

УРОВНИ ИНВАЗИИ ФИЛЯРОИДОЗА В ПОПУЛЯЦИЯХ СОБОЛЯ И ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ

© 2023 г. В. Г. Монахов*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: mon@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 26.07.2022 г.

После доработки 18.11.2022 г.

Принята к публикации 21.11.2022 г.

Проведено сравнительное исследование показателей зараженности соболей и лесных куниц легочной нематодой *Filaroides martis* в популяциях Приуралья и Средней Сибири по выборкам объемом более 3 тыс. животных. Экстенсивность инвазии в разных популяционных группировках соболя варьировала от 2 до 57%, у лесной куницы – от 0 до 54%. Зараженность куницы в уральской зоне трансгрессии значимо выше, чем у соболя. Изученные группировки формируют три кластера. Низкие значения экстенсивности, менее 2%, отмечены в двух восточных популяциях – Верхней Оби (куница) и р. Вах (соболь), наивысшие, более 50%, – у куниц Урала и обоих видов в Уватском районе Тюменской области. Остальные группировки, где экстенсивность инвазии средняя (20–38%), сформировали третий кластер. Интенсивность инвазии изменялась от 2.5 до 3.6 цист гельминта на зараженную особь у соболя, а у куницы – от 0 до 4.6, в большинстве попарных сравнений по обоим показателям разности между выборками были статистически значимыми. Западные группировки обоих видов имели интенсивность инвазии выше, чем восточные. Экстенсивность и интенсивность инвазии соболя значимо ($r = 0.95$; $p = 0.01$) коррелируют. Обнаружен один географический тренд – увеличение экстенсивности инвазии к северу у лесной куницы. Случаи экстенсивности инвазии менее 5% объясняли отсутствием сформированного очага филяроидоза. Обнаружен двукратный рост уровня экстенсивности инвазии за 20 лет к началу 2010-х гг., адекватного объяснения чему пока не найдено.

Ключевые слова: лесная куница, соболь, нематода *Filaroides martis*, гельминтоз, зараженность

DOI: 10.31857/S0367059723020105, **EDN:** MXVBFN

Два родственных вида *Martes* населяют лесную зону Евразии: куница *Martes martes* обитает в основном в смешанных лесах Европы, а соболь *Martes zibellina* предпочитает таежные массивы Урала и Сибири. Оба вида активно используются как объекты охоты из-за ценного меха, что стало причиной подрыва их численности к началу XX в. Из этой депрессии оба вида вышли в основном с помощью охранных мер, предпринятых правительствами стран Европы и Азии [1, 2].

Основную долю рациона двух видов составляют животные корма, через которые они подвергаются заражению паразитами (биогельминтами). Одним из наиболее часто регистрируемых гельминтозных заболеваний видов рода *Martes* является инфекция нитевидной лёгочной нематодой *Filaroides martis* Werner 1782, семейства Filaroididae Schulz 1951, род *Filaroides* Beneden 1858 [3], промежуточными хозяевами – наземные (роды *Arion*, *Agriolimax*, *Anguispira*, *Eulota*, *Discus*, *Deroceras*, *Succinea*, *Zonitoides*) и пресноводные (*Phisa*, *Gyraulus*, *Mesodon*) моллюски [4, 5].

Кроме *F. martis*, по всему миру описано еще 16 видов этого рода, основными хозяевами которых являются представители отрядов Carnivora (сем. Canidae, Felidae), а также Primates (сем. Cebidae, Callitrichidae [4]). В СССР описаны [6] *F. osleri* для псовых и *F. orientalis* для мелких кунных. Имаго *F. martis* локализуется в виде клубочков (капсул) размером 3–7 мм около бронхов в легких definitivoного хозяина и являются патогенным паразитическим гельминтом, вызывающим очаговую эмфизему легких и пневмонию [5, 7–9]. Влияние филяроидоза на популяции изучаемых видов *Martes* исследовано недостаточно, поскольку это связано с получением для анализа репрезентативных промысловых выборок, проведения специальных дополнительных биотестов, и в данной работе нами не освещается. По литературным данным [5, 15], филяроидоз вызывает снижение упитанности животного, что непосредственно к его гибели не приводит, но может способствовать другим опасным заболеваниям, нарушению терморегуляции, истощению и гибели.

