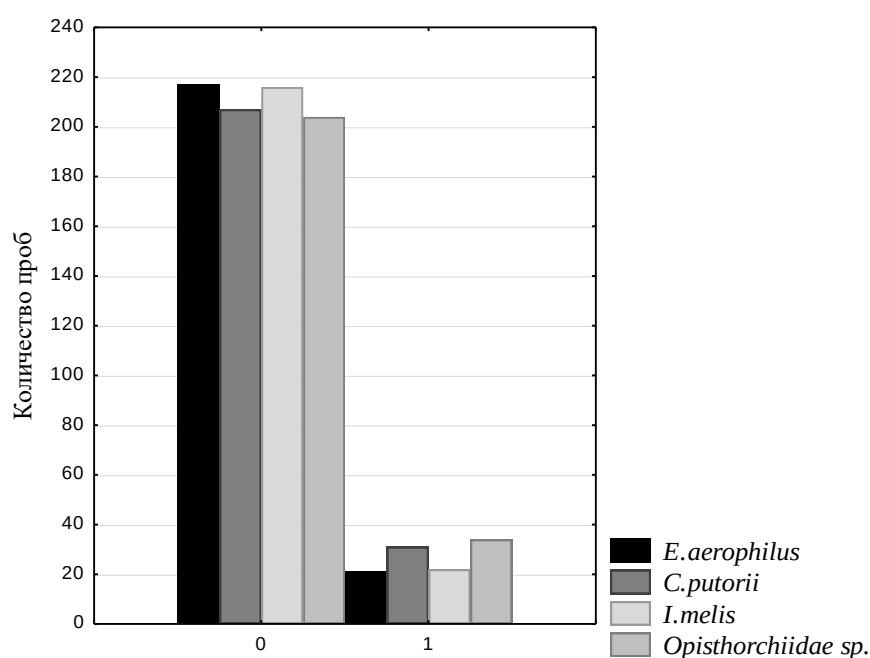


Рисунок 44. Количество отрицательных(0) и положительных (1) проб образцов экскрементов кунных ГПЗП.

Таблица 8. Встречаемость яиц гельминтов в материале от разных групп кунных ГПЗП, %

Вид гельминтов	Вид хозяина		
	MN (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	—

В совокупной выборке из двух ООПТ обнаружено 4 морфотипа яиц гельминтов, которые соответствуют 4 систематическим группам паразитических

червей. Сопоставление результатов копрологических исследований и вскрытий показывает, что в группе MN не обнаружено, по крайней мере, 6 из 10 видов гельминтов, а в группе выдра совпадение результатов более полное при учёте, что яйца трематод семейства Opisthorchiidae не поддаются точной дифференциации. Не выявленные гельминты относятся к тканевым паразитам (мезоцеркарии *Alaria alata*), либо живородящим (*Filaroides martis*, *Skrjabinogylus petrowi*), либо локализуются в системах органов, не связанных с кишечником (*Capillaria mucronata*), либо редки, в том числе по результатам вскрытий (*Crenosoma petrowi*). Характерно, что в материале из обоих заповедников в группе MN встречаются яйца *Eucoleus aerophilus*, который не зарегистрирован у чёрного хоря и американской норки при вскрытиях. По данным литературы, как было отмечено выше, среди куньих этот паразит специфичен в отношении куницы. Ошибочная идентификация экскрементов в данном случае скорее исключена, по причине очевидных отличий экскрементов хоря и норки от таковых куницы или енотовидной собаки. Определить причины разных результатов при обработке трупного и копрологического материала в отношении встречаемости *E. aerophilus* затруднительно. Встречаемость яиц *E. aerophilus* и *C. putorii* не отличается у группы MN между заповедниками ($p \geq 0,05$).

Яйца Opisthorchiidae sp. в ЦЛГПБЗ выявлены при помощи флотации, при выполнении которой возможно обнаружение деформированных и пустых яиц малого размера. Это позволяет лишь говорить о факте циркуляции этих трематод на данной ООПТ, однако делает невозможным объективные сравнения с другими территориями, где проведена более адекватная диагностика трематодозов. В Полистовском заповеднике достоверно чаще встречаются яйца описторхид в группе MN чем у выдры ($p \leq 0,001$).

Встречаемость яиц *Isthmiophora melis* в Полистовском заповеднике не отличается между группами MN и выдра ($p \geq 0,05$). В ЦЛГПБЗ данные трематоды не обнаружены по причине отсутствия обработки материала из этой ООПТ методами седиментации, необходимыми для выявления яиц трематод.

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.

По результатам исследования заметно, что в экскрементах выдры обнаружены только яйца паразитов, инвазирующих дефинитивного хозяина через гидробионтов – земноводных (*Isthmiophora melis*) и рыб (*I. melis*, Opisthorchiidae sp.) Список гельминтов, яйца которых обнаружены у группы MN более разнообразный и включает как гео-, так и биогельминтов. Наблюдаемое распределение видов гельминтов по группам хозяев характерно для исследованных куньих и согласуется с их экологией и результатами проведённых нами гельминтологических вскрытий.

В экскрементах куньих обнаружены яйца, относящиеся к трематодам семейства Schistosomatidae. В литературе описана возможность паразитирования данных трематод у мустелид (Контримавичус, 1969). Однако маловероятно, что обнаруженные яйца принадлежат кровяным сосальщикам собственно куньих, и их, вероятно, следует отнести к шистосоматидам водоплавающих птиц. По всей видимости, данные яйца транзитные и попали в желудочно-кишечный тракт куньих вследствие питания водоплавающими птицами. Примечательно, что яйца данных трематод встречались только у группы MN. По данным литературы хищные из данной группы активнее добывают водоплавающую птицу, чем речная выдра и лесная куница (Сидорович 1997, Туманов 2003, Данилов 2017).

Отмечен разный состав гельминтов куньих в исследованных биотопах Полистовского заповедника (Таблица 9). Индекс фаунистического сходства составляет 0,25. В материале с водотоков, текущих через хвойно-мелколиственные леса, зарегистрировано больше видов паразитических червей, чем в материале с верхового болота. Реализация биологических циклов гельминтов в условиях верхового болота значительно затруднена. Внутриболотные озёра Полистовского заповедника относятся к дистрофному типу (Черевичко, 2009). В таких озёрах наблюдается резкое обеднение видового состава биоты, в том числе промежуточных хозяев трематод. В болотных озёрах

заповедника обитают только два вида рыб: окунь и щука (Яблоков, 2006). Отсутствие рыб семейства карповых исключает циркуляцию описторхий. Окунь может служить вторым промежуточным хозяином для *Isthmiophora melis* (Мошу, 2014). Однако дистрофные озёра, по-видимому, непригодны для жизни первого промежуточного хозяина этих трематод – моллюска *Lymnaea stagnalis* (Румянцев, 1999), хотя имеются сведения о способности этого моллюска выживать в закислённой воде (Шахрани, 2016). Так же отмечено, что паразитофауна рыб дистрофных водоёмов отличается случайным характером. Например, паразиты окуня, типичные для него в одном водоёме, могут полностью отсутствовать в другом (Румянцев, 1999).

Общий вид гельминтов в хвойно-мелколиственном лесу и верховом болоте только один – *Eucoleus aerophilus*. В материале из смешанного леса яйца *E. aerophilus* у группы MN встречаются достоверно чаще, чем на верховом болоте ($p < 0,05$). Учитывая схожесть циклов развития *E. aerophilus* и *Capillaria putorii* и низкую встречаемость *E. aerophilus* на верховом болоте предполагаем, что циркуляция этих капилляриид в условиях верхового болота ограничена. Это справедливо в отношении всех геогельминтов. В биотопах такого типа наблюдается кислая реакция почвы и воды, их невысокая прогреваемость, низкий уровень содержания растворённого кислорода (Потапова, 2020). Названные факторы замедляют или останавливают развитие яиц гельминтов в окружающей среде (Шульц, Гвоздев, 1972). Сплошной сфагновый покров уменьшает вероятность контакта восприимчивого хозяина с инвазионным началом, так как сфагнум имеет очень рыхлую структуру и плохо удерживает яйца на поверхности. Особи, заражённые *E. aerophilus*, вероятно, были инвазированы вне болотного массива.

Таблица 9. Присутствие видов гельминтов в биотопах Полистовского заповедника

Виды гельминтов	Хвойно-мелколиственный лес (реки Осьянка, Хлавица)	Верховое болото (озёра Русское, Межницкое, Кокарево, Долгое, Круглое)
<i>I. melis</i>	+	—
<i>E. aerophilus</i>	+	+
<i>C. putorii</i>	+	—
<i>Opisthorchiidae sp.</i>	+	—

На основе низкой встречаемости и разнообразия морфотипов яиц в экскрементах с верхового болота можно предположить, что куньи, оставившие эти образцы, длительное время не покидают данное местообитание. Активность, в том числе питание в условиях ограниченной циркуляции гельминтов, проявляется в невысоких показателях заражённости или даже полного отсутствия инвазированности.

5. Распространение гельминтов кунных

Распространение гельминтозов среди хищных млекопитающих в Псковской и Тверской областях систематически не изучено. Климатические и биогеоценотические особенности исследуемых территорий свидетельствуют о высоком паразитологическом потенциале. Существенная разнотипность ландшафтов, обилие водных ресурсов, и высокое видовое разнообразие фауны промежуточных и основных хозяев на территории исследований, создаёт гельминтам благоприятные условия для реализации жизненных циклов.

На наш взгляд существенным упущением многих публикаций по гельминтофауне определённых групп животных является недостаточное внимание к районированию видов гельминтов или полное отсутствие такого внимания. Часто исследователи включают в общую выборку животных с разных территорий, однако не уточняют в каком именно географическом или административном районе, у какого хозяина и какие именно паразиты были обнаружены. С помощью привязки к каким-либо территориям удобно определять широту распространения видов гельминтов, уточнять границы их ареала, предполагать лоймологические риски. Широкое распространение кунных и разнообразие занимаемых ими экологических ниш позволяет использовать их как индикаторы при проведении гельминтофаунистической регионализации. Поэтому мы сфокусировались на следующих задачах районирования: 1) определить распространение и закономерности циркуляции наиболее значимых возбудителей зоонозов и антропозоонозов; 2) определить распространение и закономерности циркуляции остальных видов гельминтов. В нашем исследовании мы преследуем цель наиболее подробно отразить вышеизложенный аспект гельминтологических исследований. На Рисунке 45 приводим районирование видов гельминтов и их распределение по хозяевам.

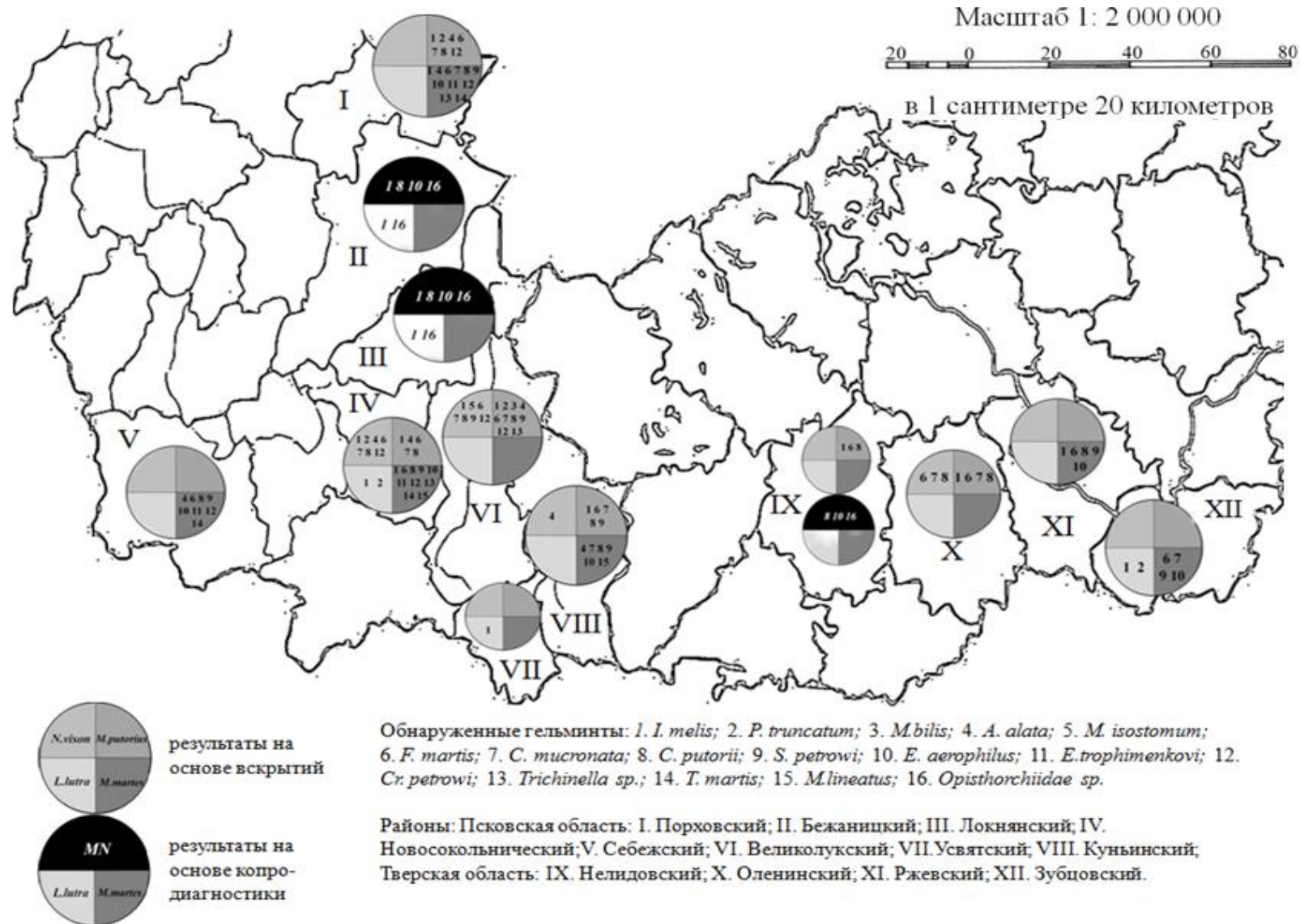


Рисунок 45. Карта гостального и территориального распределения обнаруженных видов гельминтов.

Специфика сбора материала для гельминтофаунистических исследований, чаще всего предполагает неравномерное получение образцов с разных территорий. Вследствие этого некоторые территории оказываются менее изученными, чем другие. В нашем исследовании с территории Псковской области получено больше материала, чем из Тверской области. Так же имеет место неравномерное поступление материала из разных районов областей. Этого достаточно, чтобы охарактеризовать видовой состав фауны гельминтов куньих, но препятствует объективной регионализации. Тем не менее, провести районирование в определённой мере всё же возможно.

В нашем исследовании у куньих выявлено небольшое количество видов гельминтов особо значимых для медицины и ветеринарии. Это возбудители основных природно-очаговых инвазий: описторхиды *Pseudamphistomum truncatum*, *Metorchis bilis* и *Trichinella sp.*

Индикаторными видами диких хищных при исследовании циркуляции описторхид служат околотовные куньи, главным образом американская норка и выдра. По данным многих авторов, околотовные куньи играют ключевую роль в циркуляции описторхид, а заражённость этих хищных описторхидами в эндемичных районах может достигать абсолютных величин (Успенский, Малахова, 2011; Ромашова, Ромашов, 2015; Анисимова, Юрченко, 2016). Животные, заражённые описторхидами, и копрологический материал, содержащий яйца этих трематод, получены из четырёх районов Псковской области. Трематода *Pseudamphistomum truncatum* обнаружена в двух районах у всех видов куньих, потребляющих в пищу рыб: в Великолукском и Новосокольническом. *Metorchis bilis* зарегистрирован однократно 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.

