

УДК 598.2:576.895.1

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЛЕГОЧНЫХ ГЕЛЬМИНТОВ НАЗЕМНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И ИХ БИОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ

© 2023 г. С. О. Мовсесян*, **, @, М. А. Никогосян**, Р. А. Петросян**, Н. Б. Теренина*, М. С. Панайотова-Пенчева***, А. В. Демьяшкевич****, М. В. Воронин*, Д. Н. Кузнецов*, М. В. Варданян**

*Центр Паразитологии Института Проблем Экологии и Эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

**Институт Зоологии Научного Центра зоологии и гидроэкологии НАН РА, ул. П. Севака, 7, Ереван, 0014 Армения

***Институт экспериментальной морфологии, патологии и антропологии с музеем БАН, ул. академика Г. Бончева, 25, София, 1113 Болгария

****Институт паразитологии им. В. Стефанского ПАН, ул. Тварда, 51/55, Варшава, 00-818 Польша
@E-mail: movsesyan@list.ru

Поступила в редакцию 15.11.2022 г.

После доработки 02.02.2023 г.

Принята к публикации 01.03.2023 г.

Работа представляет собой результат многолетних исследований авторов с привлечением анализа литературы. Для установления биоразнообразия легочных гельминтов обследовались 7 видов позвоночных по Армении, 13 – России, 7 – Болгарии и 10 – Польше, а также беспозвоночные, в основном, наземные моллюски. Были выделены три типа развития, характерные для легочных гельминтов. 1 – нематоды сем. Dictyocaulidae, развитие которых происходит прямым путем, без участия промежуточных хозяев. К этому типу относятся геогельминты, моноксенный тип развития. 2 – нематоды, жизненные циклы которых протекают с участием промежуточных хозяев, в основном, наземных моллюсков. К этому типу относятся виды сем. Protostrongylidae – биогельминты, диксенный тип. 3 – жизненные циклы протекают также с участием промежуточных хозяев, но это – позвоночные. К этому типу отнесены цестоды *Echinococcus granulosus* и *Alveococcus multilocularis*, т.е. биогельминты, диксенный тип.

Ключевые слова: легочные гельминты, жизненные циклы, типология, окончательные хозяева, промежуточные хозяева

DOI: 10.31857/S1026347022260114X, EDN: WMGXRA

Результаты наших исследований биологического разнообразия легочных гельминтов животных и человека ранее частично публиковались в статьях по разным аспектам биоразнообразия этих гельминтов и вызываемых ими заболеваний. Так, в работах (Movsesyan *et al.*, 2014, Movsesyan, 2015) приводятся данные о характере зараженности овец протостронгидами в Армении в зависимости от природных ландшафтно-климатических зон. Также было установлено, что для всех природных зон Армении широко распространены протостронгилез, мюллерииоз, цистокаулез, причем в 25% случаев протостронгилидозы приводят к ассоциированным легочным инфекциям (Мовсесян и др., 2009). Материалы по жизненным циклам протостронгилид представлены в работах (Мовсесян и др., 2010; Панайотова-Пенчева,

Мовсесян, 2012; Панайотова-Пенчева и др., 2012; Movsesyan *et al.*, 2016), где показана, в частности, роль многих видов наземных моллюсков в качестве промежуточных хозяев этих нематод.

В настоящей работе приведены сведения о жизненных циклах легочных гельминтов, основанные на результатах многолетних исследований авторов в Армении, Болгарии, Польше, России и анализе литературных данных. Как показано в предыдущем исследовании (Movsesyan *et al.*, 2021), обследованию на инвазированность легочными гельминтами были подвергнуты 16 видов млекопитающих, принадлежащих к Cervidae (6 видов), Bovidae (9), Leporidae (1). Из них 13 видов обследовано в Европейской части России, 7 в Болгарии, 10 в Польше и 7 в Армении. У этих животных были выявлены 29 видов гельминтов, в

том числе Dictyocaulidae (5 видов), Protostrongylidae (22), Taeniidae (2).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Гельминтологический материал собирался от млекопитающих семейств Cervidae, Bovidae, Leporidae из Армении, Болгарии, Польши и южных регионов европейской части России и подвергался камеральной обработке общепринятыми в гельминтологии методами.

Для выявления личинок нематод в фекалиях использовали методы Вайда и Бояхчяна. Суть метода Вайда (Vajda, 1922 из Скрябин, Шульц, 1940), общепринятого в гельминтологии, заключалась в следующем: несколько свежих (не более 6 часов) фекальных катышков помещались в чашку Петри или часовое стекло, добавлялась вода, и через 5–10 мин катышки убирались, а оставшаяся жидкость помещалась под бинокляр для поиска вышедших личинок нематод. Метод, разработанный Бояхчяном (2007), заключался в следующем: брались 3–4 катышка фекалий, помещались в небольшие (20–30 см³) стеклянные или пластиковые флаконы с водой и закрывались. Флаконы с пробами выдерживались так на протяжении 3 часов без встряхивания. За это время личинки нематод выходили из фекалий в воду. Для сохранения личинок жидкость переносилась из флакона в такой же с 5–10 мл 10% формалина, а фекалии выкидывались. Флаконы затем плотно закрывались. В таком виде они могли храниться на протяжении долгого времени. Приготовленные таким образом пробы перевозились в лабораторию для микроскопического исследования.