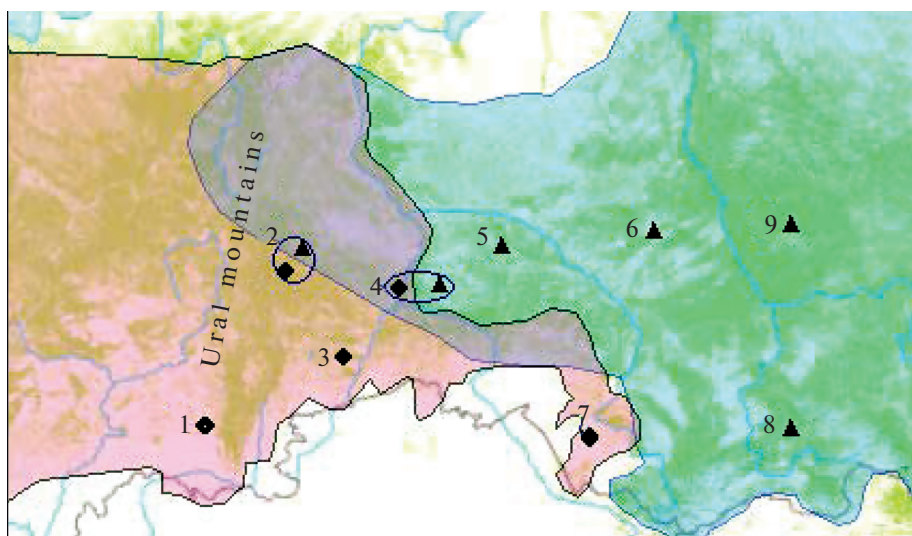


Рис. 1. Расположение мест сбора биопроб лесной куницы (ромбы) и соболя (треугольники). Номера выборок соответствуют приведенным в табл. 1. Розовый цвет – восточная часть ареала куницы, зеленый – западная часть ареала соболя (по данным сайта <https://www.iucnredlist.org>).

ли в зимнее время. По сведениям А.М. Петрова [7], гельминт вызывает гиперемию, очаговые отеки легочной ткани, пневмонию и “может быть весьма патогенным для пушных зверей сем. Mustelidae”.

В поддержании очагов филяроидоза участвуют также и другие постоянные хозяева паразита – куницеобразные из родов *Martes*, *Mustela*, *Neogale* (*Neovison*), *Gulo*, *Meles*, *Mephitis* [4, 7, 10]. Распространение и напряженность гельминтозных очагов считается одним из факторов регуляции численности вида-хозяина [11].

При изучении динамики численности соболя и лесной куницы на Урале и в Западной Сибири мы исследовали значительные по объему промысловые пробы и определяли зараженность зверьков легочной нематодой *F. martis*. На собранном материале провели тестирование наличия (а) межвидовых (впервые для данных видов), (б) географических и (в) темпоральных различий зараженности соболя и лесной куницы филяроидозом. В качестве рабочей гипотезы приняли существование различий в уровнях экстенсивности и интенсивности инвазии *F. martis* в изучаемых популяционных группировках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использован материал биопроб (тушек зверьков без шкурки, $n = 3043$), предоставленных нам лицензированными охотниками-промысловиками. Промысловые выборки соболя ($n = 2672$ экз.) получены в Свердловской обл. (Урал, 59–62° с.ш., 60–62° в.д., 174 экз.) в 1978–1988 гг., Тюменской обл. (Уват, 58–59° с.ш., 69–

74° в.д., 641 экз., 1986–2011 гг.), ХМАО (реки Юган, 58–62° с.ш., 73–76° в.д., 427 экз., 1978–1985 гг., и Вах, 61–63° с.ш., 81–85° в.д., 213 экз., 1979–1989 гг.), Красноярском крае (Зап. Саян, 54° с.ш., 95° в.д., 1109 экз., 1977–1982 гг.; окрестности п. Байкит (61° с.ш., 96° в.д., 108 экз., 1974–1979 гг.). Выборки куницы ($n = 371$ экз.) получены в Республике Башкортостан (Мелеуз, 53° с.ш., 56° в.д., 30 экз., 2012–2013 гг.), Пермском крае и Свердловской обл. (Урал, 58–62° с.ш., 58–66° в.д., 145 экз., 2003–2021 гг., в Талицком р-не Свердловской обл. 57–58° с.ш., 62–65° в.д., 41 экз., 2010–2013 гг.), Тюменской обл. (Уват, 59° с.ш., 68° в.д., 36 экз., 2010–2014 гг.) и Алтайском крае (Верхняя Обь, 51–53° с.ш., 81–85° в.д., 119 экз., 2021–2022 гг.). Места сбора биопроб отражены на прилагаемой карте-схеме (рис. 1). Эти выборки служили исходным материалом для выявления зараженности соболя и куницы нематодой *F. martis* в локальных популяциях. Анализ временной изменчивости проведен на примере выборок Уватского района Тюменской обл.