Наиболее подробно распространение описторхидозов на Северо-Западе РФ исследовано в работах Т. М. Кудрявцевой и В. М. Воронина. Ими установлены два очага циркуляции описторхид на данной территории: Северо-Восточная часть Финского залива и озеро Ильмень (Кудрявцева, Воронин, 2021). Псковско-Чудское озеро по результатам вышеназванных исследований условно благополучно. Другой близкий к территории Псковской области очаг описторхидозов находится в бассейне реки Западная Двина. Наличие на исследованных территориях кунных, 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 изучаемые 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 (Рис. 46). Эти реки потенциально образуют пути выноса возбудителя непосредственно из очага. Вторые промежуточные хозяева описторхид – рыбы семейства карповых, регулярно кочуют и мигрируют в весенне-осенний период (Ватлина и др., 2017). Они могут спускаться в низовья рек и приближаться к эндемичной территории – озеру Ильмень, где напряжённость эпизоотического процесса более высокая. Там возможно инвазирование мигрировавших рыб церкариями описторхид. При обратной миграции они становятся источником заражения для основного хозяина далеко от ядра очага. При наличии где-либо в поймах рек этой системы

необходимых условий для возникновения устойчивой циркуляции описторхий, там могут формироваться микроочаги. Таким образом, часть дефинитивных хозяев может заражаться, употребляя рыб, мигрировавших из зоны с напряжённым эпизоотическим процессом, либо потребляя рыб, заражающихся непосредственно в пойме основной реки, где сформирован вторичный очаг невысокой напряжённости. Оба варианта будут проявляться незначительными показателями заражённости кунных, что имеет место в нашем исследовании. Связь инвазированных кунных с соседним Западновинским очагом, по нашему мнению, вероятна в меньшей степени. Установлено, что распространение возбудителей описторхозов в большей степени обеспечивается перемещением второго промежуточного хозяина, а не окончательного (Безр, 2005).

У рыб в очагах на Северо-Западе циркулируют только два вида описторхий: *P. truncatum* и *M. bilis* с доминированием по ЭИ первого вида (Кудрявцева, Воронин, 2021). В нашем материале у кунных так же обнаружены только два этих вида.

Исходя из выше изложенного предполагаем, что распространение возбудителей описторхозов в Псковской области в значительной мере связано с речными системами рек, впадающих в озеро Ильмень. Предположительно Псковская область может быть периферией ильменского очага.

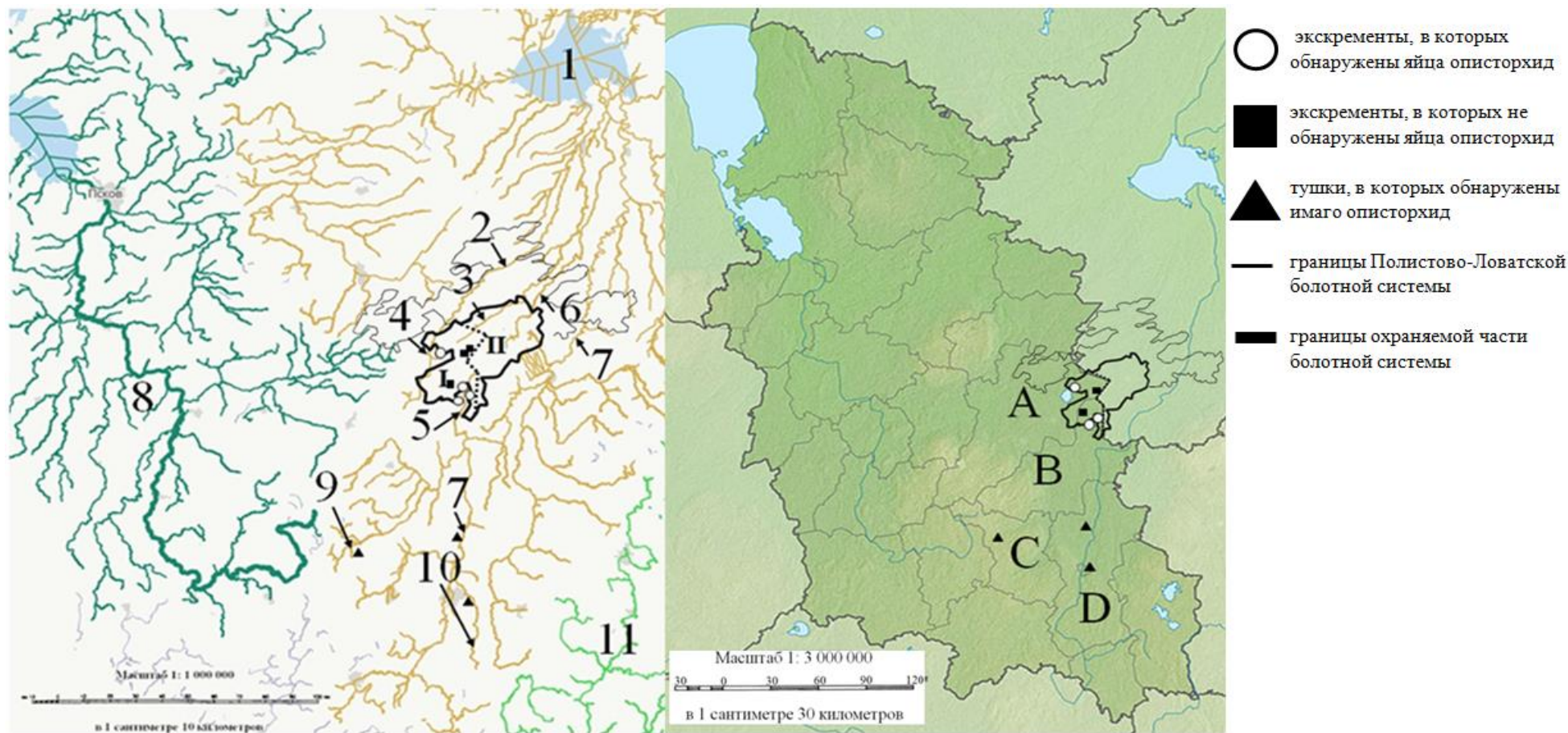


Рисунок 46. Распространение описторхид на территории Псковской области. I – Полистовский заповедник; II – Рдейский заповедник. 1) о. Ильмень; 2) р. Полисть; 3) р. Порусь; 4) р. Осьянка; 5) р. Хлавица; 6) р. Редья; 7) р. Ловать; 8) система р. Великая; 9) р. Насва; 10) р. Вскуица; 11) система р. Западная Двина.

Вторая значимая группа, обнаруженная в наших исследованиях, это нематоды рода *Trichinella*. В медиапространстве сообщения о регистрации трихинеллёза на территории Псковской области появляются регулярно, однако официально опубликованная и научная информация по данному вопросу отсутствует. В нашем исследовании впервые получены данные о территориальном и гостальном распределении нематод рода *Trichinella* в условиях Псковской области. Выполненное исследование может служить началом изучения природной очаговости трихинеллёза на территории Псковской и Тверской областей.

Анализ литературы показывает, что распространённость личинок трихинелл в популяциях крупных хищников обычно высокая, а заражённость куньих флуктуирует в зависимости от рассматриваемой территории. Невысоки показатели заражённости куньих в Кировской области (Масленникова, 2012), Западной Сибири (Малкина, Коняев, 2012), Центральном Нечерноземье (Абалихин и др., 2019), Приморском крае (Seryodkin et al., 2020), на Балканском полуострове (Klun et al., 2019) в Румынии (Gherman et al., 2022), Финляндии (Airas, 2010) и многих других территориях. Работ, в которых показаны высокие показатели заражённости куньих этими нематодами значительно меньше. Куньих относят в основу системы циркуляции трихинелл в Центральном Черноземье (Вагин и др., 2011; Крайнов и др., 2012). Росомаху предлагают использовать для мониторинга трихинеллёза в провинции Юкон, Канада по причине показателей её инвазированности превосходящих таковые у других хищных кроме медведя (Sharma et al., 2021). Высокая заражённость росомехи выявлена так же в Британской Колумбии и на Северо-западе Канады (Gajadhar, 2010). Лесной кунице отводят важную роль в циркуляции *Trichinella* sp. в Латвии (Deksne et al., 2016). 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, низкой численности и плотности населения основных резервентов, их функции в поддержании циркуляции трихинелл в значительной степени могут замещать

куньи. Этим может объясняться флуктуирующее положение куньих в лоймосистеме трихинеллёза в разной местности. Таким образом, куньи играют важную роль в поддержании устойчивости очагов трихинеллёза. В системе таких очагов они выполняют роль резерва.

В материале с 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 куньих в данном исследовании может свидетельствовать как о смещённом положении куньих на нижнюю ступень иерархии системы циркуляции трихинелл на территории Псковской области, так и о низкой напряжённости очага трихинеллёза, если вообще он имеется.

Далее мы рассмотрим распространение гельминтов куньих, не имеющих важного значения для ветеринарии и медицины, в порядке от наиболее распространённых. Закономерности их циркуляции и распространения в природе плохо изучены. Судить об этих процессах возможно только на основе общих данных об этих видах.

Самый широкий охват территорий имеют *Isthmiophora melis*, *Filaroides martis* и *Capillaria putorii*. В несколько меньшем количестве районов обнаружены *Capillaria mucronata*, *Skrjabingylus petrowi* и *Eucoleus aerophilus*.

Трематода *I. melis* – наиболее широко распространённый вид из обнаруженных в нашем исследовании. Он встречается в 11 из 12 районов сбора материала у всех изученных видов куньих. Эта трематода обнаружена, в том числе у куницы, связь которой со средой развития *I. melis* (водой) как топически, так и трофически выражена значительно меньше, чем у хоря, норки и выдры. Данная трематода не формирует очагов и циркулирует без привязки к какой-либо территории или географическому объекту вследствие своей полигостальности на всех этапах реализации жизненного цикла. Широчайшему расселению этой трематоды способствует паразитирование не только у куньих, но и псовых, таких

как лисицы, енотовидные собаки и волки, а также у ежей и грызунов. Это вид обладает самым широким кругом хозяев из обнаруженных нами у куньих гельминтов. Примечательно, что *I. melis* обнаруживаются даже в тушках, поступивших с какой-либо территории на вскрытие в единственном экземпляре. По всей видимости, инвазированность личинками этих трематод вторых промежуточных хозяев (лягушек и рыб) носит абсолютный характер по всей территории исследований.

Нематода *Filaroides martis* также не формирует очагов и встречается у куньих повсеместно, благодаря полигостальности на всех этапах жизненного цикла.

Капиллярии *Capillaria putorii*, *C. mucronata* и *Eucoleus aerophilus* встречаются почти так же широко, как предыдущие виды, что главным образом должно быть связано с прямой реализацией жизненного цикла этих нематод. Обращает на себя внимание регистрация *E. aerophilus* только у лесной куницы, при возможности паразитирования этой нематоды и у других куньих. *C. putorii* и *C. mucronata* узкоспецифичны в отношении представителей семейства куньих, но охватывают больше видов в пределах семейства, чем *E. aerophilus*, что также способствует широкому распространению этих нематод. О *E. trophimenkovi* имеется крайне мало информации, чтобы объективно судить о причинах его редкого обнаружения.

Нематоны *Skrjabinylus petrowi* широко распространены по всей территории исследования и обнаружены у норки, хоря и куницы. Несмотря на избирательность в отношении первого промежуточного хозяина (моллюска *Succinea putris*), широта распространения осуждаемого паразита значительна, что может быть связано с неприхотливостью *S. putris* в выборе мест обитания, а также резервуарным паразитизмом *S. petrowi* в мелких млекопитающих, рептилиях и амфибиях.

Трематода *Alaria alata* встречается в значительно меньшем количестве районов, чем вышеописанные виды. Цикл развития этой трематоды сложен и включает моллюска *Planorbis planorbis* (первый промежуточный хозяин), лягушек

(вставочный хозяин), рептилий и млекопитающих (резервуарные хозяева) и псовых (вторые промежуточные-дефинитивные хозяева). Продуктивная реализация этой цепочки возможна только на территории, где имеются все названные звенья, что обуславливает циркуляцию алярий в формате природных очагов. Именно это может быть причиной малого количества районов, в которых обнаружена *A. alata*.

Нематода *Crenosoma petrowi* обнаружена всего в четырёх районах. О причинах её относительно редкой встречаемости трудно судить вследствие нехватки данных о жизненном цикле.

О редкой встречаемости *Mammorchipedium isostomum* мы говорили выше. Массовая гибель его промежуточных хозяев – широкопалых раков – наиболее вероятная причина крайне редкого обнаружения этого вида трематод.

Цестоды *Taenia martis* и *Mesocestoides lineatus* обнаружены только у куницы в малом количестве районов. В случае с *T. martis*, небольшой охват территории может быть объяснён узкоспецифичностью этой цестоды в отношении лесной куницы, что в определённой мере ограничивает её распространение. Однако *M. lineatus* паразитирует у многих видов хищных млекопитающих. Промежуточные хозяева данной цестоды: мелкие млекопитающие, рептилии и амфибии широко распространены. В свете этих фактов причины редкой встречаемости *M. lineatus* и узкого охвата территории определить трудно.

Таким образом, в территориальном аспекте самое широкое распространение имеют наиболее типичные паразиты куньих, представляющие основу их гельминтофауны. Особо значимые возбудители гельминтозов *Mustelidae* циркулируют в форме природных очагов и встречаются у куньих на ограниченном количестве территорий.

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

Морфологическая изменчивость – важный аспект биологии гельминтов, который традиционно находится в фокусе внимания исследователей. Это явление наиболее ярко проявляется у отдельных групп, например, в пределах семейства Echinostomatidae. Работы по изменчивости *Isthmiophora melis* богато представлены как у классиков советской гельминтологии, так и в трудах современных авторов (Радев и др., 2009; Звержановский и др., 2010; Ромашова, 2016; Kostadinova, Gibson, 2002; Hildebrand et al., 2015). Изменчивость паразитов служит видимым проявлением механизмов формирования и функционирования паразито-хозяйинных отношений как таковых, поэтому представляет биологический интерес.

Объективные данные о закономерностях гостальной изменчивости гельминтов могут быть получены с помощью модельных групп хозяев и паразитов. Для получения достоверных данных при модельном подходе следует соблюдать принцип близкого филогенетического родства (Макарова и др., 2022). В используемой нами группе: выдра, норка, хорь, куница этот принцип соблюден и позволяет достичь эффекта так называемого естественного эксперимента. По нашему мнению, *I. melis* вполне может служить модельным видом паразита для поставленной цели. Широкая специфичность и широкая норма реакции этой трематоды позволяет проследивать особенности паразито-хозяйинных отношений между *I. melis* и её хозяевами на организменном уровне. При выявлении каких-либо закономерностей возможна их экстраполяция на другие паразитарные системы.

Экземпляры *I. melis*, полученные в нашем исследовании от изученных видов кунных, имеют разную морфологию. На Рисунке 47 показаны типичные варианты форм *I. melis* от изученных хозяев. Значения морфологических показателей

представлены в Таблице 10. Чтобы нивелировать эффект различий в размерах трематод, анализ проведён с использованием только отношений между параметрами (индексами). Рост тела *I. melis* продолжается после того, как сформированы семенники, поэтому возможно определение развитости гонад трематод относительно тела. Для этого используют параметр «отношение площади гонад к площади тела» (Hildebrand et al, 2015). Этот показатель удобен, если сравниваемые экземпляры трематод имеют более или менее сопоставимые линейные размеры. В нашем случае паразиты от выдры значительно меньше, чем от хоря, а экземпляры от норки и куницы занимают промежуточное положение. *I. melis* от выдры имеют такие же пропорции как у экземпляров от хоря при значительно различающихся размерах. Поэтому мы разделили показатель «отношение площади гонад к площади тела» на две составляющие: отношение площади гонад к площади передней части тела (GA/FBA) и отношение площади гонад к площади посттестикулярной области (GA/PTRA). Это позволяет сохранить привязку пропорциональности размеров гонад к размерам тела, исключив при этом совпадения пропорций между экземплярами от разных хозяев.