Для обнаружения мелких, плохо различимых червей в бронхиолах и альвеолах использовался метод, разработанный Панайотовой-Пенчевой (Panayotova-Pencheva, 2011b). Отбирались фрагменты поврежденных легочных тканей в 1–2 см³ и кипятились на водяной бане при 100°C на протяжении 1.4 ч в 40% молочной кислоте. После этого мелкие (2–3 мм) фрагменты раздавливались между покровными стеклами и просматривались под микроскопом при увеличении 60, 160 и 400× для изучения таких структур как спиккулы.

Для определения видов моллюсков использовались фундаментальные монографии (Лихарев, Раммельмайер, 1952; Damianov, Likharev, 1975; Акрамовский, 1976; Сысоев, Шилейко, 2009). Для установления инвазированности промежуточных хозяев протостронгилид – наземных моллюсков, они собирались в основном в весенне-осенний период. Отделенные от тела моллюска ноги помещали между двумя предметными стеклами и раздавливали, а затем этот материал просматривали под микроскопом. При этом для диагностирования вида протостронгилид использовали только инвазионные

личинки, дифференциация которых более достоверна, чем неинвазионных.

Инвазированность моллюсков в основном была выявлена в природных условиях, в некоторых случаях были поставлены специальные опыты по их искусственному заражению:

В качестве источника заражения использовались отдельные пробы фекалий овец, коз и оленей. Часть пробы обследовалась на присутствие активных личинок первой стадии (L1), определялась интенсивность инвазии по Берману (Baermann, 1917). Идентификация личинок проводилась в соответствии с монографиями Боева (1975) и Контримавичюса и др. (1976). Для заражения использовались только пробы фекалий с высокой интенсивностью инвазии. Наземные моллюски заражались путем прямого контакта с катышками фекалий. Заражаемый моллюск помещался в кристаллизатор, по дну которого была распределена фекальная масса с личинками L1 исследуемого рода нематод. Моллюски держались на фекалиях на протяжении полутора часов. В это время они активировались путем spryskivaniya водой, нагретой до +40°C. Зараженные моллюски содержались в стеклянных аквариумах с почвой, в которых поддерживалась высокая влажность за счет впрыскивания воды, при температуре +20...+25°C, кормились травой и двудольными растениями. Заражение пресноводных моллюсков проводилось по методу Урбана (Urban, 1980).

Личинки эхинококков и альвеококков легко обнаруживаются при вскрытии зараженных органов (легких) по присутствию пузырьков (цист). Их видовая принадлежность определялись согласно монографии Абуладзе (1964).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как указано выше, всего на заражение легочными гельминтами обследовались 16 видов млекопитающих. Жвачные из семейств Bovidae и Cervidae в основном несли смешанную инвазию нематодами. Это указывает на широкую восприимчивость жвачных к протостронгилидам. В то же время, режим пастбы и питания также влияют на зараженность этих животных. Другие обследованные млекопитающие – семейство Leporidae – были заражены только одним видом легочных гельминтов, *Protostrongylus tauricus*.

По литературным данным (Фертиков и др., 1999; Самойловская, 2010) у диких копытных встречаются следующие виды легочных гельминтов:

у *Alces alces* – *Dictyocaulus filaria*, *D. viviparus*, *Muellerius capillaris*, *Elaphostrongylus cervi*, *Elaphostrongylus alcis*, *Varestrongylus capreoli*;

у *Cervus dama* (= *Dama dama*) – *D. filaria*, *D. viviparus*, *Varestrongylus saggittatus*;

у *Cervus nippon* – *D. filaria*, *D. viviparus*, *E. cervi*, *V. saggittatus*, *Muellerius capillaris*;