Заражение *F. martis* определяли при неполном анатомическом вскрытии животных путем нахождения и подсчета цист (узелков) нематод в паренхиме легких [12]. В работе в качестве индикаторов распространенности нематоды *F. martis* используются два показателя: экстенсивность инвазии (в англоязычной литературе “prevalence”), определяемой как доля (%) зараженных животных в изученной выборке, а также интенсивность инвазии, которую рассчитывали как среднее количество цист филяроидесов на одну зараженную особь в выборке. Показатели самцов и самок объединены, поскольку статистически

значимых различий между полами не выявлено [9, 14, 21] либо они мало ощутимы (по нашим данным, разница в экстенсивности инвазии у куницы 1.11%, у соболя – 3.97%, а по интенсивности у куницы 0.18 цист, у соболя – 0.12). Статистические сравнения выполнены с применением критерия Стьюдента [42], при котором число степеней свободы определяется по формуле $k = N_1 + N_2 - 2$, где N_1 и N_2 – объемы сравниваемых выборок (приведены выше по тексту). Для поиска связей и закономерностей применены кластерный и корреляционный анализы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средневыборочные показатели инвазии *F. martis* в нашем исследовании варьировали следующим образом (табл. 1, 2): минимальные экстенсивность и интенсивность зарегистрированы в выборке лесной куницы с Верхней Оби (0.0% и 0.0 цист соответственно). Максимальные показатели экстенсивности выявлены для соболя из Уватского района Тюменской области (57.1%, табл. 1), минимальные – для выборки Вах (1.9%). В остальных четырех локалитетах показатель в среднем составил $33.3 \pm 1.1\%$ и варьировал от 29 (Байкит, Урал) до 38.2% (Юган). Для лесной куницы самая высокая экстенсивность была в выборке Урала (53.8%).

Максимальная интенсивность для соболя и куницы (4.6 и 3.6 цист на зараженную особь соответственно) зарегистрирована для Уватского района Тюменской области, разность статистически значима ($p = 0.02$). Минимальные показатели характерны для трех восточных группировок соболя (2.5–3.10, среднее 3.1 ± 0.1), а максимальные – для трех западных (2.88–3.63, среднее 3.5 ± 0.1 ; табл. 2). Все группировки куницы, где обнаружена нематода, относятся к западным.

Относительный размах значений экстенсивности составил 29.3% для соболя и 34.7% для куницы, а интенсивности инвазии – 6.0 и 34.6% соответственно.

Для классификации всех выборок провели кластерный анализ по выявленным значениям экстенсивности и интенсивности инвазии филяридоза (рис. 2). По экстенсивности изученные выборки разделились на три кластера (рис. 2а, 1–3). Первый из них объединил восточные локалитеты с минимальными значениями экстенсивности инвазии ($n = 332$, среднее значение для кластера $1.2 \pm 0.6\%$), во второй вошли выборки с высокими уровнями зараженности (куница Урала, Уват – оба вида, $56.3 \pm 1.7\%$; $n = 822$), а третий объединил остальные группировки двух видов со средними показателями зараженности ($33.0 \pm 1.1\%$; $n = 1889$), распределенные по всей изученной территории. По уровням экстенсивности инвазии

Таблица 1. Средневыборочные значения экстенсивности инвазии ($\% \pm SE$) *F. martis* у соболя и лесной куницы

№ п/п	Локалитет	Куница	Соболь	Уровень значимости (p)
1	Мелеуз	26.7 ± 8.1	–	0.001
2	Урал	53.8 ± 4.1	29.3 ± 3.5	
3	Талица	22.0 ± 6.5	–	
4	Уват	52.8 ± 8.3	57.1 ± 2.0	0.611
5	Юган	–	38.2 ± 2.4	
6	Вах	–	1.9 ± 0.9	
7	Верх. Обь	0.0	–	
8	Зап. Саян	–	32.5 ± 1.4	
9	Байкит	–	29.6 ± 4.4	

Таблица 2. Средневыборочные значения интенсивности инвазии (шт. $\pm SE$) *F. martis* у соболя и лесной куницы

№ п/п	Локалитет	Куница	Соболь	Уровень значимости (p)
1	Мелеуз	2.4 ± 0.7	–	0.183
2	Урал	3.2 ± 0.2	2.9 ± 0.3	
3	Талица	3.1 ± 0.7	–	
4	Уват	4.6 ± 0.6	3.6 ± 0.1	0.024
5	Юган	–	3.3 ± 0.2	
6	Вах	–	2.5 ± 0.6	
7	Верх. Обь	0.0	–	
8	Зап. Саян	–	3.1 ± 0.1	
9	Байкит	–	2.8 ± 0.3	

все три кластера имели между собой высоко статистически значимые различия ($p < 0.0001$).