Рисунок 47. Экземпляры *I. melis* от изученных хозяев. Слева направо: речная выдра, лесная куница, американская норка, лесной хорь.

Таблица 10. Морфологические показатели *I. melis* (n=81) от разных хозяев

	<i>M. putorius</i> (n=6)			<i>N. vison</i> (n=4)			<i>M. martes</i> (n=2)			<i>L. lutra</i> (n=5)		
Параметр	M	Min-Max	CV	M	Min-Max	CV	M	Min-Max	CV	M	Min-Max	CV
L	6,99	4,62-10,41	20	4,39	3,28-5,7	15	5,07	4,45-6,07	14	3,58	2,90-4,38	10
W	1,18	0,74-1,53	19	0,75	0,59-0,89	13	0,96	0,77-1,37	29	0,63	0,51-0,73	9
BA	6,66	2,69-12,50	38	2,68	1,69-3,94	23	3,42	2,69-4,47	22	1,79	1,39-2,51	14
FB	1,99	1,40-4,62	29	1,39	1,11-1,68	12	1,75	1,62-1,89	7	1,18	0,43-1,45	18
PTA	2,88	1,11-6,17	33	1,56	0,98-2,17	22	1,76	1,44-2,06	14	1,41	0,17-2,93	30
GA	0,79	0,38-1,54	35	0,34	0,16-0,58	38	0,42	0,21-0,91	79	0,12	0,06-0,25	40
1TA	0,35	0,14-0,74	39	0,15	0,07-0,29	42	0,20	0,10-0,45	86	0,05	0,02-0,10	39
2TA	0,44	0,15-1,09	45	0,19	0,07-0,33	41	0,22	0,11-0,45	73	0,07	0,03-0,15	48
FB/PTA	0,72	0,45-1,58	26	0,92	0,67-1,33	21	1,00	0,91-1,13	9	0,99	0,29-4,82	77
W/L	0,17	0,13-0,23	15	0,18	0,11-0,23	18	0,19	0,17-0,23	14	0,18	0,14-0,21	10
FB/L	0,28	0,23-0,44	14	0,32	0,27-0,39	11	0,35	0,31-0,37	7	0,33	0,12-0,38	17
PTA/L	0,41	0,22-0,59	16	0,35	0,29-0,42	11	0,35	0,32-0,36	5	0,39	0,05-0,75	25
GA/FBA	0,45	0,23-0,86	35	0,41	0,22-0,76	34	0,28	0,21-0,44	38	0,21	0,09-0,36	37
GA/PTRA	0,6	0,21-1,11	38	0,70	0,34-1,2	29	0,55	0,41-0,81	31	0,42	0,12-2,33	100

Примечание: Промеры тела даны в мм. L – длина тела; W – ширина тела; BA – площадь тела, FB – длина передней части тела (от переднего края ротовой присоски до заднего края брюшной присоски), PTA – длина посттестикулярной области; GA – площадь гонад, 1TA – площадь переднего семенника, 2TA – площадь заднего семенника; FB/PTA – 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; PTA/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.

Эмпирически 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. Нами проведён анализ причин наблюдаемой гостальной изменчивости *I. melis*.

Зафиксированная изменчивость не связана с размером хозяина: наиболее мелкие экземпляры получены от самого крупного хозяина – выдры, а самые крупные от хозяина средних размеров – хоря. Факторный анализ показал, что на показатели пропорций тела трематод в большей степени воздействует вид хозяина, чем эффект скученности (Таблица 11), хотя последний фактор так же оказывает влияние. Факторный анализ указывает, что хозяин по-разному влияет

на линейные размеры и на размеры гонад, внося наиболее значительные различия в параметры GA/FBA и GA/PTRA.

Таблица 11. Влияние факторов на показатели пропорций тела *I. melis* по результатам одномерного дисперсионного анализа

Параметр	Фактор	
	Скученность	Хозяин
FB/PTA	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
PTA/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

Апостериорные сравнения с применением теста Тьюки 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 (Таблица 12). Попарные сравнения показали, что наиболее значительные различия по этим параметрам имеются между трематодами от хоря и выдры.

Таблица 12. Результаты апостериорного теста Тьюки для одномерного дисперсионного анализа

Параметр	Попарные сравнения					
	Ll/Mp	Ll/Nv	Ll/Mm	Nv/Mp	Nv/Mm	Mp/Mm
FB/PTA	n/s	n/s	n/s	n/s	n/s	n/s
W/L	n/s	n/s	n/s	n/s	n/s	n/s
FB/L	+	n/s	n/s	n/s	n/s	n/s
PTA/L	n/s	n/s	n/s	n/s	n/s	n/s
GA/FBA	+	+	n/s	n/s	n/s	n/s
GA/PTRA	+	+	n/s	+	n/s	n/s

Примечание: + – имеются значимые отличия; n/s – значимые отличия отсутствуют. Nv – американская норка; Mp – лесной хорь; Ll – речная выдра; Mm – лесная куница.

Дискриминантный анализ выполнен с помощью модели основанной на 4 переменных: GA/PTRA, FB/PTA, PTA/L, FB/L. Итоги построения модели показаны в Таблице 13.

Таблица 13. Результаты 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/ $\leq 0,01$	1,12943	0,848845	-0,002471
PTA/L	0,538040	0,439773	31,42/ $\leq 0,01$	-2,67865	0,792992	-0,647321
FB/PTA	0,426894	0,554272	19,83/ $\leq 0,01$	-1,66450	1,113878	-0,930009
FB/L	0,330424	0,716096	9,77/ $\leq 0,01$	1,25664	-0,308269	1,306792
Соб. зн.				2,16378	0,319637	0,012270
Кум. доля				0,86701	0,995084	1,000000

Верхнее поле Таблицы 13 показывает, что первые две оси статистически значимы. Первая ось демонстрирует самую высокую корреляцию между переменными. Левая часть нижнего поля таблицы демонстрирует максимальный вклад переменных PTA/L и GA/PTRA в дискриминацию между экземплярами *I. melis* от разных хозяев. Правая часть нижнего поля таблицы демонстрирует коэффициенты для канонических переменных. Первая ось наиболее тяжело взвешивается переменными PTA/L и FB/PTA, с небольшим отставанием FB/L и GA/PTRA и объясняет 86% изменчивости; вторая ось показателем FB/PTA с 99 % объяснённой изменчивости; третья ось показателем FB/L со 100% объяснённой изменчивости. Полученная модель удовлетворительно классифицирует трематод от разных хозяев, особенно от норки и выдры. Модель ни разу не определила трематод от куницы, по причине малого количества экземпляров, участвующих в анализе (Таблица 14).

Таблица 14. Матрица классификации *I. melis*

	% корректной классификации	Куница (p=0,069)	Норка (p=0,327)	Выдра (p=0,5)	Хорь (p=0,103)
Куница	0	0	1	3	0
Норка	89	0	17	2	0
Выдра	82	0	5	24	0
Хорь	65	0	10	0	19
Всего	74	0	33	29	19

Результаты дискриминантного анализа наглядно показаны на графике канонических оценок (Рис. 48). По первому корню максимально отличаются трематоды от хоря и выдры, занимая противоположные положения в многомерном пространстве. Координаты морфологического пространства паразитов от американской норки занимают промежуточное положение между первыми двумя видами. При этом, часть координат паразитов от норки пересекаются с таковыми от выдры, часть – с паразитами от хоря. Трематоды от куницы вошли в анализ в меньшем количестве в силу их редкой встречаемости у этого хозяина. По этой причине их координаты не имеют сконцентрированного размещения на графике.

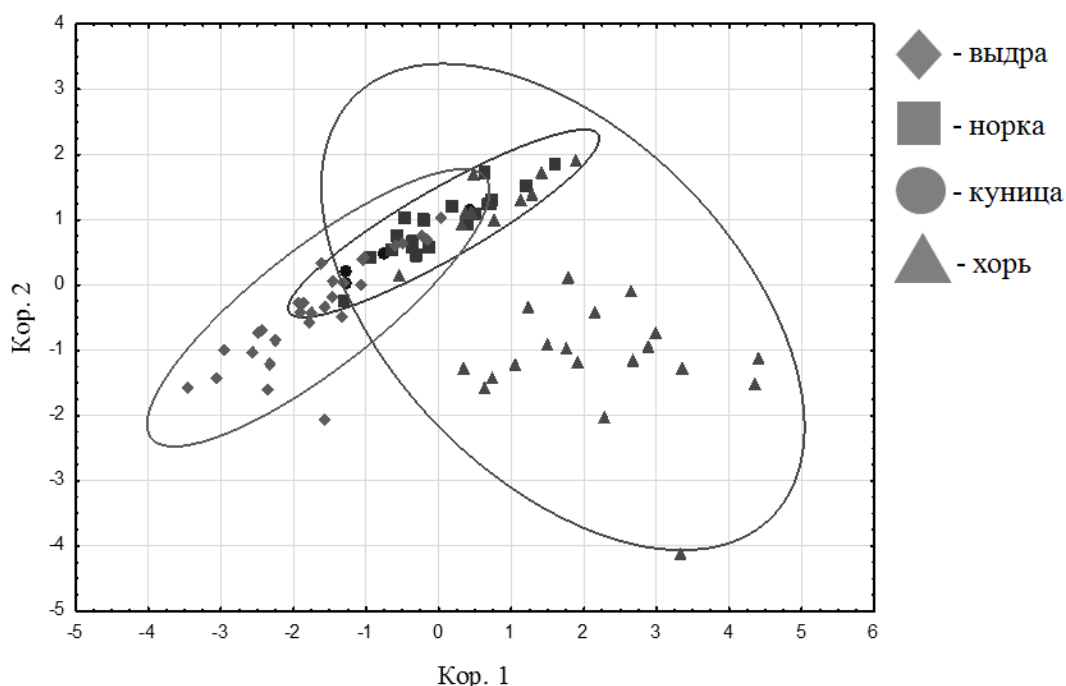


Рисунок 48. Результаты канонического анализа *I. melis*, полученных от четырёх видов хозяев, на основе измерений 81 образца трематод.

Обобщая результаты дискриминантного анализа, можно заключить, что наибольшей разрешающей способностью обладают морфологические параметры, отражающие пропорциональность размеров посттестиккулярной области и пропорциональность размеров гонад паразита относительно размеров его тела. Параметры, связанные с размером посттестиккулярной области, служат маркером возраста паразита. Чем большую длину имеет этот отдел тела трематод, тем дольше они прожили в хозяине, и тем выше оценивается их адаптированность к нему. Параметры, отражающие развитость гонад по отношению к телу, демонстрируют репродуктивный потенциал трематод. Чем он выше, тем более адаптирован данный паразит к хозяину.

Дополнительно нами установлено, что при общей положительной корреляции между размерами тела и размерами гонад ($r=0,52$; $p \leq 0,05$), в дисперсионном анализе получена разная значимость влияния хозяина на отношения передней части тела к посттестиккулярной области, длины к ширине, передней части тела к длине, посттестиккулярной области к длине и показателям отношения площади гонад к площади передней части тела и площади гонад к

площади посттестикулярной области. То есть при паразитировании в разных хозяевах у *I. melis* не всегда происходит пропорциональный рост тела и семенников. Так 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 хоря существует обратная корреляция между площадью тела и гонад ($r = -0,38$; $p \leq 0,05$) (Рис. 49). Иными словами, у особей от норки и куницы имеется непродолжительный рост тела после окончательного формирования гонад, у особей от хоря заметен продолжительный рост тела после остановки роста семенников. У экземпляров от выдры невозможно установить подобную последовательность, что означает, что у паразита отсутствует согласованная аллометрическая возрастная изменчивость.

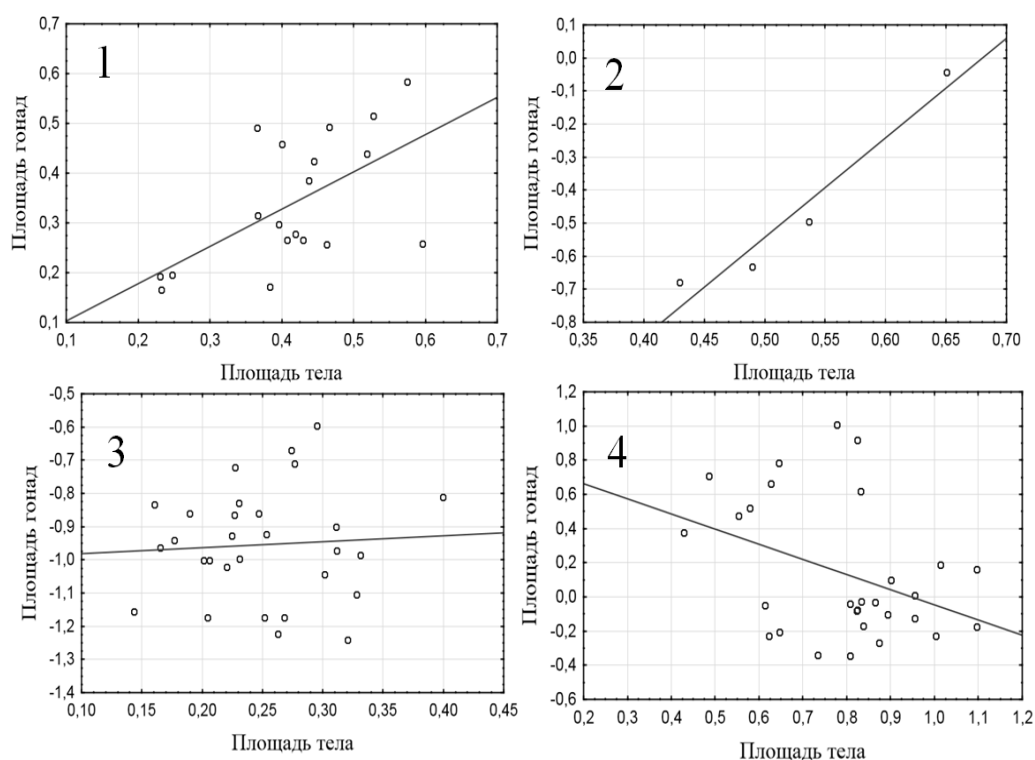


Рисунок 49. Графики парной корреляции между площадью тела и площадью гонад *I. melis*. 1 – хозяин норка; 2 – хозяин куница; 3 – хозяин выдра, 4 – хозяин хорь.

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 к ним толерантность. *I. melis* наименее приспособлена к паразитированию у выдры, удовлетворительно приспособлена к норке и кунице и хорошо приспособлена к хорю.

В определённой мере наблюдаемое явление противоречит представлениям о механизмах и предпосылках формирования совместимости паразита и хозяина. Учитывая экологию выдры и хорошую восприимчивость к *I. melis* других кунных и даже представителей других отрядов млекопитающих, отношения между выдрой и *I. melis* должны быть вполне гармоничными и соответствовать модели облигатной паразито-хозяинной системы. Однако полученные нами результаты указывают, что отношения между обсуждаемой трематодой и выдрой имеют характер факультативной паразитарной системы. Ниже, мы вернёмся к этому вопросу.

Ещё В. Л. Контримавичус (Контримавичус, 1969) упоминал о низкой восприимчивости выдр к некоторым гельминтам, основываясь на своеобразной и сравнительно небогатой гельминтофауне последней. В последующем низкое разнообразие видов гельминтов, невысокие показатели интенсивности и экстенсивности инвазии у выдры фиксировали многие исследователи, объясняя этот феномен с разных позиций. Выводы В. Е. Сидоровича и соавторов (Сидорович, 1997) об обеднённой гельминтофауне и низкой интенсивности инвазии выдры основаны на предположении Контримавичуса о морфофизиологических адаптациях выдры. К подобным суждениям пришли Т. М. Колларс и соавторы (Kollars et al., 1997), высказав предположение об особом иммунном статусе выдры. Однако в более поздней публикации В. Е. Сидорович и Е. И. Анисимова (Sidorovich, Anisimova, 1999) всё же отводят бóльшую роль экологическим факторам формирования особенностей гельминтофауны выдры.