Таблица 1. Список видов дефинитивных хозяев легочных нематод

Вид хозяев	Россия	Армения	Болгария	Польша	Виды нематод
Order Artiodactyla Suborder Ruminantia Family Cervidae					
<i>Dama dama</i>	+	–	+	+	<i>Varestrongylus sagittatus</i> ; <i>D. filaria</i> ; <i>D. viviparus</i> ; <i>D. eckerti</i>
<i>Cervus nippon</i>	+	–	–	–	<i>E. cervi</i> ; <i>V. sagittatus</i> ; <i>D. filaria</i> ; <i>D. viviparus</i> ; <i>M. capillaris</i>
<i>C. elaphus</i>	+	–	+	+	<i>V. sagittatus</i> ; <i>E. cervi</i> ; <i>Dictyocaulus eckerti</i> ; <i>D. filaria</i> ; <i>D. viviparus</i>
<i>C. elaphus sibiricus</i>	+	–	–	–	<i>Varestrongylus capreoli</i> ; <i>V. sagittatus</i> ; <i>E. cervi</i>
<i>Capreolus capreolus</i>	+	–	–	+	<i>Varestrongylus capreoli</i> ; <i>Muellerius capillaris</i> ; <i>Dictyocaulus capreolus</i> ; <i>D. viviparus</i>
<i>Alces alces</i>	+	–	–	+	<i>E. cervi</i> ; <i>E. alcis</i> , <i>V. capreoli</i> ; <i>Muellerius capillaris</i> ; <i>D. capreolus</i> ; <i>D. filaria</i> ; <i>D. viviparus</i>
Fam. Bovidae					
<i>Bison bonasus</i>	–	–	–	+	<i>Dictyocaulus viviparus</i>
<i>Bos taurus</i>	+	+	–	+	<i>Dictyocaulus viviparus</i>
<i>Rupicapra rupicapra</i>	+	–	+	–	<i>P. hobmaieri</i> ; <i>P. rupicaprae</i> ; <i>M. capillaris</i> ; <i>M. tenuispiculatus</i> ; <i>N. linearis</i>
<i>Capra aegagrus</i>	+	+	–	–	<i>P. muraschkinzewi</i> ; <i>P. rufescens</i> ; <i>M. capillaris</i> ; <i>C. ocreatus</i>
<i>Ovis ammon</i>	+	+	–	–	<i>P. davtiani</i> ; <i>P. hobmaieri</i> ; <i>P. raillieti</i> ; <i>C. ocreatus</i>
<i>Ovis musimon/Mouflon musimon</i>	–	–	+	+	<i>P. davtiani</i> ; <i>P. hobmaieri</i> ; <i>P. raillieti</i> ; <i>P. rufescens</i> ; <i>M. capillaris</i> ; <i>V. capreoli</i>
<i>Ovis ophion armeniana</i>	–	+	–	–	<i>P. davtiani</i> ; <i>P. muraschkinzewi</i> ; <i>C. ocreatus</i>
<i>Ovis aries/Ovis amm on. dom.</i>	+	+	+	+	<i>M. capillaris</i> ; <i>C. ocreatus</i> ; <i>N. linearis</i> ; <i>P. brevispiculum</i> ; <i>P. rufescens</i> ; <i>P. hobmaieri</i> ; <i>D. filaria</i>
<i>Capra hircus</i>	+	+	+	+	<i>M. capillaris</i> ; <i>N. linearis</i> ; <i>P. rufescens</i> ; <i>P. hobmaieri</i> ; <i>D. filaria</i>
Order Lagomorpha Family Leporidae					
<i>Lepus europeus</i>	+	–	+	–	<i>P. tauricus</i>
Всего 16 видов	13	6	7	9	

у *Capreolus capreolus* – *D. viviparus*, *M. capillaris*, *V. capreoli*;

у *Cervus elaphus* – *D. viviparus*, *E. cervi*, *V. capreoli*, *V. sagittatus*.

Общий список видов хозяев по изученным странам представлен в табл. 1.

Из группы легочных гельминтов, жизненные циклы которых протекают прямым путем, без участия промежуточных хозяев (геогельминтов) в вышеуказанных регионах были выявлены 5 видов: *D. filaria* (Rudolphi 1809); *D. viviparus* (Bloh 1782); *D. capreolus* Gibbons, Høglund 2002; *D. eckerti* Skrjabin 1931; *D. cervi* Pyziel et al., 2017.

В условиях Армении жизненные циклы *D. filaria* и *D. viviparus*, по данным Бояхчяна (2010) происходят следующим образом (рис. 1а): самки

диктиокаул после оплодотворения откладывают яйца, которые с мокротой попадают в ротовую полость хозяина и проглатываются со слюной. В пищеварительном тракте, в основном, в толстом отделе кишечника, из яиц выходят личинки 1-й стадии, которые с фекалиями животных выделяются во внешнюю среду. Во внешней среде личинки диктиокаул при температуре от +25 до +30°C совершают две линьки и достигают инвазионной стадии. Инвазионные личинки легко переносят высушивание в течение 1 мес. и замораживание в течение 15 сут, но при температуре +60°C они погибают.