Интенсивность зараженности филяридозом оценивали по количеству цист в легких животных. У соболя максимально обнаружено 14 цист у самцов и 13 у самок, для куницы 9 и 13 соответственно. По интенсивности инвазии *F. martis* изученные локалитеты разделились на 4 кластера (рис. 2б). В кластер А вошла одна выборка (Верхняя Обь, 0.0; $n = 119$), во второй (Б) попала выборка куницы (Уват, 4.6; $n = 36$), в кластер В – соболи Увата и Югана и куницы Урала и Талицы (среднее 3.5 ± 0.1 цист с крайними значениями от 3.1 до 3.6; $n = 1254$). В четвертый кластер Г вошли пять выборок: куницы Мелеуза и соболи Ваха, Урала, Зап. Саяна и Байкита со среднекластерным значением интенсивности 3.0 ± 0.1 цист (от 2.4 до 3.1; $n = 1634$). По уровням интенсивности инвазии все четыре кластера имели статистически значимые различия ($p < 0.02$). Сравнения показателей интенсивности инвазии по критерию Стьюдента выявили статистически значимые различия ($p < 0.05$) между

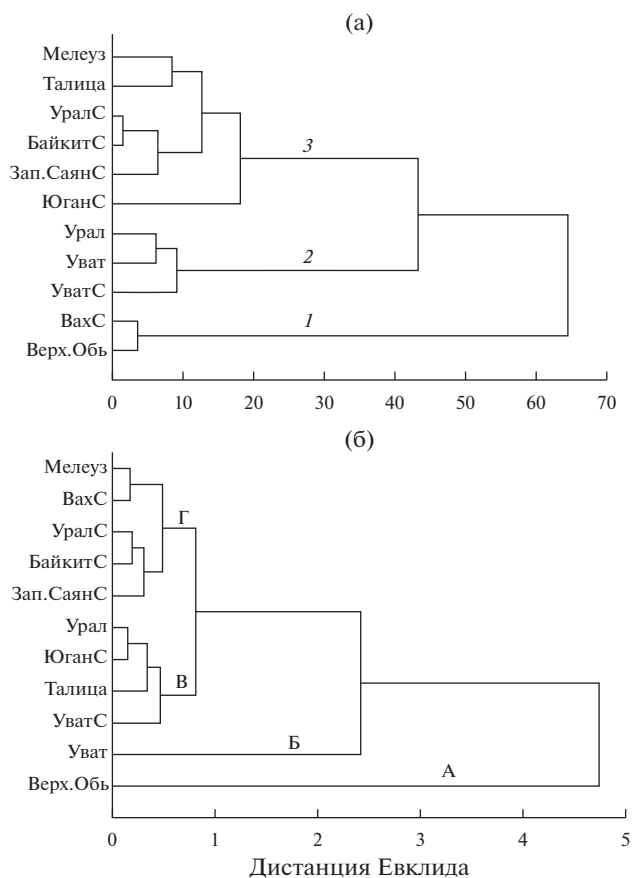


Рис. 2. Классификация выборок соболя (помечены значком С на оси Y) и лесной куницы по значениям экстенсивности (а) и интенсивности (б) инвазии *F. martis* (метод UPGMA).

такими группировками соболя, как Вах, Юган и Уват. По интенсивности инвазии у куницы обнаружены значимые различия ($p < 0.006$) между всеми группировками, за исключением парных сравнений выборок Мелеуза, Урала и Талицы ($p > 0.125$).