Некоторые исследователи наравне с экологией среди факторов влияния на фауну гельминтов выдры называют особенности мечения территории и низкую плотность населения (Fleming et al., 1977; Hoberg et al., 1977). Последнее противоречит данным В. Е. Сидоровича (Сидорович, 1997), который сообщает, что специфика гельминтофауны выдры сохраняется и при высокой плотности населения. Также в данной работе особенности маркировки территории называют фактором, не понижающим показатели заражённости выдры, а повышающим. Торрес и соавторы предполагают, что обеднённая гельминтофауна речной выдры в юго-западной Европе связана со снижением её численности и стенофагией (Torres et al., 2004). Обсуждаемые особенности фауны гельминтов выдры зафиксированы в ряде других работ (Ромашов и др., 2013; Абалихин и др., 2019 и другие), а также в наших исследованиях (Цветков, Кораблёв, 2019; Цветков и др., 2021; Цветков и др., 2023). Таким образом, исследователи предполагают следующие факторы, определяющие низкое разнообразие фауны гельминтов выдры и невысокие показатели инвазированности: морфофизиологические особенности выдры, повышающие её устойчивость к гельминтам; экологическая специализация выдры; поведение выдр, связанное с маркировкой индивидуальных участков обитания вдоль береговой линии; низкой численностью и плотностью населения выдр. По нашему мнению, наиболее значимы среди них экология выдры и эволюционно приобретённая устойчивость к гельминтам. Причём между этими двумя факторами имеется тесная связь. Если механизм влияния экологической специализации выдры на обеднение её гельминтофауны более или менее очевиден, то существование устойчивости выдры к гельминтам требует отдельных аргументов. На наш взгляд, пример *I. melis* показанный выше, указывает на наличие такой устойчивости.

Перед тем как продолжить, вернёмся ещё раз к гипотезе В. Л. Контримавичуса: 1) Различия в паразитофауне выдры от других куньих могут быть результатом её филогенетической обособленности; 2) Как следствие, выдра обладает своеобразной физиологией в сравнении с другими Mustelidae, благодаря чему она невосприимчива к некоторым гельминтам куньих. Первое объяснение

можно было бы назвать причиной невозможности для *I. melis* завершить своё развитие в выдре, если последняя филогенетически существенно отличается от подходящих для *I. melis* хозяев. Действительно, широко специфичные паразиты, обычно, достигают наибольшей численности на одном основном хозяине, а на других достигают тем меньшего успеха, чем более значительно этот хозяин таксономически удален от основного хозяина (Morand et al., 2007). Что касается онтогенеза *I. melis*, то известно, эти трематоды способны заражать хозяев совершенно разных систематических групп и нормально развиваться, например, в грызунах и достигать в них нормальных размеров при развитой половой системе (Genov, 1984; Hildebrand et al., 2004; Pojmanska et al., 2007). При столь широкой специфичности маловероятно, что сколько-нибудь заметная филогенетическая обособленность выдры связана с неспособностью *I. melis* успешно развиваться в данном хозяине. Более того, обособленность выдр от куньих не подтверждается современными данными генетики куньих. Выдр рассматривают в составе семейства Mustelidae, подсемейства Lutrinae (Koepli et al., 2008; Law et al., 2017). Таким образом, филогенетическое своеобразие выдр не может быть причиной низкой адаптированности к ней *I. melis*. Однако второе положение Контримавичуса, об особенностях физиологии выдры, остаётся релевантным.

Основные морфофизиологические показатели изученных нами хищных млекопитающих подробно рассмотрены в монографии И. Л. Туманова (Туманов, 2003), где не упомянуты какие-либо резко выраженные особенности строения органов, температуры тела и прочих физиологических признаков у речной выдры. Можно утверждать, что, по крайней мере, речная выдра *Luta lutra* в подсемействе Lutrinae не имеет существенных отличий в общих морфофизиологических признаках от других куньих. Особенности у выдры может отличаться иммунный ответ на внедрение паразитических организмов. Установлено, что концентрация эозинофилов в крови хозяина играет ведущую роль в уничтожении личинок гельминтов и развитии устойчивости к ним (Meeusen, Balic, 2000). Высокая смертность на личиночной стадии заставляет паразитов переходить к стратегии более раннего полового созревания. Следствием этого становится

формирование половозрелых особей мелкого размера, способных к репродукции, но в гораздо меньшей степени, чем в хозяине с более низкой концентрацией эозинофилов. По всей видимости, именно это происходит с *I. melis* при паразитировании у выдр. Но не только этим, по нашему мнению, обусловлен морфологический облик истмиофор из выдры. Вероятно, иммунитет выдры целенаправленно воздействует на репродуктивную систему паразита. Исследование на острицах, выполненное G. Sorci и соавторами (Sorci, 2003) показало, что концентрация эозинофилов в крови приматов коррелировала только с размерами самок остриц и размерами яиц, а с размерами самцов корреляция не обнаружена. Авторы объясняют это наличием у остриц гаплодиплоидии, высокого уровня инбридинга, родственного отбора и превосходящими размерами самок над самцами, что снижает конкуренцию среди самцов и интенсивность отбора среди них на размер тела. Мы склонны иначе интерпретировать данные результаты и связать их с селективным воздействием иммунной системы хозяина на самок и самцов. Это действие проявляется в том, что иммунитет избирательно и в большей степени воздействует на самок остриц, то есть особей, непосредственно производящих потомство, затрагивая самцов в меньшей степени. Предполагаем, что такое же воздействие на *I. melis* оказывать иммунная система выдры. Специфика её иммунного ответа заключается в атаке системы размножения трематоды, но в силу гермафродитности последней воздействию подвергается вся особь, вместе с мужской половой системой.

Мы предполагаем следующий эволюционный сценарий, объясняющий развитие устойчивости выдры к *I. melis*. Речная выдра эволюционировала как специализированный полуводный хищник. С усилением специализации некоторые её ценотические связи беднели с одновременной фокусировкой на других связях. В частности, это означает специализацию на охоте за определённым видом добычи – выраженную стенофагию хищника. В случае, если добыча служила промежуточным хозяином для какого-либо вида паразитических червей, способных заражать выдру, то для последней это означало повышенную инвазированность этими паразитами. При более или менее выраженной

патогенности такие паразиты могли способствовать напряжённому отбору выдр на адаптированность к нему. Соответственно, чем интенсивнее был «поток» паразитов, тем напряжённее становился отбор. С ходом времени эти условия могли сформировать животных современных популяций с врождённым неспецифическим иммунным ответом, повышающим резистентность в отношении паразитических червей, в том числе к *I. melis*. Более того, выдра не только подавляет рост и развитие паразита. Воздействие выдр на репродуктивную систему трематод влияет и на их численность в окружающей среде. Таким образом, устойчивость выдры к *I. melis* это не следствие её изначальной невосприимчивости к паразиту в силу какого-либо филогенетического своеобразия, а результат биологического отбора. Для такого широко специфичного паразита как *I. melis* была бы не рациональна последующая адаптация к столь агрессивной среде обитания, какой для него становилась выдра и он фокусировался на других хозяевах, например, на относительно филогенетически молодом виде – лесном хоре. Возможно, выдру как экологическую нишу *I. melis* успешно занял другой вид рода *Isthmiophora* – *I. inermis* – специализированный паразит выдр. Хорь же оказался наиболее предпочтительным хозяином из изученных куньих именно для *I. melis*. На это указывают не только наши результаты морфологических исследований этой трематоды, но и полученные нами показатели индексов обилия, которые уменьшается ровно в той же последовательности, что и адаптированность истмиофоры по результатам морфологических исследований (Глава 4). Они максимальны у хоря, средние у норки и минимальные у выдры и куницы. Максимальный индекс обилия и морфологические характеристики указывают на хоря как на основного хозяина *I. melis* среди изученных куньих. Хорь особенно активно потребляет наиболее значимых промежуточных хозяев истмиофоры – лягушек, что обеспечивает паразиту надёжную ресурсную базу. Отсутствие экологической специализации и богатая гельминтофауна не позволяет иммунной системе хоря специализироваться на борьбе с определёнными возбудителями, поэтому она проявляет толерантность к ним (Morand et al, 2007). Норка и куница,

для *I. melis* побочные хозяева, хотя в популяции норки трематода может достигать большей численности, чем у куниц в силу экологии норки. Морфология же трематод от куницы может указывать на потенциальную возможность *I. melis* успешно паразитировать и у этого хозяина при обеспечении более стабильной трофической связи.

Исходя из полученных результатов, можно предположить, что историческое взаимодействие паразита и хозяина, прочная экологическая связь между ними не всегда способствует надёжным и долгосрочным отношениям. Такие факторы, как пищевая и биотопическая специализация хозяина, могут способствовать слишком высоким показателям его инвазированности, что становится невыгодным паразиту в силу возрастающего урона популяции хозяина и следующей за этим его резистентности. Таким путём паразитарные системы, исторически складывающиеся как облигатные, могут переходить в факультативные и, возможно, в абортивные и каптивные.

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

Нематоды рода *Skrjabinylus* представляют группу паразитических нематод с высокой степенью специализации к паразитизму у кунных. Эти нематоды паразитируют в носослезных (лобных) пазухах кунных и могут провоцировать глубокие изменения в тканях хозяина (Hansson, 1968; Prigioni, Boria, 1995; Kierdorf et al., 2006; Duscher et al., 2015). Из шести валидных видов рода два вида: *S. chitwoodorum* и *S. santaceciliae* описаны у скунсов (Mephitidae) Северной и Центральной Америки (Fuller, Kuehn, 1984; Carreno et al., 2005). *S. ryjikovi* был описан только из желтозобой куницы (*Martes flavigula*, семейство Mustelidae, подсемейство Guloninae) на Дальнем Востоке России (Хабаровский край). *Skrjabinylus lutrae* описан от канадской выдры (*Lutra canadensis*). Последний вид — единственный известный представитель рода *Skrjabinylus* у хозяев подсемейства Lutrinae. *S. nasicola* повсеместно зарегистрирован среди мелких представителей рода *Mustela* (Lankester, 1983; Hawkins et al., 2010, Heddergott et al., 2015). *S. petrowi* традиционно называют нематодой специфичной для рода *Martes*. Ранее её обнаруживали только в Европейской части России, однако позднее стали регистрировать в Центральной и Западной Европе (Gerard, 1986; Koubek et al., 2004; Heddergott et al., 2015; Varodi et al., 2017). Молекулярная характеристика паразитических нематод, основанная на анализе нуклеотидных последовательностей, добавляет важную информацию об их разнообразии. В нашей работе впервые представлены данные о нуклеотидной последовательности нематод *Skrjabinylus*, собранных на территории Российской Федерации.

Попытки амплифицировать более длинную последовательность *CoхI* мтДНК с двумя парами праймеров не были успешными для всех собранных *Skrjabinylus* (Таблица 15). В последующем анализе использованы только образцы, для которых были получены обе последовательности, поскольку мы

планировали установить протокол для получения более информативных данных о последовательностях для филогенетического анализа. Полученные последовательности частично перекрывались, и объединённая последовательность длиной примерно в одну тысячу пар оснований (п.н.) была собрана и депонирована в NCBI GenBank (Таблица 15). Полученные выравнивания таких последовательностей имеют длину 977 п.н. Поскольку последовательности мтДНК *CoxI* двух ранее исследованных европейских видов *Skrjabinogylus* были значительно короче (558 п.н. для европейских видов и 492 п.н. для *S. chitwoodorum*) и с ещё более узкой частью совпадающей в наших и опубликованных последовательностях, то окончательное выравнивание для всех доступных последовательностей составило всего 335 п.н. Согласно анализу RAUP, это выравнивание содержало 65 филогенетически информативных позиций. Как видно из Рисунка 50, полученных различий было достаточно, чтобы различить основные клады в полученной филограмме. Узлы этой филограммы, соответствующие известным голарктическим видам *Skrjabinogylus*, имели высокий уровень поддержки при всех методах анализа. Одна такая клада с высоким уровнем поддержки включает последовательности *S. petrowi* из Германии и последовательности *Skrjabinogylus* из России, по-видимому, представляющие один и тот же вид. Последовательность одного образца из Карелии кластеризуется с последовательностями *S. nasicola* из Германии.

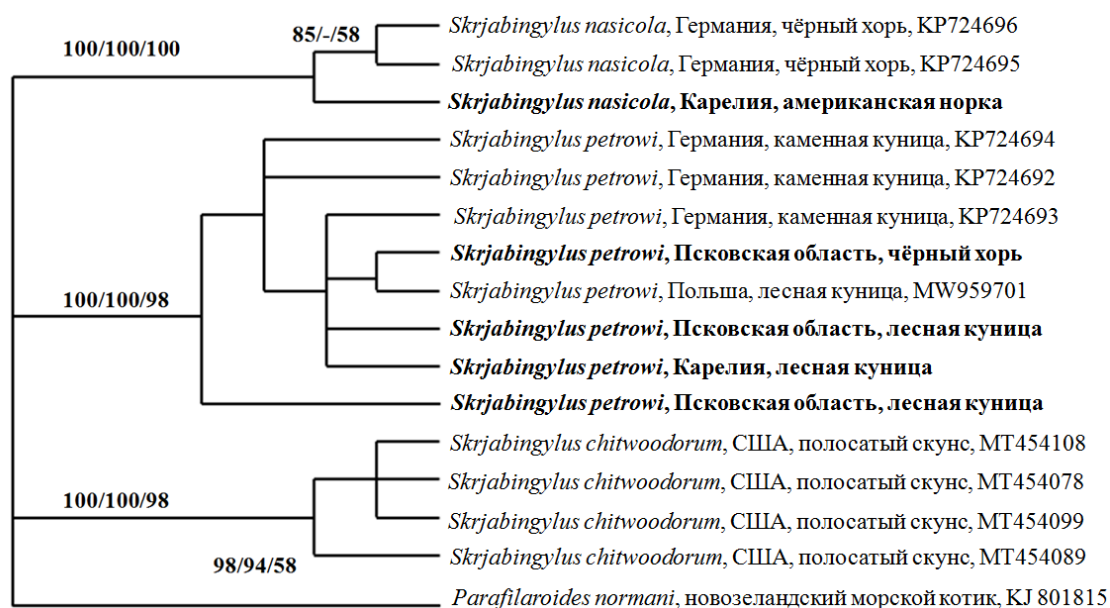


Рисунок 50. Филогенетические отношения между нематодами рода *Skrjabinigylus*. Исследованные нами пробы выделены жирным шрифтом. Рядом с узлами кладограммы представлены значения bootstrap-поддержки в формате MP/NJ/ML – метод максимальной парсимонии, связывания ближайшего соседа, максимального правдоподобия. Полужирным шрифтом выделены оригинальные образцы.

Попарные нуклеотидные различия между исследованными образцами (Таблица 15) демонстрируют четко разграниченные уровни внутри- и межвидовых различий мтДНК *CoxI*. Если 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.

Нематоды *S. petrowi* и *S. nasicola* описаны из Европы: восточной и западной частей соответственно. Обнаружение этих видов в европейской части Российской Федерации предсказуемо. Между представителями этих двух видов, собранными в отдаленных частях Европы, существуют значительные внутривидовые нуклеотидные различия. По нашим данным, такие различия достигают 3,9 % в частичном выравнивании мтДНК *CoxI* для *S. petrowi*, тогда как для *S. nasicola* всего 0,3%. Следует отметить, что экземпляры *S. petrowi* из Германии были

получены от *Mustela foina*, тогда как экземпляры из России получены от *M. martes* и *M. putorius*. Расхождение между ними, обусловленное хозяевами, может усиливаться расхождением, определяемое географическими факторами. 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* spp.

Таблица 15. Исходные данные изучаемых нематод рода *Skrjabinigylus*

Первичная идентификация по морфологическим признакам (наименование образца)	Происхождение образца (количество образцов, использованных для выделения ДНК (N))	Хозяин и количество образцов нематод с обеими полученными последовательностями CoxI (n)	Инвентарный номер NCBI GenBank последовательностей ДНК CoxI mt
<i>S. petrowi</i> (ITA1)	Псковская область, Новосокольнический район N56.4°, E30.1° (N=2)	<i>Martes martes</i> (n=1)	OR178940
<i>S. petrowi</i> (ITA2)	Псковская область, Новосокольнический район N56.4°, E30.1° (N=4)	<i>Mustela putorius</i> (n=3)	OR178144
<i>S. petrowi</i> (IT6)	Псковская область, Новосокольнический район N56.4°, E30.1° (N=3)	<i>Martes martes</i> (n=2)	OR178125
<i>Skrjabinigylus</i> sp.	Республика Карелия, Кондопожский район N62.7°, E34.2° (N=2)	<i>Martes martes</i> (n=2)	OR161199
<i>Skrjabinigylus</i> sp.	Республика Карелия, Кондопожский район N62.7°, E34.2° (N=1)	<i>Neogale vison</i> (n=1)	OR178124

Таким образом, анализ достаточно короткой (длиной около 300 п.н.) частичной последовательности мтДНК CoxI *Skrjabinigylus* spp. обеспечила возможность разграничения между этими видами. Зарегистрированный уровень разнообразия гаплотипов был выше у *S. petrowi*, чем у *S. nasicola*.

Выводы

1) Современная гельминтофауна куньих Псковской, Тверской областей включает 15 видов. Наиболее широко распространены типичные паразиты куньих, представляющие основу их гельминтофауны. Циркуляция особо значимых возбудителей гельминтозов *Mustelidae*: описторхид и *Trichinella sp.* происходит в природных очагах и встречаются у куньих лишь на ограниченной части исследованных территорий. Специфика распространения и циркуляции гельминтов в Полистовском заповеднике определяется условиями верхового болота и характеризуется снижением видового разнообразия в его пределах. В Центральном-Лесном заповеднике какая-либо специфика не зарегистрирована.

2) Сходство видового состава гельминтов норки и хоря обусловлено перекрыванием экологических ниш этих видов. Экологический генерализм куницы и хоря не приводят к сходству гельминтофауны вследствие значительных отличий в экологии этих двух видов, 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 и куницы, хоря и куницы. Стенофагия и стенобионтность выдры значительно влияет на состав её гельминтофауны снижением видового разнообразия последней. Выдра и куница поддерживают диаметрально противоположные трофико-хорологические связи и демонстрируют самое низкое сходство гельминтофауны из исследованных пар куньих. 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: *Pseudamphistomum truncatum*, *Metorchis bilis*, *Trichinella sp.* Предположительно, распространение описторхид в Псковской области в

значительной мере связано с выносом инвазии из природного очага – озера Ильмень. Полистово-Ловатская болотная система может служить буфером между территорией области и эндемичным районом. Положение куньих в иерархии системы очага трихинеллёза непостоянно и зависит от видового разнообразия, численности и плотности населения основных резервентов. Куньи выполняют в этой системе важную функцию, реализуя роль её резерва.

4) Морфологическая изменчивость *I. melis* проявляется в ряду хозяев хорь, норка/куница, выдра и формирует морфологический ряд от крупных форм с гипертрофированной половой системой к средним формам с развитой половой системой и мелким формам с неразвитой половой системой. 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 не ограничивает развитие и рост этой трематоды. Такое влияние хозяина – проявление адаптированности *I. melis* к ним: паразит наименее приспособлен к выдре, удовлетворительно приспособлен к норке и кунице и хорошо приспособлен 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 работой иммунитета, возникшей у выдры в процессе поддержания напряжённых паразито-хозяинных отношений.

6) Анализ последовательностей мтДНК *CoxI* *Skrjabinigylus* spp. позволяет генетически подтвердить существование на территории России двух видов нематод рода *Skrjabinigylus*: *S. petrowi*, *S. nasicola*. Зарегистрированный уровень разнообразия выше у *S. petrowi*, чем у *S. nasicola*.

Список литературы

1. Абалихин, Б. Г. Анализ современной ситуации по паразитофауне околородных хищников семейства куньих на территории центрального региона РФ / Б. Г. Абалихин, Е. Н. Крючкова, Е. А. Соколов // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. – 2019. – №20. – С. 31-35.
2. Андреев, О. Н. Куньи животные – источник гельминтозоонозов / О. Н. Андреев // Труды Центра паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Т. L: Биоразнообразие паразитов. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2018. – С. 13-15. .
3. Андреев, О. Н. Систематический анализ гельминтофауны хищных млекопитающих Центрального региона России / О. Н. Андреев // Российский ветеринарный журнал. Мелкие домашние и дикие животные. – 2013. – № 3. – С. 20-21.
4. Андреев, О. Н. Современное состояние изученности природно-очаговых зоонозов Центрального региона России / О. Н. Андреев, Л. А. Бундина, А. В. Хрусталёв и др. // Российский ветеринарный журнал. Мелкие домашние и дикие животные. – 2014. – № 5. – С. 18-19.
5. Аниканова, В. С. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих : учебное пособие / В. С. Аниканова, С. В. Бугмырин, Е. П. Иешко. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2007. – 145 с.
6. Анисимова, Е. И. Очаги зоонозных гельминтозов в Полесском государственном радиационно-экологическом заповеднике / Е. И. Анисимова, И. С. Юрченко // Чернобыль: 30 лет спустя : материалы Междунар. науч. конф. (Гомель, 21-22 апреля 2016). – Гомель, 2016. – С. 22-25.
7. Анисимова, Е. И. Паразиты американской норки в диких популяциях и зоокультуре / Е. И. Анисимова, С. В. Полоз. – Мн. : Беларуская навука, 2010. – 254 с.
8. Беэр, С. А. Биология возбудителя описторхоза / С. А. Беэр. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 336 с.

9. Бычкова, Е. И. Паразито-хозяйинные сообщества (гельминты – мышевидные грызуны) естественных и антропогенных ландшафтов: монография / Е. И. Бычкова, Т. В. Шендрик. – Мн, 2012. – 191 с.
10. Вагин, Н. А. Изучение закономерностей циркуляции трихинелл в условиях Курской области [Электронный ресурс] / Н. А. Вагин, Н. С. Малышева, Н. А. Самофалова и др. // Ученые записки : электронный научный журнал Курского государственного университета. – 2011. – №1 (18). – С. 39-43. – Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/izuchenie-zakonomernostey-tsirkulyatsii-trihinell-v-usloviyah-kurskoy-oblasti>, свободный. – Загл. с экрана. – Яз. рус.
11. Ватлина, Т. В. Природноочаговые болезни : медико-географический атлас России / Т. В. Ватлина, Т. В. Котова, С. М. Малхазова и др. – М.: Географический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, 2015. – 208 с.
12. Власов, Е. А. Гельминты хищных млекопитающих центрально-черноземного заповедника / Е. А. Власов, Н. С. Малышева, Н. А. Вагин и др. // Российский паразитологический журнал. – 2014. – № 3. – С 7-11.
13. Воронин, В. Н. Современное состояние изученности болезней и паразитов речных раков / В. Н. Воронин // Состояние естественных запасов, воспроизводство и товарное выращивание речных раков: сб. науч. тр. / ГосНИОРХ. – Л., 1989. – Вып. 300. – С. 137–148.
14. Гаевская, А. В. Мир паразитов человека. Т. II : Нематоды и нематодозы пищевого происхождения / А. В. Гаевская. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. – 442 с.
15. Галанина, О. В. Ботанические исследования в заповеднике «Полистовский» / О. В. Галанина // Актуальные проблемы биологии : тез. докл. VI молодежной науч. конф. (14-16 апреля 1999, Сактывкар, Республика Коми). – Сыктывкар, 1999. – С. 33-35.
16. Гельминтозоозы промысловых плотоядных животных центрального региона России / О. Н. Андреянов, А. В. Успенский, В. В. Горохов и др. // Теория и практика паразитарных болезней животных. – 2016. – № 17. – С. 25 – 26

17. Гельминты диких плотоядных Воронежской области: эколого-фаунистический анализ / Е. Н. Ромашова, М. В. Рогов, Б. В. Ромашов и др. // Российский паразитологический журнал. – 2014. – №1. – С. 24-34.
18. Груздева, Л. П. Современные антропогенные изменения лесной растительности Калининского Верхневолжья / Л. П. Груздева // Проблемы рационального использования лесных ресурсов и охраны природы Верхневолжья : тез. докл. науч.-практ. конф. – Калинин : КОСВОП, 1989. – С. 32-35.
19. Давыдова, О. Е. Оценка гельминтологического статуса водных и около-водных млекопитающих семейства куньих (*Mustelidae: Enhydra lutris lutris; Neovison vison*) на острове Беринга / О. Е. Давыдова, А. Н. Шиенок // Актуальные проблемы ветеринарной медицины, зоотехнии и биотехнологии : сб. науч. тр. Междунар. учеб.-метод. и науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня основания ФГБОУ ВО МГАВМиБ - МВА им. К. И. Скрябина. – М., 2019. – С. 99-101.
20. Данилов, П. И. Куньи Северо-Запада СССР / П. И. Данилов, И. Л. Туманов. – Л. : Наука, 1976. – 256 с. .
21. Данилов, П. И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России / П. И. Данилов. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2009. – 308 с.
22. Данилов, П. И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана / П. И. Данилов. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2017. – 388 с.
23. Дорофеев, А. А. География Тверской области / А. А. Дорофеев, А. А. Ткаченко, А. С. Щукина и др. – Тверь : Тверской государственный университет, 1992. – 287 с.
24. Дорофеев, А. А. Геологическое строение, рельеф и полезные ископаемые / А. А. Дорофеев, А. А. Ткаченко, А. С. Щукина и др. // География Тверской области. – Тверь : Тверской государственный университет, 1992. – С. 13-30.
25. Евланов, И. А. Ещё раз о статистическом анализе пространственной

структуры популяций гельминтов / И. А. Евланов // Паразитология. – 1992. – Т. 26, № 6. – С. 475-478.

26. Есаулова, Н. В. Паразитофауна хищных млекопитающих Уссурийского заповедника / Н. В. Есаулова, С. В. Найденко, В. С. Лукаревский и др. // Российский паразитологический журнал. – 2010. – № 4. – С. 22-28.

27. Желтухин, А. С. Стационарные исследования в Центральном-Лесном государственном природном биосферном заповеднике / А. С. Желтухин, Ю. А. Курбатова, Р. Б. Сандлерский и др. // Вопросы географии. – 2021. – № 152. – С. 357-378.

28. Жигилёва, О. Н. Зараженность гельминтами разных митохондриальных линий соболя *Martes Zibellina* и лесной куницы *M. Martes* / О. Н. Жигилева, И. М. Усламина. – DOI 10.17816/ecogen14243-49. – EDN WFRWDF // Экологическая генетика. – 2016. – Т. 14, № 2. – С. 43-49.

29. Жизненный цикл *Isthmiophora melis* (Trematoda: Echinostomatidae) по материалам из юго-восточной Европы / В. Радев, И. Канев, Д. Хрусанов и др. // Паразитология. – 2009. – Т. 43, № 6. – С. 445-453.

30. Звержановский, М. И. Диагностика «эупарифиоза» в популяциях трематод сем. Echinostomatidae при морфологической изменчивости *Euparyphium melis* у плотоядных / М. И. Звержановский, С. Н. Забашта, Ю. И. Власенко // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. – 2010. – № 11. – С. 197-200.

31. Ивашкин, В. М. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих / В. М. Ивашкин, В. Л. Контримавичус, Н. С. Назарова. – М.: Наука, 1971. – 124 с.

32. Калущкова, Н. Н. Ландшафтное разнообразие заповедников таежной и подтаежной зон европейской части России / Н. Н. Калущкова, И. А. Снятков // Вестник Тамбовского университета. Серия: естественные и технические науки. – 2013. – № 18. – С. 616-619.

33. Кириллов, А. А. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья / А. А. Кириллов, Н. Ю. Кириллова, И. В. Чихляев. – Тольятти:

Кассандра, 2012. – 328 с.

34. Козлов, Д. П. Определитель гельминтов хищных млекопитающих СССР / Д. П. Козлов. – М.: Наука, 1977. – 275 с.

35. Контримавичус, В. Л. Гельминтофауна куньих и пути её формирования / В. Л. Контримавичус. – М. : Наука, 1969. – 132 с.

36. Коняев, С. В. Распространение *Dirofilaria immitis* в странах бывшего СССР / С. В. Коняев // Современная ветеринарная медицина. – 2019. – № 5. – С. 26-41.

37. Крайнов, Я. В. Эколого-эпизоотологические аспекты трихинеллеза в Воронежской области / Я. В. Крайнов, М. В. Рогов, П. А. Паршин и др. // Ветеринарная патология. – 2012. – №4. – С. 67-70.

38. Краснощёков, Г. П. Паразитарные системы: II. Воспроизводство популяций паразитов и их биоценологические взаимодействия / Г. П. Краснощёков. – Тольятти : ИЭВБ РАН, 1996. – 67 с.

39. Крючкова, Е. Н. Гельминтофауна у домашних и диких плотоядных животных в европейской части Российской Федерации / Е. Н. Крючкова, Ю. Ф. Петров, Х. Х. Шахбиев // Ветеринария Кубани. – 2011. – № 5. – С. 7-8.

40. Крючкова, Е. Н. Паразитозы семейства куньих на территории центрального региона Российской Федерации / Е. Н. Крючкова, Б. Г. Абалихин, Е. А. Соколов // Теория и практика паразитарных болезней животных. – 2013. – №14. – С. 181-183.

41. Крючкова, Е. Н. Фауна гельминтов плотоядных животных в европейской части России / Е. Н. Крючкова // Теория и практика паразитарных болезней животных. – 2012. – № 13. – С. 205 – 207.

42. Кудрявцева, Т. М. Отличия в заражении разных видов рыб Европейской части России метацеркариями описторхид как основание для внесения дополнений в ветеринарно-санитарные нормативные документы / Т. М. Кудрявцева, В. Н. Воронин // Нормативно-правовое регулирование в ветеринарии. – 2021. – № 4. – С. 67-71.

43. Кулешов, А. А. Современная фауна и распространение нематод-

капиляриид у плотоядных Воронежской области / А. А. Кулешов, Б. В. Ромашов // Инновационные технологии и технические средства для АПК : материалы Междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых и специалистов (Воронеж, 26–27 ноября 2015 года). Ч. III. – Воронеж : Воронежский государственный аграрный университет им. Императора Петра I, 2015. – С. 113-118.

44. Макарова, М. Н. Принципы выбора животных для научных исследований. Сообщение 1. Выбор модельных организмов на основании филогенетических связей [Электронный ресурс] / М. Н. Макарова, А. А. Матичин, А. А. Матичина и др. // Лабораторные животные для научных исследований. – 2022. – № 2. – С. 58-70. – Режим доступа: <https://doi.org/10.29296/2618723X-2022-02-07>, свободный. – Загл. с экрана. – Яз. рус.

45. Малкина, А. В. Мониторинговое исследование заражённости представителей семейства куньих (Mustelidae) трихинеллами в Западной Сибири / А. В. Малкина, С. В. Коняев // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – 2012. – № 1.

46. Мартынова, М. И. Современные природные комплексы окраинных лесов Полистово-Ловатского болотного массива / М. И. Мартынова М. С. Яблоков, Г. В. Шипкова и др. // Известия ВУЗов Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – 2010. – № 2. – С. 127-130.