Корреляционный анализ показал лишь одну значимую закономерность в географическом распределении выборок по экстенсивности – положительную связь с градиентом “юг–север” у лесной куницы: $r = 0.88$, $p < 0.05$, $k = 3$. Интенсивность инвазии у куницы также проявила заметную, но незначимую статистически ($r = 0.83$, $p = 0.08$, $k = 3$) тенденцию к увеличению на север. Оба вида демонстрируют снижение обоих показателей инвазии в восточном направлении: $-0.61 < r < -0.25$ ($p > 0.05$). Связь экстенсивности и интенсивности инвазии у двух видов оценили с помощью корреляционного анализа. Для соболя коэффициент корреляции (r) имел значение 0.95 ($p = 0.01$; $F = 38.2$; $k = 4$), для куницы был ниже ($r = 0.88$), но незначим статистически ($p = 0.98$; $F = 10.0$; $k = 3$).

В бассейне р. Демьянка (Уватский р-н Тюменской обл.) проводился сбор биопроб в разные десятилетия: сначала в 1987 и 1989 гг. ($n = 347$), а затем через 21 год – в 2010 и 2011 гг. ($n = 294$). За 20 лет произошло 2-кратное увеличение экстенсивности инвазии *F. martis* – с $38.6 \pm 2.6\%$ до $78.9 \pm 2.4\%$ ($p < 0.001$).

В межвидовом аспекте экстенсивность инвазии *F. martis* у лесной куницы оказалась больше по сравнению с соболем. Вывод основан на сопоставлении данных приуральских симпатрических группировок, что методически наиболее надежно (см. табл. 1; $p = 0.003$). В другом районе совместного обитания двух видов (в окрестностях с. Уват Тюменской обл.) различия в экстенсивности не достигают статистически значимого уровня (см. табл. 1; $p = 0.61$), однако интенсивность заражения куницы здесь оказалась значимо выше (см. табл. 2; $p = 0.024$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследований инвазий нематодами видов рода *Martes* немного, но в имеющихся публикациях среди наиболее изученных нематодозов как раз является филяроидоз. Ранее был изучен [4] не только, несомненно, важный фаунистический аспект распространения гельминтоза в ареалах видов, с основным вниманием на первое обнаружение гельминта, но также имеются публикации с оценкой зараженности филяроидозом разных половых и возрастных групп у двух видов [8, 14, 15, 21, 22].

В разных популяциях лесной куницы отмечали следующие средние уровни экстенсивности инвазии *F. martis*: 53.4% – в Вологодской обл. [13] ($n = 322$), 8.3–41.4% – в Республике Марий-Эл, Татарстане, Башкортостане [14] ($n = 765$), от 17.3 до 69.9% – в Архангельской обл. и Республике Коми [15] ($n = 582$), 43.5–53.1% – для северо-западных областей страны [9] ($n = 836$), 8.0–45.0% – для Поволжья и Урала [15] ($n = 770$), 42.9% – для севера Коми [5] ($n = 240$), 53.3% – для юга Тюменской обл. [16] ($n = 18$). Это средние показатели, однако в отдельные годы зараженность куниц филяроидозом достигает почти 100% [8, 10], что авторами никак не интерпретируется.

Для соболя в ряде публикаций дается характеристика зараженности *F. martis* в разных районах ареала вида (экстенсивность инвазии): 9.5% – для Бурятии [17] ($n = 116$); 69.6% – для Нижнего Приангарья [18] ($n = 112$); 7.3% – для Якутии [19] ($n = 83$) и 6.5% [20] ($n = 462$); 37.8% – для Алтая [21] ($n = 193$); 31.8% – для Сев. Зауралья ($n = 170$); 18.1% – для Хакассии ($n = 94$); 45.3% – для Зап. Саяна ($n = 609$) [22]; 25.8% – для Камчатки [23] ($n = 178$); 33.3% – для севера Коми [5] ($n = 12$); 38.2% – для бассейна р. Юган ($n = 427$); 38.6% – р. Демьянка

($n = 347$); 20.8–41.9% – Приуралье ($n = 149$) [24]; 26.5% – для юга Тюменской области [16] ($n = 169$).

Таким образом, по литературным данным для обоих видов обычными являются значения зараженности в пределах от 10 до 70% (8–68.9%, [8]). Поэтому из полученных нами данных необычными можно считать минимальные значения экстенсивности инвазии для соболя бассейна р. Вах и для лесной куницы в Алтайском крае (Верхняя Обь, см. рис. 1).

Очень низкая экстенсивность инвазии в бассейне р. Вах вызывает наибольший интерес, поскольку в 1979–1984 гг. *F. martis* здесь не отмечали ($n = 43$), а впервые зараженный соболь обнаружен в 1985 г. (1 экз. в выборке из 25 зверьков). В последующие годы гельминт отмечен у трех животных ($n = 142$). В эти же годы инвазию *F. martis* регулярно регистрировали для аборигенных соболей в соседней (но отделенной р. Обь) популяции р. Юган: экстенсивность инвазии в 1978–1980 гг. составила 34.3% ($n = 280$), а в 1981–1985 гг. – 45.6% ($n = 147$). Мы объясняем данное несоответствие тем, что популяция бассейна р. Вах образована в 1950-х гг. практически свободными [17, 19] от инвазии байкальскими интродуцентами, заселившими пустовавшие с начала XIX в. угодья. Инвазию *F. martis* в эту популяцию, вероятно, занесли мигранты-аборигены лишь в 1980-х гг., когда отмечены первые встречи зараженных соболей.

Лесные куницы в Алтайском крае не болеют филяриозом, потому что ни здесь, ни на территории юга Омской и Новосибирской областей, откуда они предположительно мигрировали, не регистрируются случаи этой инвазии среди диких и домашних хищных млекопитающих [25–29], что говорит об отсутствии очага *F. martis* в равнинной части Алтайского края [30] или нарушении в цикле развития нематоды. Не обнаружена *F. martis* также и в соседней популяции соболя Западно-го Алтая на территории Казахстана [31].

Интенсивность инвазии филяриоза по литературным данным оценивалась в разных регионах следующим образом. Максимальную индивидуальную зараженность для одной особи регистрировали у соболя до 7 цист (р. Илыч [5], Алтай [21]), до 10 (Якутия [20]), до 13 (Приобье [24]), до 16 (Бурятия [17]) и до 50 цист (Якутия [19]) при средних значениях 1.7 [21], 3.3 [24], 4.0 [19], 4.2 ([17], Томская обл. [33]). Для лесной куницы отмечали максимально до 7 цист (северо-запад России [9]), до 9 (Башкортостан), 14 (Татарстан), 20 (Марий-Эл), все – [14]), до 18 у самцов и 14 у самок в Архангельской обл. при средних значениях 2.3–5.0 [8], 2.1–5.3 – в бассейне Печоры [5], 2.7 [9]. Таким образом, в нашем исследовании получены похожие значения интенсивности инвазии. Необычным можно считать отсутствие зараженных куниц в выборке Верхней Оби.

По итогам исследований в Уватском районе Тюменской области за 20-летний период уровень экстенсивности инвазии соболя, как отмечалось выше, значимо возрос – более чем в 2 раза. Этот факт нельзя считать случайным, поскольку анализировали репрезентативные выборки. Интересно, что у соболя Томской области в середине 1980-х гг. зараженность была на уровне 27.6% [32], а в сезоне 2012/13 гг. здесь регистрировали высокую экстенсивность *F. martis* (70%, $n = 20$ [33]). Авторы объясняли это возросшей численностью хищника, но без конкретных данных о ней. В Уватском районе резких колебаний численности соболя в годы сбора материала не отмечалось.

В настоящий момент мы не имеем адекватного экологического объяснения обнаруженному феномену по причине отсутствия данных о промежуточных и резервуарных хозяевах нематоды в Уватском районе Тюменской области. Мы предполагаем, что такой значительный рост зараженности соболя филяриозом опосредованно связан с потеплением климата в районе исследований на рубеже XX и XXI вв., которое могло стимулировать рост численности наземных моллюсков, являющихся промежуточными хозяевами *F. martis*, либо, возможно, последовавшим за этим ростом зараженности нематодой мышевидных млекопитающих, резервуарных хозяев паразита и одним из основных кормовых объектов изучаемых хищников. Потепление климата подтверждается данными метеонаблюдений. Наши расчеты, проведенные по сведениям из открытых источников [43], показали, что два 5-летних периода (1985–1989 и 2009–2013 гг.) в Уватском районе различались по среднегодовой температуре на $+0.61^{\circ}\text{C}$. По данным СНИП “Строительная климатология”, с 1982 г. по 2018 г. на 4 метеостанциях (Демьянское, Кондинское, Тобольск, Угут) зафиксировано увеличение среднегодовой температуры на 0.8°C , а число дней в году с температурой ниже 0°C сократилось на 3.

Мы обнаружили в литературе сведения о положительной корреляции между численностью моллюсков лимнеид (промежуточных хозяев трематоды *Plagiorchis*) и обилием мелких грызунов (постоянных хозяев) в Северной Кулунде [34]. А.А. Троицкая [14] также установила положительную связь экстенсивности инвазии *F. martis* с участием мышевидных в питании куницы.