47. Масленникова, О. В. Влияние среды обитания на зараженность американской норки (*Neovison vison*, Schreber, 1777) гельминтами / О. В. Масленникова, Д. П. Стрельников // Дальневосточный аграрный вестник. – 2020. – № 4 (56). – С. 88-96.

48. Масленникова, О. В. Гельминтофауна лесной куницы (*Martes martes* L.) в Кировской области / О. В. Масленникова // Российский паразитологический журнал. – 2010. – № 4. – С. 29-40.

49. Масленникова, О. В. Мониторинг трихинеллеза лесной куницы (*Martes martes* L., 1758), особенности распределения личинок трихинелл по группам мышц / О. В. Масленникова // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. – 2012. – №13. – С. 240-243.

50. Мошу, А. Гельминты рыб водоёмов Днестровско-Прутского междуречья, потенциально опасные для здоровья человека / А. Мошу. – Кишинэу: Международная ассоциация хранителей реки Эсо-TIRAS, 2014. – 88 с.
51. Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 182 с.
52. Ошмарин, П. Г. К фауне гельминтов промысловых животных Бурятии / П. Г. Ошмарин // Паразитические черви домашних и диких животных. – Владивосток, 1965. – С. 209-212.
53. Пашинская, Е. С. Обзор эпидемиологических данных по гельминтозам / Е. С. Пашинская, В. В. Побяржин, И. С. Соболевская. – EDN XOSJRB // Ученые записки учреждения образования Витебская ордена Знак почета государственная академия ветеринарной медицины. – 2018. – Т. 54, № 1. – С. 30-35.
54. Пенькевич, В. А. *Opisthorhis felinus* на территории республики Беларусь / В. А. Пенькевич, А. М. Субботин // Учёные записки учреждения образования Витебская ордена знак почёта Государственная академия ветеринарной медицины. – 2014. – Т. 50, № 1-1. – С. 52-55.
55. Петров, А. М. Глистные болезни пушных зверей / А. П. Петров. – М. : Международная книга, 1941. – 228 с.
56. Пикулик, М. М. Оценка структурно-функциональных отношений популяций полуводных хищников и амфибий в Белоруссии / М. М. Пикулик, В. Е. Сидорович // Экология. – 1991. – №6. – С. 28-36.
57. Потапова, Т. М. Установление гидрохимического фона верховых болот различных регионов России для обоснования нормативов допустимого воздействия на болота / Т. М. Потапова, М. Л. Марков, О. В. Задонская // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. – 2020. – Т. 65, № 3. – С. 455–467.
58. Решетникова, Н. М. Сосудистые растения заповедника «Полистовский»: аннотированный список видов / Н. М. Решетникова, Е. О. Королькова, Т. А. Новикова; под ред. В. С. Новикова. – М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия и ИПЭЭ РАН, 2006. – 97 с.

59. Рожнов, В. В. Мониторинг переднеазиатского леопарда и других крупных кошек / В. В. Рожнов, А. А. Ячменникова, С. В. Найдено и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. – 123 с.

60. Рожнов, В. В. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих / В. В. Рожнов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 289 с.

61. Ромашов Б. В. Методика гельминтологических исследований позвоночных животных : учебно-методическое пособие / Б. В. Ромашов, Л. Н. Хицова, Е. И. Труфанова и др. – Воронеж, 2003. – 35 с.

62. Ромашов, Б. В. Гельминтофауна диких плотоядных Воронежской области / Б. В. Ромашов, М. В. Рогов, П. И. Никулин и др. // Теория и практика паразитарных болезней животных. – 2013. – № 14. – С. 313-317.

63. Ромашов, Б. В. Трематоды (Platyhelmintha, Trematoda) хищных млекопитающих Усманского бора / Б. В. Ромашов, Е. Н. Ромашова // Труды Воронежского государственного заповедника. Выпуск XXVIII. – Ижевск: ООО «Принт-2», 2016. – С. 83-125.

64. Ромашов, Б. В. Три вида капилляриид (Nematoda,) от хищных млекопитающих (Carnivora) и обсуждение системы и эволюции нематод семейства Capillariidae. 2. *Eucoleus trophimenkovi* sp.n. от лесной куницы (*Martes martes*) и обсуждение системы и эволюции нематод семейства Capillariidae / Б. В. Ромашов // Зоологический журнал. – 2001. – Т. 80, № 2. – С. 145-154.

65. Ромашов, Б. В. Три вида капилляриид (Nematoda,) от хищных млекопитающих (Carnivora) и обсуждение системы и эволюции нематод семейства Capillariidae. 1. Переописание *Eucoleus aerophilus* и *Eucoleus boehmi* / Б. В. Ромашов // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79, № 12. – С. 1379-1391.

66. Ромашова, Е. Н. Трематоды и трематодозы диких и домашних плотоядных Центрального Черноземья: дисс. ... канд. биол. наук: 03.02.11 / Е. Н. Ромашова. – Воронеж, 2016. – 195 с.

67. Ромашова, Е. Н. Эколого-биологические аспекты циркуляции описторхид в условиях Воронежской области / Е. Н. Ромашова, Б. В. Ромашов //

Российский паразитологический журнал. – 2015. – № 4. – С. 49-60.

68. Румянцев, Е. А. К изучению влияния дистрофикации озер на фауну паразитов рыб / Е. А. Румянцев // Паразитология. – 1999. – Т. 33, № 1. – С. 70-74.

69. Сафаров, А. А. Нематоды рода *Dirofilaria* Railliet et Henry, 1911 – паразиты хищных млекопитающих Узбекистана: особенности распространения и экологии / А. А. Сафаров, Ф. Д. Акрамова, Д. А. Азимов // Российский паразитологический журнал. – 2022. – №1. – С. 101-111.

70. Сидорович, В. Е. Куньи в Беларуси : Эволюционная биология, демография и биоценотические связи / научный редактор В. Е. Сидорович. – Мн. : Золотой улей, 1997. – 263 с.

71. Скарбилович, Т. С. К изучению биологии *Capiliaria mucronata* и эпизоотологии капилляриоза мочевого пузыря соболей и норок / Т. С. Скарбилович // Труды Всесоюзного института гельминтологии. – М., 1950. – Т. IV. – С. 27–33.

72. Скарбилович, Т. С. Установление у *Capillaria putorii* (Rud. 1819) двух различных типов цикла развития / Т. С. Скарбилович // Доклады АН СССР. – 1945 – Т. 50. – С. 553–554.

73. Слинчак, А. И. География Псковской области: природа население хозяйство / А. И. Слинчак, А. В. Исаченков, И. С. Кулаков и др. – Псков, 2000. – 200 с.

74. Сонин, М. Д. Паразитарные системы в условиях антропопрессии (проблемы паразитарного загрязнения) / М. Д. Сонин, С. А. Безр, В. А. Ройтман // Паразитология. – 1997. – Т. 31, № 5. – С. 453-457.

75. Стрельников, Д. П. Гельминты американской норки (*Neogale vison* Schreber, 1777) Кировской области / Д. П. Стрельников // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. – 2023. – № 24. – С. 453-457.

76. Стрельников, Д. П. Нематодозы американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) Вятско-Камского междуречья / Д. П. Стрельников, О. В. Масленникова // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. – 2022. – № 23. – С. 443-448.

77. Трабенкова, Н. А. Особенности заражённости горностае гелминтами в разных районах Камчатского края по материалам мониторинга 1955-2020 годов / Н. А. Трабенкова // Вестник охотоведения. – 2023. – Т. 20, № 2. – С. 90-96.

78. Троицкая, А. А. Гельминтофауна диких пушных зверей Татарской АССР / А. А. Троицкая // Ученые записки Казанского государственного университета. – 1960. – № 12 (6). – С. 335-358.

79. Туманов, И. Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России / И. Л. Туманов. – СПб.: Наука, 2003. – 436 с.

80. Успенский, А. В. Основные итоги координации научных исследований по проблеме паразитарных зоонозов / А. В. Успенский, Е. И. Малахова // Российский паразитологический журнал. – 2011. – №2. – С. 76-82.

81. Фёдоров, Г. М. Экономическая безопасность регионов Западного побережья России / Г. М. Фёдоров, А. П. Катровский, С. С. Лачининский и др. – Калининград: Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта, 2021. – 232 с.

82. Хотеновский, И. А. О применении методики, предложенной Чаббом (1962), для изготовления тотальных препаратов из трематод / И. А. Хотеновский // Зоологический журнал. – 1966. – Т. 45, № 11. – С. 1161-1168.

83. Цветков, И. Н. Гельминтофауна куных (*Neovison vison*, *Lutra lutra*, *Martes martes*, *Mustela putorius*, *Meles meles*) центра европейской части России (предварительные результаты) / И. Н. Цветков, Н. П. Кораблев // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. – 2019. – № 20. – С. 678-683.

84. Цветков, И. Н. Гельминты диких куных (*Neovison vison*, *Lutra lutra*, *Martes martes*, *Mustela putorius*) Тверской и Псковской областей / И. Н. Цветков, К. Н. Цветкова, Н. П. Кораблев. – EDN WBMMJI // Вестник охотоведения. – 2021. – Т. 18, № 1. – С. 36-46.

85. Цветков, И. Н. Особенности гельминтофауны Mustelidae Полистовского государственного заповедника и факторы её формирования / И. Н. Цветков К. Н. Цветкова, Н. П. Кораблев. – DOI 10.31016/1998-8435-2023-17-1-43-56. – EDN SQVOPM // Российский паразитологический журнал. – 2023. – Т. 17, №

1. – С. 43-56.

86. Цыганов, А. А. Очерки по физической географии Твери: монография / А. А. Цыганов. – 2-е изд., доп. и перераб. – Тверь: Тверской государственный университет. 2018. – 226 с.

87. Черевичко, А. В. Зоопланктон озер Полистовского заповедника / А. В. Черевичко // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2009. – №3. – С. 132-137.

88. Шакарбоев, Э. Б. Трематоды – *паразиты* позвоночных Узбекистана (структура, функционирование и биоэкологии) / Э. Б. Шакарбоев, Ф. Д. Акрамова, Д.А. Азимов. – Ташкент: Chinor ENK, 2012. – 216 с.

89. Шахматова, В. И. Гельминты куньих Карелии / В. И. Шахматова // Труды ГЕЛАН. – 1966. – С. 277-289.

90. Шахрани, М. Антиоксидантная система защиты в пищеварительной железе (печени) моллюска *Lymnaea stagnalis* в условиях хронического закисления среды обитания / М. Шахрани, А. В. Сидоров // Труды Белорусского государственного университета. – 2016. – Т. 11, № 1. – С. 127-132.

91. Шималов В. С. Гельминтофауна куньих в Белоруссии / В. С. Шималов // Материалы научной конференции Всероссийского общества гельминтологов. Ч. 2. – М., 1964. – С. 264-268.

92. Шималов, В. В. Возбудители гельминтозоонозов у хищных млекопитающих семейства Mustelidae в Белорусском Полесье / В. В. Шималов // Природнае асяроддзе палесся: асаблівасці і перспектывы развіцця. – 2018. – Вып. 11. – С. 291-294.

93. Шималов, В. В. Загрязненность мелиорированных территорий экскрементами хищных млекопитающих, содержащими яйца и личинки гельминтов / В. В. Шималов // Паразитология. – 2007. – Т. 41, Вып. 2. – С. 137-143.

94. Шуйская, Е. А. Климатические изменения в Центрально-Лесном биосферном заповеднике (Тверская область) / Е. А. Шуйская // Климатические изменения и сезонная динамика ландшафтов : материалы Всерос. науч.-практ.

конф. (Екатеринбург, 22–24 апреля 2021 года). – Екатеринбург, 2021. – С. 185-192.

95. Шульц, Р. С. Основы общей гельминтологии. Т. II / Р. С. Шульц, Е. В. Гвоздев. – М.: Наука, 1972. – 513 с.

96. Яблоков, М. С. Государственный природный заповедник «Полистовский» крупнейшая охраняемая территория Псковской области / М. С. Яблоков, О. А. Шемякина, А. В. Черевичко // Псковский регионологический журнал. – 2006. – № 3. – С. 72-80.

97. Addison, E. M. Life cycle of *Crenosoma petrowi* (Nematoda: Metastrongyloidea) from black bears (*Ursus americanus*) / E. M. Addison, G. A. Fraser // Canadian Journal of Zoology. – 1994. – Vol. 72, № 2. – P. 300–302.

98. Agustina, K. K. Prevalence and distribution of soil-transmitted helminth infection in free-roaming dogs in Bali Province, Indonesia / K. K. Agustina, M. S. Anthara, N. A. A. N. Sibang et al. // Veterinary World. – 2021. – № 14 (2). – P. 446-451.

99. Ahmed, M. Twenty Years after De Ley and Blaxter – How Far Did We Progress in Understanding the Phylogeny of the Phylum Nematoda? / M. Ahmed, Holovachov // Animals. – 2021. – № 11 (12). – P. 3479.

100. Airas, N. Sylvatic *Trichinella* spp. Infection in Finland / N. Airas, S. Saari, T. Mikkonen et al. – DOI 10.1645/ge-2202.1 // Journal of Parasitology. – 2010. – Vol. 96. № 1. – P. 67–76.

101. Al-Aboody, M. S. Epizootiology of zoonotic parasites in Middle East: A comprehensive review / M. S. Al-Aboody, M.A. Omar, A. F. Alsayeqh // Annals of parasitology. – 2020. – Vol. 66, №2. – P. 125–133.

102. Altschul, S. F. Protein database searches for multiple alignments / S. F. Altschul, D. J. & Lipman // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 1990. – Vol. 87, № 14. – P. 5509–5513.

103. Anderson R. C. The systematic and transmission of new and previously described metastrongyles (Nematoda: Metastrongylidae) from *Mustela vison* / R. C. Anderson // Canadian Journal of Zoology. – 1962. – Vol. 40, № 5. – P. 893-920

104. Anderson, R. C. Nematode Parasites of Vertebrates. Their Development

and Transmission / R. C. Anderson, R. C. Anderson. – Wallingford : CABI Publishing. 2000. – 650 p.

105. Bagnato, E. New species of *Filaria* (Nematoda: Filariidae) in the Lesser Grison *Galictis cuja* (Molina) (Carnivora: Mustelidae) from northern Patagonia, Argentina and comments about the South American species of the genus / E. Bagnato, C. Gilardoni, G. M. Martin, M. C. Digiani // *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. – 2022. – Vol. 94, №1. – C. e20200099.

106. Baker, B. G. Flynn's parasites of laboratory animals / Second edition B. G. Baker. – Blackwell Publishing, 2007. – 840 p.

107. Botton-Divet, L. Morphological Analysis of Long Bones in Semi-aquatic Mustelids and their Terrestrial Relatives / L. Botton-Divet, R. Cornette, A.-C. Fabre et al. – DOI 10.1093/icb/icw124 // *Integrative and Comparative Biology*. – 2016. – Vol. 56, Is. 6. – P. 1298–1309.

108. Bowles, J. Genetic variants within the genus *Echinococcus* identified by mitochondrial DNA sequencing / J. Bowles, D. Blair, D. P. McManus // *Molecular and Biochemical Parasitology*. – 1992. – Vol. 54, Is. 2. – P. 165–173.

109. Bowman, D. D. Georgis' Parasitology for Veterinarians / D. D. Bowman. – 1th edition. – Elsevier, 2014. – 477 p.

110. Burakova, A.V. Helminths of Gray toad (*Bufo bufo*) Fingerlings in Specially Protected Natural Areas of the Urals and Analysis of Its Parasite Fauna on the Territory of Russia [Electronic resource] / A. V. Burakova, E. A. Malkova // *Inland Water Biology*. – 2023. – Vol. 16. – P. 369–376. – Access mode: <https://doi.org/10.1134/S1995082923020025> – Title from the screen. – Language: English.

111. Bush, A. O. Host fragmentation and helminth parasites: Hedging your bets against extinction / A. O. Bush, C. R. Kennedy // *International Journal for Parasitology*. – 1994. – Vol. 24, Is. 8. – P. 1333–1343.

112. Byrne, R. L. The helminth parasite community of European badgers (*Meles meles*) in Ireland / R. L. Byrne, U. Fogarty, A. Mooney et al. // *Journal of Helminthology*. – 2019. – Vol. 1, № 4. – P. 1–4.

113. Byron, B. L. Pfizer atlas of veterinary clinical Parasitology / B. L. Byron, W. M. Dryden. – Pfizer, 1999. – 45 p.
114. Caira, J. N. Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth / J. N. Caira, K. Jensen. – Lawrence, Kansas : The University of Kansas, 2017. – 199 p.
115. Carreno, R. A. A new species of *Skrjabinigylus* Petrov, 1927 (Nematoda: Metastrongyloidea) from the frontal sinuses of the hooded skunk, *Mephitis macroura* (Mustelidae) / R. A. Carreno, K. E. Reif, S. A. Nadler // Journal of Parasitology. – 2005. – Vol. 91 (1). – P. 102-107.
116. Chandler, A. C. Two new species of *Oochoristica* from Minnesota skunks / A. C. Chandler // American Midland Naturalist. – 1952. – Vol. 52 (1). – P. 133-134.
117. Chao, A. Species Richness: Estimation and Comparison [Electronic resource] / A. Chao, C.-H. Chiu // Wiley StatsRef : Statistics Reference Online. – 2016. – P. 1–26. – Access mode: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/9781118445112.stat03432.pub2>, free. – Title from the screen. – Language: English.
118. Conboy, G.A . Helminth parasites of the canine and feline respiratory tract / G. A. Conboy // Veterinary Clinics of North America-Small Animal Practice. – 2009. – Vol. 39, № 6. – P. 1109-1126.
119. Correa, P. Helminth parasites of *Galictis cuja* (Carnivora, Mustelidae) from localities in the Atlantic forest of Brazil / P. Correa, C. Bueno, F. M. Vieira, L. C. Muniz-Pereira. – DOI 10.1590/s1984-29612016077 // Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária. – 2016. – Vol. 25 (4). – P. 407–413.
120. De Ley, P. A new system for Nematoda: combining morphological characters with molecular trees, and translating clades into ranks and taxa / P. De Ley, M. L. Blaxter // Proceedings of the Fourth International Congress of Nematology (8-13 June 2002, Tenerife, Spain). – Brill, 2004. – P. 633-653.
121. Deksne, G. High prevalence of *Trichinella* spp. in sylvatic carnivore mammals of Latvia / G. Deksne, Z. Segliņa, I. Jahundovica et al. – DOI 10.1016/j.vetpar.2016.04.012 // Veterinary Parasitology. – 2016. – Vol. 231. – P. 118–123.

122. Derycke, S. Exploring the use of cytochrome oxidase c subunit 1 (COI) for DNA barcoding of free-living marine nematodes / S. Derycke, J. VanAverbeke, A. Rigaux et al. // PLOS One. – 2010. – Vol. 5 (10). – e13716.
123. Di Cerbo, A. R. Wild carnivores as source of zoonotic helminths in north-eastern Italy / A. R. Di Cerbo, M. T. Manfredi, M. Bregoli et al. // Helminthologia. – 2008. – Vol. 45, Is. 1. – P. 13–19.
124. Dimitrova, Z. M. Occurrence of acanthocephalans in the Eurasian otter *Lutra lutra* (L.) (Carnivora, Mustelidae) in Bulgaria, with a survey of acanthocephalans recorded from this host species / Z. M. Dimitrova, Y. Tzvetkov, I. Todev // Helminthologia. – 2008. – Vol. 45, Is.1. – P. 41–47.
125. Dronen, N. O. Re-evaluation of the species composition of *Bashkirovitrema* Skrjabin, 1944 (Digenea: Echinostomatidae) with the description of two new species of this genus and the proposal of *Kostadinovatrema novaeguiniense* n. g., n. sp. / N. O. Dronen // Systematic Parasitology. – 2009. – Vol. 74 (3). – P. 169–185.
126. Dubay, S. Parasites in Wisconsin Ermine / S. Dubay, M. J. Buchholz, R. Lisiecki et al. – DOI 10.1645/13-486.1 // Journal of Parasitology. – 2014. – Vol. 100 (5). – P. 616–622.
127. Duscher, G. Evidence of *Trogloitrema acutum* and *Skrjabingylus* sp. coinfection in a polecat from Lower Austria / G. Duscher, J. Harl, H.-P. Fuehrer // Helminthologia. – 2015. – Vol. 52, № 1. – P. 63–66.
128. Farrell, S. H. Investigating the Effectiveness of Current and Modified World Health Organization Guidelines for the Control of Soil-Transmitted Helminth Infections / S. H. Farrell, L. E. Coffeng, J. E. Truscott et al. // Clinical Infectious Diseases. – 2018. – Vol. 66, Issue, suppl 4. – P. S253–S259.
129. Figueiredo, A. Helminth parasites of stone marten (*Martes foina*) in central Portugal / A. Figueiredo, L. Oliveira, L. M. de Carvalho et al. – DOI 10.17420/ap6401.134. – PMID 29717576 // Annals of Parasitology. – 2018. – Vol. 64 (1). – P. 65–68.
130. Fleming, W. J. Helminth parasites of river otters (*Lutra canadensis*) from southeastern Alabama / W. J. Fleming, C. F. Dixon, J. W. Lovett // Proc. Helm. Soc.

Wash. – 1977. – Vol. 44. – P. 131–135.

131. Flores, V. R. A New Microphallid (Digenea) Species from *Lontra provocax* (Mammalia: Mustelidae) from Freshwater Environments of Northwestern Patagonia (Argentina) / V. R. Flores, N. L. Brugni, C. M. Pozzi // Journal of Parasitology. – 2012. – Vol. 98 (5). – P. 992–994.

132. Foreyt, W. j. Veterinary parasitology: reference manual / W. j. Forey. – Fifth edition. – Wiley-Blackwell, 2001. – 235 p.

133. Fuller, T. K. *Skrjabinylus chitwoodorum* Hill, 1939 (Nematoda, Metastrongyloidea) in striped skunks from North-Central Minnesota / T.K. Fuller, D. W. Kuehn // Journal of Wildlife Diseases. – 1984. – Vol. 20 (4). – P. 348–350.

134. Gajadhar, A. A. A 10-year wildlife survey of 15 species of Canadian carnivores identifies new hosts or geographic locations for *Trichinella* genotypes T2, T4, T5, and T6 / A. A. Gajadhar, L. B. Forbes // Veterinary Parasitology. – 2010. – Vol. 168, Is. 1–2. – P. 78–83.

135. Gamble, R. L. Infestations of the nematode *Skrjabinylus nasicola* (Leukart 1842) in *Mustela frenata* (Lichtenstein) and *M. erminea* (L.) and some evidence of a paratenic host in the life cycle of this nematode / R. L. Gamble, R. R. Riewe. – DOI 10.1139/z82-006 // Canadian Journal of Zoology. – 1982. – Vol. 60 (1). – P. 45–52.

136. Genov, T. Helminths of insectivores mammals and rodents in Bulgaria / T. Genov. – Sofia : Publishing House of the Bulgarian Academy of Sciences, 1984. – 348 p.

137. Gerard, Y. Parasitisme des Mustelides par *Skrjabinylus petrovi* : Premier rapport en Europe occidentale / Y. Gerard, J. Barrat. – DOI 10.1051/parasite/198661557. // Annales de Parasitologie Humaine et Comparée. – 1986. – Vol. 61 (5). – P. 575–579.

138. Gherman, C. M. A review of *Trichinella* species infection in wild animals in Romania / C. M. Gherman, Z. Boros, M.-H. Băieș et al. // Food and Waterborne Parasitology. – 2022. – Vol. 28. – e00178.

139. Gibson, D. I. Keys to the Trematoda. Volume 1 / D. I. Gibson, A. Jones, A.

R. Bray. – London : Cabi Publishing, 2002. – 521 p.

140. Hansson, I. Cranial helminth parasites in species of Mustelidae. I. Frequency and damage in fresh mustelids from Sweden / I. Hansson // *Oikos*. – 1968. – Vol. 19 (2). – P. 217–233.

141. Hansson, I. Transmission of the Parasitic Nematode *Skrjabinigylus nasicola* (Leuckart 1842) to Species of *Mustela* (Mammalia) / I. Hansson. – DOI 10.2307/3565102 // *Oikos*. – 1967. – Vol.18 (2). – P. 247.

142. Hawkins, C.J. Biliary parasite *Pseudamphistomum truncatum* (Opisthorchiidae) in American mink (*Mustela vison*) and Eurasian otter (*Lutra lutra*) in Ireland / C.J. Hawkins, J.M. Caffrey, P. Stuart et al. // *Parasitology Research*. – 2010. – Vol. 107. – P. 993–997. – Access mode: <https://doi.org/10.1007/s00436-010-1951-6> – Title from the screen. – Language: English.

143. Heddergott, M. First record of *Skrjabinigylus petrowi* (Nematoda: Metastrongyloidea) in a pine marten (*Martes martes*) in Germany / M. Heddergott // *European Journal of Wildlife Research*. – 2009. – Vol. 55 (5). – 2009. – P. 543-546.

144. Heddergott, M. Prevalence and molecular identification of the sinus worm *Skrjabinigylus petrowi* (Nematoda: Metastrongyloidea) from *Martes* spp. in Germany / M. Heddergott, F. Muller, A.C. Frantz // *Parasitology Research*. – 2015. – Vol. 114 (6). – P. 2053-2061.

145. Torres, J. Helminth communities of the autochthonous mustelids *Mustela lutreola* and *M. putorius* and the introduced *Mustela vison* in south-western France / J. Torres, J. Miquel, P. Fournier et al. // *Journal of Helminthology*. – 2008. – Vol. 82 (04). – P. 349-355.

146. Varodi, E. I. Helminths of Wild Predatory Mammals of Ukraine. Nematodes / E. I. Varodi, A. M. Malega, Y. I. Kuzmin, V. V. Korniyushin // *Vestnik Zoologii*. – 2017. – Vol. 51, № 3. – P. 187-202.

147. Hildebrand, J. Helminthofauna myszy z rodzaju *Apodemus* z okolic Wrocławia / J. Hildebrand, M. Popiolek, A. Okulewicz, G. Zaleśny // *Wiadomości parazytologiczne*. – 2004. – Vol. 50. – P. 623–628.

148. Hildebrand, J. Host-dependent morphology of *Isthmiophora melis*

(Schrunk, 1788) Luhe, 1909 (Digenea, Echinostomatinae) – morphological variation vs. molecular stability / J. Hildebrand, M. Adamczyk, Z. Laskowski et al. // *Parasites & Vectors*. – 2015. – Vol. 22, №8. – P. 481.

149. Hoberg, E. P. Intestinal Helminths of River Otters (*Lutra canadensis*) from the Pacific Northwest / E. P. Hoberg, C. J. Henny, O. R. Hedstrom et al. – DOI 10.2307/3284324 // *Journal of Parasitology*. – 1997. – Vol. 83 (1). – P. 105-110.

150. Hobmaier, M. Extramammalian Phase of *Skrjabingylus chitwoodorum* (Nematoda) / M. Hobmaier // *Journal of Parasitology*. – 1941. – Vol. 27, Is. 3. – P. 237. – Access mode: <https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2022.e00178>, free. – Title from the screen. – Language: English.

151. Hurnikova, Z. An invasive species as an additional parasite reservoir: *Trichinella* in introduced American mink (*Neovison vison*) / Z. Hurnikova, M. Kołodziej-Sobocińska, E. Dvorožňáková et al. // *Veterinary Parasitology*. – 2016. – Vol. 231. – P. 106-109.

152. Jones, A. Keys to the Trematoda. Vol. 2 / A. Jones, A. R. Bray, D. I. Gibson. – London : Cabi Publishing, 2005. – 745 p.

153. Kanzaki, N. A PCR primer set for determination of phylogenetic relationships of *Bursaphelenchus* species within the *xylophilus* group / N. Kanzaki, K. Futai // *Nematology*. – 2002. – Vol. 4 (1). – P. 35-41.

154. Kierdorf, U. Remarks on cranial lesions in the European polecat (*Mustela putorius*) caused by helminth parasites/ U. Kierdorf, H. Kierdorf, D. Konjević, P. Lazar // *Veterinarski arhiv*. – 2006. – Vol. 76. – P. 101-109.

155. King, C. H. Chapter Two : Helminthiasis: Scoring Successes and Meeting the Remaining Challenges / C. H. King // *Advances in Parasitology*. – 2019. – Vol. 103. – P. 11-30. – Access mode: <https://doi.org/10.1016/bs.apar.2018.08.001>, free. – Title from the screen. – Language: English.

156. Klun, I. *Trichinella* spp. in wild mesocarnivores in an endemic setting / I. Klun, N. Ćosić, D. Ćirović et al. // *Acta Veterinaria Hungarica*. – 2019. – Vol. 67 (1). – P. 34-39.

157. Koepfli, K.-P. Multigene phylogeny of the Mustelidae: Resolving

relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation / K.-P. Koepfli, K. A. Deere, G. J. Slater et al. – DOI 10.1186/1741-7007-6-10 // BMC Biology. – 2008. – Vol. 6, Is. 1. – P. 4-5.

158. Kollars, T. M. Gastrointestinal Helminths in the river otter (*Lutra canadensis*) in Tennessee / T. M. Kollars, R. E. Lizotte, W. E. Wilhelm. – DOI 10.2307/3284338 // Journal of Parasitology. – 1997. – Vol. 83, Is. 1. – P. 158-160.

159. Kononova, M. I. Helminthes of mouse-like rodents in the Belogorye State Nature Reserve (Russia) / M. I. Kononova, Yu. A. Prisniy // Nature Conservation Research. – 2020. – Vol. 5(2). – P. 11–18. – ISSN 2500008X

160. Korniyushin, V. V. Review of the helminths of carnivora (Mammalia) in Ukraine: composition and structure of helminth fauna / V. V. Korniyushin, O. M. Malega, E. I. Varodi // Zoodiversity. – 2022. – Vol. 56, № 6. – P. 495-514.

161. Kostadinova, A. *Isthmiophora* Luhe, 1909 and *Euparyphium* Dietz, 1909 (Digenea: Echinostomatidae) re-defined, with comments on their nominal species / A. Kostadinova, D. Gibson // Systematic Parasitology. – 2002. – Vol. 52, № 3. – P. 205-217.

162. Koubek, P. Presence of *Skrjabinogylus petrowi* (Nematoda) in central Europe/ P. Koubek, V. Barus, B. Koubkova / Parasitology Research. – 2004. – Vol. 94 (4). – P. 301-303. .

163. Kumar, S. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms / S. Kumar, G. Stecher, M. Li et al. // Molecular Biology and Evolution. – 2018. – Vol. 35 (6). – P. 1547–1549.

164. Lankester, M. W. *Skrjabinogylus* Petrov, 1927 (Nematoda: Metastrongyloidea) emended with redescriptions of *S. nasicola* (Leuckart, 1842) and *S. chitwoodorum* Hill, 1939 from North American mustelids / M. W. Lankester. – DOI 10.1139/z83-285 // Canadian Journal of Zoology. – 1983. – Vol. 61(9). – P. 2168-2178.

165. Lankester, M. W. Small mammals as paratenic hosts of lungworms / M. W. Lankester, R. C. Anderson. – DOI 10.1139/z66-03 // Canadian Journal of Zoology. – 1966. – Vol. 44 (2). – P. 341–342.