Основным путем проникновения нематоды в организм куниц и соболя мы считаем поедание мышевидных грызунов, резервуарных (паратенических) хозяев, у которых личинки *F. martis* локализируются в мышцах [4]. По-видимому, прямой путь заражения – через поедание непосредственно моллюсков, который А.М. Петров [7] считал основным, все же является второстепенным, поскольку моллюски в питании двух видов *Martes* не

встречаются [10, 15, 32, 35–37], на что обращала внимание А.А. Троицкая [14], либо регистрируются весьма редко как у куницы [38, 39]), так и у соболя [40, 41].

Результаты работы дополняют имеющийся в литературе пул данных об отношениях «паразит–хозяин» у имеющих практическое значение видов семейства куницеобразных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования популяций соболя и лесной куницы выявлены межвидовые, географические и темпоральные различия в экстенсивности инвазии филяроидоза. Результаты работы подтвердили исходное предположение о существовании межвидовых, географических и пространственно-временных различий в экстенсивности инвазии нематодой *F. martis*. Ряд изученных значений интенсивности инвазии оказался более выровненным, но различия между выборками в основном статистически значимы. Случаи низкой экстенсивности инвазии (менее 5%) объясняли отсутствием сформированного локального очага филяроидоза. За 20 лет, к началу 2010-х гг., обнаружен двукратный рост уровня экстенсивности инвазии соболя в Уватском районе Тюменской обл., адекватного объяснения которому пока не найдено.

Ни одно животное не было добыто специально для данного исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Herrero J., Kranz A., Skumatov D. et al. *Martes martes*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2016. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T1-2848A45199169.en>
- Monakhov V.G. *Martes zibellina*. The IUCN red list of threatened species. 2016. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T4-1652A45213477.en>
- Любашенко С.Я., Петров А.М. Болезни пушных зверей. М.: Сельхозиздат, 1962. 216 с.
- Контримавичус В.Л., Делямуре С.Л. Основы нематодологии. Филяроидиды домашних и диких животных. М.: Наука, 1979. Т. 29. 156 с.
- Юшков В.Ф. Гельминты млекопитающих. СПб.: Наука, 1995. 201 с.
- Козлов Д.П. Определитель гельминтов хищных млекопитающих СССР. М.: Наука, 1977. 274 с.
- Петров А.М. Глистные болезни пушных зверей. М.: Международная книга, 1941. 228 с.
- Граков Н.Н. Филяроидоз и скрябингилез лесной куницы и их влияние на состояние популяции этого вида // Тр. ВНИИЖП. 1962. Вып. 19. С. 298–314.
- Когтева Е.З., Морозов В.Ф. О зараженности лесной куницы (*Martes martes*) нематодами родов *Filaroides* и *Skryabingylus* на северо-западе РСФСР // Зоол. журн. 1970. Т. 49. Вып. 1. С. 131–136.
- Туманов И.Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России. СПб.: Наука, 2003. 448 с.
- Дэвис Д.Е., Кристиан Дж.Дж. Регуляция популяций млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 46–54.
- Ивашкин В.М., Контримавичус В.Н., Назарова Н.С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука, 1971. 124 с.
- Грибова З.А. О зараженности лесной куницы в Вологодской области филяроидозом и скрябингилезом // Тр. ВНИИЖП. 1959. Вып. 18. С. 46–50.
- Троицкая А.А. Опыт экологического анализа гельминтофауны лесной куницы // Труды Общ-ва естествоиспытателей при Казанском гос. ун-те. Казань, 1964. Вып. 67. С. 124–151.
- Граков Н.Н. Лесная куница. М.: Наука, 1981. 107 с.
- Жигилева О.Н., Усламина И.М. Неблагоприятная эпизоотическая обстановка по нематодозам в популяциях соболя *Martes zibellina* и лесной куницы *M. martes* Западной Сибири // Российский паразитологич. журн. 2016. Т. 37. Вып. 3. С. 325–331.
- Мачульский С.Н., Тоцев А.П. Гельминтозные заболевания соболей в Иркутской области и Бурят-Монгольской АССР // Труды ВНИО. Киров, 1953. Вып. 12. С. 32–35.
- Романов И.В. Зависимость гельминтофауны соболей Красноярского края от окружающей ее среды // Зоол. журн. 1959. Т. 38. Вып. 9. С. 1313–1321.
- Губанов Н.М. Гельминтофауна промысловых млекопитающих Якутии. М.: Наука, 1964. 164 с.
- Кокколова Л.М., Илларионов А.И. Фауна гельминтов соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) на территории Якутии // Российский паразитологич. журн. 2017. Т. 42. Вып. 4. С. 330–333.
- Контримавичус В.Л. Гельминтофауна кунных Горного Алтая // Паразитология. 1969. Т. 3. Вып. 5. С. 406–410.
- Монахов В.Г. Заболеваемость филяроидозом соболей разного пола и возраста // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 67–69.
- Транбенкова Н.А., Валенцев А.С. Регулирование промыслом зараженности соболей филяроидозом // Рациональное использование ресурсов соболя. Красноярск, 1992. С. 82–86.
- Монахов В.Г. Экологическая структура популяций соболя в очаге инвазии филяроидоза // Экология. 1999. № 6. С. 455–463.
- Быкова А.М. Гельминты хищных млекопитающих (Canidae, Felidae, Mustelidae) в Омской области и их эколого-фаунистический анализ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2007. 21 с.
- Лунева Н.А. Эпизоотологическая характеристика гельминтозов домашних плотоядных животных Алтайского края // Аграрная наука в инновационном развитии АПК: Мат-лы междунар. молодежного аграрного форума. Под ред. Бабушкина В.А. Барнаул, 2018. С. 160–164.
- Некрасов В.Д., Понамарев Н.М., Охременко В.А. и др. Видовой состав гельминтов диких животных на юге Западной Сибири // Российский паразитологич. журн. 2008. № 3. С. 24–28.