166. Law, C. J. Lineage Diversity and Size Disparity in Musteloidea: Testing

Patterns of Adaptive Radiation Using Molecular and Fossil-Based Methods / C. J. Law, G. J. Slater, R. S. Mehta. – DOI 10.1093/sysbio/syx047 // Systematic Biology. – 2018. – Vol. 67, Is. 1. – P. 127-144.

167. Liu, G. *Arthrostoma leucurus* sp. n. (Nematoda: Ancylostomatidae), A New Hookworm Species Isolated from Asian Badger in China / G. Liu, S. Wang, W. Liang et al. // Acta Parasitologica. – 2022. – Vol. 67. – P. 1447–1454. – Access mode: <https://doi.org/10.1007/s11686-022-00587-5>, free. – Title from the screen. – Language: English.

168. Martinez-Rondan, F. J. The American mink (*Neovison vison*) is a competent host for native European parasites / F. J. Martinez-Rondan, M. R. Ruiz de Ybáñez, P. Tizzani et al. // Veterinary Parasitology. – 2017. – Vol. 247. – P. 93–99.

169. McIntosh, A. A new heterophyid trematode from a Brazilian otter / A. McIntosh // Thapar Commemoration. – 1953. – Vol. – P. 209-210.

170. Meeusen, E. N. T. Do eosinophils have a role in the killing of helminth parasites? / E. N. T. Meeusen, A. Balic // Parasitol Today. – 2000. – Volume 16. – P 95-101.

171. Millan, J. Helminth parasites of the Eurasian badger (*Meles meles* L.) in the Basque Country (Spain) / J. Millan, I. Sevilla, X. Gerrikagoitia et al. // European Journal of Wildlife Research. – 2004. – Vol. 50. – P. 37-40.

172. Miller, G. E. Studies on helminth of North Carolina vertebrates. Parasites of the mink, *Mustela vison* Schreber / G. E. Miller, R. Harkema // Journal of Parasitology. – 1964. – Vol. 50, № 6. – P. 717-720.

173. Morand, S. Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management / S. Morand, B. R. Krasnov, R. Poulin. – Springer Science & Business Media, 2007. – 647 p.

174. Moravec, F. Review of capillariid and trichosomoidid nematodes from mammals in the Czech Republic and the Slovak republic / F. Moravec // Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacae. – 2000. – № 64. – P. 271–304.

175. Nugaraite, D. Helminths of mustelids (Mustelidae) in Lithuania/ D. Nugaraite, V. Mažeika, A. Paulauskas // Biologija. – 2014. – Vol. 60, № 3. – P. 117-

125.

176. Nute, A. W. Prevalence of soil-transmitted helminths and *Schistosoma mansoni* among a population-based sample of school-age children in Amhara region, Ethiopia / A. W. Nute, T. Endeshaw, A. E. P. Stewart et al. // *Parasites Vectors*. – 2018. – Vol. 11(1). – P. 431.

177. Paladsing, Y. Helminth fauna of small mammals from public parks and urban areas in Bangkok Metropolitan with emphasis on community ecology of infection in synanthropic rodents / Y. Paladsing, K. Boonsri, W. Saesim et al. // *Parasitology Research*. – 2020. – Vol.119. – P. 3675–3690.

178. Panayotova-Pencheva, M. New Data on Helminth Parasites of the Stone Marten *Martes foina* (Erxleben, 1777) (Carnivora: Mustelidae) in Bulgaria / M. Panayotova-Pencheva, V. Dakova // *Acta zoologica Bulgarica*. – 2021. – Vol. 73, № 1. – P. 113-118.

179. Pojmanska, T. Pasozytnicze helminty Polski / T. Pojmanska, K. Niewadowska, A. Okulewicz // *Gatunki, żywicie, białe plamy* – Warszawa : Polskie Towarzystwo Parazytologiczne, 2007. – 360 s.

180. Popiolek, M. The first record of *Molineus patens* (Dujardin, 1845) (Nematoda, Molineidae) in the ermine (*Mustela erminea* L.) in Poland / M. Popiolek, H. Jarnecki, T. Luczynskinatychmiastowy // *Wiadomosci Parazytologiczne*. – 2009. – T. 55 (4). – S. 433-435.

181. Prigioni, C. Damage caused by *Skrjabzngylus nasicola* (Leuckart, 1842), *Metastrongylidae*, to weasels (*Mustela nivalis* L.) In North-Western Italy / C. Prigioni, A. Boria // *Hystrix*. – 1995. – Vol. 7, № 1-2. – P. 45-49.

182. Rahman, M. H. A. A. Seroprevalence and distribution of leptospirosis serovars among wet market workers in northeastern, Malaysia: a cross sectional study / M. H. A. A. Rahman, S. M. Hairon, R. A. Hamat et al. // *BMC Infectious Diseases*. – 2018. – Vol. 18. – P. 569.

183. Reiczigel, J. Biostatistics for Parasitologists – A Primer to Quantitative Parasitology / J. Reiczigel, M. Marozzi, I. Fábíán, L. Rózsa // *Trends in Parasitology*. – 2019. – Vol. 35 (4). – S. 277-281.

184. Ribas, A. New data on helminths of stone marten, *Martes foina* (Carnivora, Mustelidae) in Italy / A. Ribas, C. Milazzo, P. Foronda, J. C. Casanova // *Helminthologia*. – 2004. – Vol. 41 (1). – P. 59-61.
185. Sato, H. Helminth Fauna of Carnivores distributed in North-Western Tohoku, Japan, with Special Reference to *Mesocestoides paucitestis* and *Brachylaima tokudai* / H. Sato, Y. Ihama, T. Inaba et al. // *Journal of Veterinary Medical Science*. – 1999. – Vol. 61 (12). – P. 1339–1342.
186. Segovia, J.-M. Analysis of helminth communities of the pine marten *Martes martes* in Spain: Mainland and insular data / J.-M. Segovia, J. Torres, J. Miquel et al. // *Acta Parasitologica*. – 2007. – Vol. 52 (2). – P. 156-164.
187. Seryodkin, I. V. Trichinella infection of wild carnivorans in Primorsky Krai, Russian Far East / I. V. Seryodkin, I. M. Odoyevskaya, S. V. Konyaev, S. E. Spiridonov // *Nature Conservation Research*. – 2020. – № 5. – P. 31–40.
188. Shanebeck, K. M. Novel infections of *Corynosoma enhydri* and *Profilicollis* sp. (Acanthocephala: Polymorphidae) identified in sea otters *Enhydra lutris* / K. M. Shanebeck, J. Lakemeyer, U. Siebert, K. Lehnert. – DOI 10.3354/dao03442 // *Diseases of Aquatic Organisms*. – 2020. – Vol. 137 (3). – P. 239-246.
189. Sharma, R. Hiding in plain sight: discovery and phylogeography of a cryptic species of *Trichinella* (Nematoda: Trichinellidae) in wolverine (*Gulo gulo*) / R. Sharma, P. C. Thompson, E. P. Hoberg et al. – DOI 10.1016/j.ijpara.2020.01.003 // *International Journal for Parasitology*. – 2020. – Vol. 50 (4). – P. 277-287.
190. Sharma, R. High prevalence, intensity, and genetic diversity of *Trichinella* spp. in wolverine (*Gulo gulo*) from Yukon, Canada / R. Sharma, N. J. Harms, P. M. Kukka et al. // *Parasites & vectors*. – 2021. – Vol. 14 (1). – P. 146. – Access mode: <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04636-2>, free. – Title from the screen. – Language: English.
191. Sidorovich, V. Comparative Analysis of the Helminthocenoses of the Native Semiaquatic Mustelids (*Lutra lutra*, *Mustela lutreola*) in Connection with the Width of Food Spectra / V. Sidorovich, E. I. E. Anisimova // *Iucn otter specialist group bulletin*. – 1999. – Vol. 16 (2). – P. 76-78.

192. Silver, Z. A. Geographical distribution of soil transmitted helminths and the effects of community type in South Asia and South East Asia – A systematic review / Z. A. Silver, S. P. Kaliappan, P. Samuel et al. // PLoS neglected tropical diseases. – 2018. – Vol. 12 (1). – P. e0006153.
193. Siyadatpanah, A. Parasitic helminth infections of dogs, wolves, foxes, and golden jackals in Mazandaran Province, North of Iran / A. Siyadatpanah, A. S. Pagheh, A. Daryani et al. // Veterinary world. – 2020. – Vol.13 (12). – P. 2643-2648.
194. Sorci, G. Correlated evolution between host immunity and parasite life histories in primates and oxyurid parasites / G. Sorci, F. Skarstein, S. Morand, J.-P. Hugot // Proceedings. Biological sciences. – 2003. – Vol. 270 (1532). – P. 2481–2484.
195. Specht, S. Helminth infections: Enabling the World Health Organization Road Map / S. Specht, J. Keiser // International Journal for Parasitology. – 2023. – Vol. 53, Is.8. – P. 411-414.
196. Stockdale, P. H. G. The Development, Route of Migration, and Pathogenesis of *Filaroides martis* in Mink / P. H. G. Stockdale, R. C. Anderson. – DOI 10.2307/3277623 // Journal of Parasitology. – 1970. – Vol. 56 (3). – P. 550.
197. Swanepoel, L. Prevalence and genetic characterization of *Dirofilaria lutrae* Orihle, 1965 in North American river otters (*Lontra canadensis*) / L. Swanepoel, C. A Cleveland, C. Olfenbuttel et al. // Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports. – 2018. – Vol. 14. – P. 187-190.
198. Takeuchi-Storm N. Systematic examination of the cardiopulmonary, urogenital, muscular and gastrointestinal parasites of the Eurasian otters (*Lutra lutra*) in Denmark, a protected species recovering from a dramatic decline / N. Takeuchi-Storm, M. N. S. Al-Sabi, M. Chriel, H. L. Enemark // Parasitology International. – 2021. – Vol. 84. – P. 102418.
199. Thompson, J. D. The CLUSTAL X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools / J. D. Thompson, T. J. Gibson, F. Plewniak et al. // Nucleic acids research. – 1997. – Vol. 25 (24). – P. 4876-4882.
200. Toledo, R. Digenetic Trematodes / R. Toledo, B. Fried. – Third Edition . –

Springer, 2024. – 585 p. – ISBN 978-3030186159

201. Torres, J. Cranial helminths of *Mustela vison* Schreber, 1777 in Spain / J. Torres, J. Miquel, S. Manas et al. // Veterinary Parasitology. – 2006. – Vol. 137, Is. 3-4. – P. 379-385.

202. Torres, J. Helminth parasites of the eurasian badger (*Meles meles* L.) in Spain: a biogeographic approach / J. Torres, J. Miquel, M. Motje // Parasitology Research. – 2001. – Vol. 87, Is. 4. – P. 259-263.

203. Torres, J. Helminth parasites of the Eurasian otter *Lutra lutra* in southwest Europe / J. Torres, C. Feliu, J. Fernández-Morán, J. Ruíz-Olmo // Journal of Helminthology. – 2004. – Vol. 78 (4). – P. 353-359.

204. Torres, J. First report of *Filaria martis* Gmelin, 1790 in the European mink, *Mustela lutreola* (Linnaeus, 1761) / J. Torres, J. Miquel, C. Fournier-Chambrillon et al. // Parasitology research. – 2016. – Vol. 115. – P. 2499–2503. – Access mode: <https://doi.org/10.1007/s00436-016-5021-6>, free. – Title from the screen. – Language: English.

205. Traversa, D. Canine and feline cardiopulmonary parasitic nematodes in Europe: emerging and underestimated / D. Traversa, A. Di Cesare, G. Conoby // Parasites & Vectors. – 2010. – Vol. 3. – P. 62. – Access mode: <https://doi.org/10.1186/1756-3305-3-62>, free. – Title from the screen. – Language: English.

206. Tumilson, R. Prevalence, Structure, and Distribution of Novel Parasite Cysts Containing *Dracunculus* Species in River Otters (*Lontra canadensis*) from Arkansas / R. Tumilson, A. Surf. – DOI 10.1645/17-138. – PMID 29457936 // Journal of parasitology. – 2018. – Vol. 104 (3). – P. 319-321.

207. Uni, S. *Acanthocheilonema delicata* n. sp. (Nematoda: Filarioidea) from Japanese badgers (*Meles anakuma*): Description, molecular identification, and *Wolbachia* screening / S. Uni, O. Bain, K. Suzuki et al. // Parasitology International. – 2013. – Vol. 62 (1). – P. 14-23.

208. Vieira, F. M. *Crenosoma brasiliense* sp. n. (Nematoda: Metastrongyloidea) parasitic in lesser grison *Galictis cuja* (Molina, 1782) (Carnivora, Mustelidae) from

Brazil, with a key to species of *Crenosoma* Molin, 1861 / F. M. Vieira, L. C. Muniz-Pereira, L. S. de Souza et al. // *Folia parasitologica*. – 2012. – Vol. 59 (3). – P. 187-194.

209. Weber, J. M. Aspects quantitatifs du cycle de *Skrjabingylus nusicola* (Leuckart, 1842) nematode parasite des sinus frontaux des Mustélidés : Ph. D . thesis / Weber, J. M. – University of Neuchâtel, Neuchâtel. Switzerland, 1986.

210. Wei, Q. The selective constraints of ecological specialization in mustelidae on mitochondrial genomes / Q. Wei, H. Zhang, X. Wu, W. Sha // *Mammal Research*. – 2019. – Vol. 65 (1). – P. 85–92.

211. Young, C. First Report of an Adult Tapeworm (Cestoda: Diphylobothriidea) in a Southern Sea Otter (*Enhydra lutris nereis*) / C. Young, M. A. Miller, R. Kuchta et al. – DOI 10.7589/2017-01-020. – PMID 28640666 // *Journal of wildlife diseases*. – 2017. – Vol. 53 (4). – P. 934-937.

212. Zajac, A. M. Veterinary clinical parasitology / A. M. Zajac, G. A. Conboy, S. E. Little, M. V. Reichard. – Ninth edition. – Wiley-Blackwell A John Wiley & Sons, 2021. – 434 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ**Приложение А**

Рисунок 1. Тушка чёрного хоря, подготовленная для вскрытия.



Рисунок 2. Тушка американской норки, подготовленная для вскрытия.



Рисунок 3. Обработка первичного матрикса из внутренних органов кунных методом последовательных промываний.



Рисунок 4. Экскременты лесной куницы. Центрально-лесной заповедник, Тверская область.



Рисунок 5. Экскременты речной выдры. Центрально-Лесной заповедник, Тверская область.



Рисунок 6. Экскременты лесной куницы.

Приложение Б

Рисунок 1. Установка для распределения реактивом в центрифужные пробирки.



Рисунок 2. Штатив с комплектом центрифужных пробирок.

Приложение В

Таблица 1. Исходная сводная таблица для обобщённого анализа показателей заражённости изученных куньих.

	ЭИ				ИИ средняя				ИИ медианная				D				ИО			
	К	Х	Н	В	К	Х	Н	В	К	Х	Н	В	К	Х	Н	В	К	Х	Н	В
<i>F.martis</i>	=	=	↓		=	↑	↓		=	=	=		=	=	↑		=	↑	↓	
<i>S. petrowi</i>	=	=	↓		=	=	=		=	=	=		=	=	=		=	↑	–	
<i>Cr.petrovi</i>	=	=	=		=	=	=		=	=	=		=	=	=		=	=	=	
<i>C. putorii</i>	=	=	=		=	=	=		=	=	=		=	=	=		=	=	=	
<i>C. mucronata</i>	–	=	↑		–	=	↑		=	=	↑		=	=	=		=	=	↑	
<i>Trichinella sp.</i>	=	=	=		=	=	=		=	=	=		=	=	=		=	=	=	
<i>I. melis</i>	=	↑	↑	=	↓	↑	↑	=	↓	↑	↑	=	=	=	=	=	↓	↑↑	↑	=
<i>A.alata</i>	↓	=	=		=	=	=		=	=	=		↓	=	=		↓	↑	=	