28. *Пономарев Н.М., Тихая Н.В., Костюков М.А., Некрасов В.Д.* Гельминтофауна диких плотоядных животных различных природно-географических зон Алтайского края // Вестник Алтайского гос. аграрного ун-та. 2011. № 5 (79). С. 64–67.
29. *Кравченко И.А.* Гельминтофауна диких животных в Алтайском крае // Аграрная наука – сельскому хозяйству: Мат-лы III междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: Алтайский аграрный ун-т, 2008. Т. 2. С. 312–315.
30. *Федоров К.П.* Гельминты хищных млекопитающих (Carnivora) Северной Кулунды // Фауна гельминтов и членистоногих Сибири / Труды Института биологии СО АН. Новосибирск: Наука, 1976. Вып. 18. С. 6–19.
31. *Слудский А.А., Афанасьев Ю.Г., Бекенов А.* и др. Млекопитающие Казахстана. Т. 3. Ч. 2. Хищные (куньи, кошки). Алма-Ата: Наука, 1982. 264 с.
32. *Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Сеницын А.А.* Соболь. Вятка: ВНИИОЗ, 2013. 336 с.
33. *Власенко П.Г., Тютеньков О.Ю., Лукьянцев В.В.* Зараженность соболей Томского Приобья гельминтозными инфекциями // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии. Томск: Изд. дом Томского гос. ун-та, 2013. С. 29.
34. *Федоров К.П., Карпенко С.В., Сипко Л.Л.* Зависимость зараженности грызунов трематодами рода *Plagiorchis* (Luche, 1899) от численности моллюсков в Северной Кулунде // Экология и морфология гельминтов Западной Сибири / Труды Института биологии СО АН. Новосибирск: Наука, 1979. Вып. 38. С. 139–147.
35. *Гентнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б.* и др. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
36. *Тимофеев В.В., Надеев В.Н.* Соболь. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
37. *Zalewski A.* Geographical and seasonal variation in food habits and prey size of european pine martens // Martens and fishers (*Martes*) in human-altered environments: an international perspective. Eds. Harrison D.J., Fuller A.K., Proulx G. New York, USA: Springer Science+Business Media Publishers, 2004. P. 77–98.
38. *Абеленцев В.И.* Куница лісова *Martes martes* L. // Фауна України. Київ: Наукова думка, 1968. Т. 1. Вып. 3. С. 91–128.
39. *Мухеев А.В.* Сравнительная характеристика питания куниц рода *Martes* в лесных экосистемах степной зоны Украины // Вестник зоологии. 2002. Т. 36. Вып. 3. С. 45–54.
40. *Абрамов К.Г.* Соболь в охотничьем хозяйстве Дальнего Востока. М.: Наука, 1967. 116 с.
41. *Ткаченко К.Н.* Питание соболя (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) в разные сезоны года в Большехецирском заповеднике (Хабаровский край) // Зоол. журн. 2022. Т. 101. Вып. 6. С. 709–717.
42. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 350 с.
43. <http://www.pogodaiklimat.ru/history/28172.htm>