Заражение животных происходит перорально при заглатывании вместе с травой или водой инвазионных личинок. Попав в кишечник дефини-

(a)

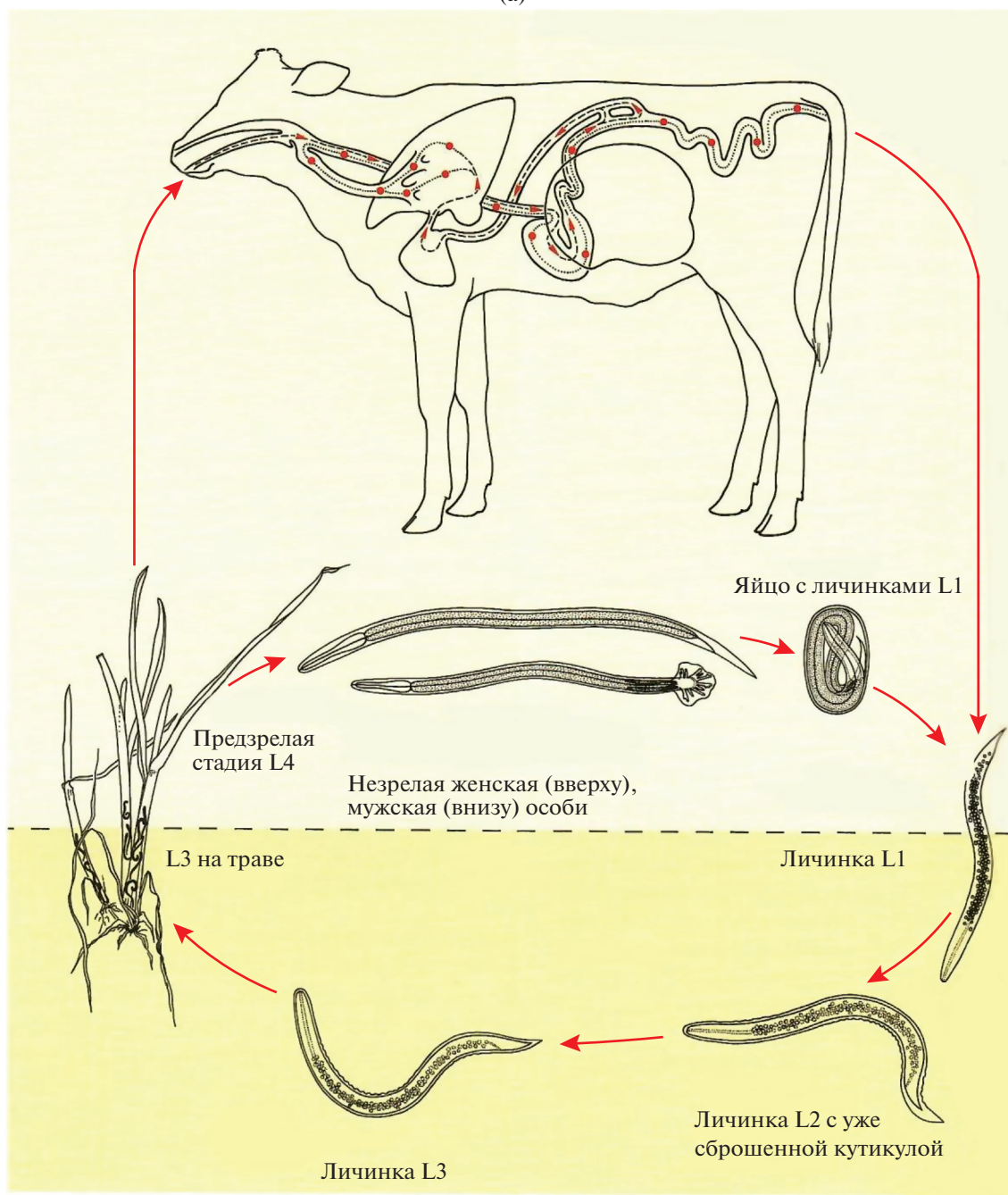


Рис. 1. Схемы жизненных циклов диктиокаул (а) и протостронгилид (б), по (Deplazes *et al.*, 2020).

тивного хозяина, инвазионные личинки диктиокаул проникают в стенку кишечника, затем в мезентериальные лимфатические сосуды и узлы, где совершают еще две линьки, лимфогенным путем личинки заносятся в правое предсердие и через легочную артерию — в легкие. В легких личинки разрывают стенки капилляров и проникают в просвет бронхов.

Личинки достигают половой зрелости в среднем через 1 месяц после заражения. Продолжи-

тельность паразитирования диктиокаул в организме хозяев варьирует от нескольких месяцев до 1.5–3 лет. По данным Галли (Gallie, Nunns, 1976), развитие личинок диктиокаул от L-1 до L-3 в условиях Северовосточной части Англии продолжалось в течение 4–9 дней в конце весны и летом, 1.5–4 нед. осенью и 5.5–7 нед. зимой.

В Польше показано, что свободноживущие личинки *D. eckerti* линяют дважды и достигают

(6)

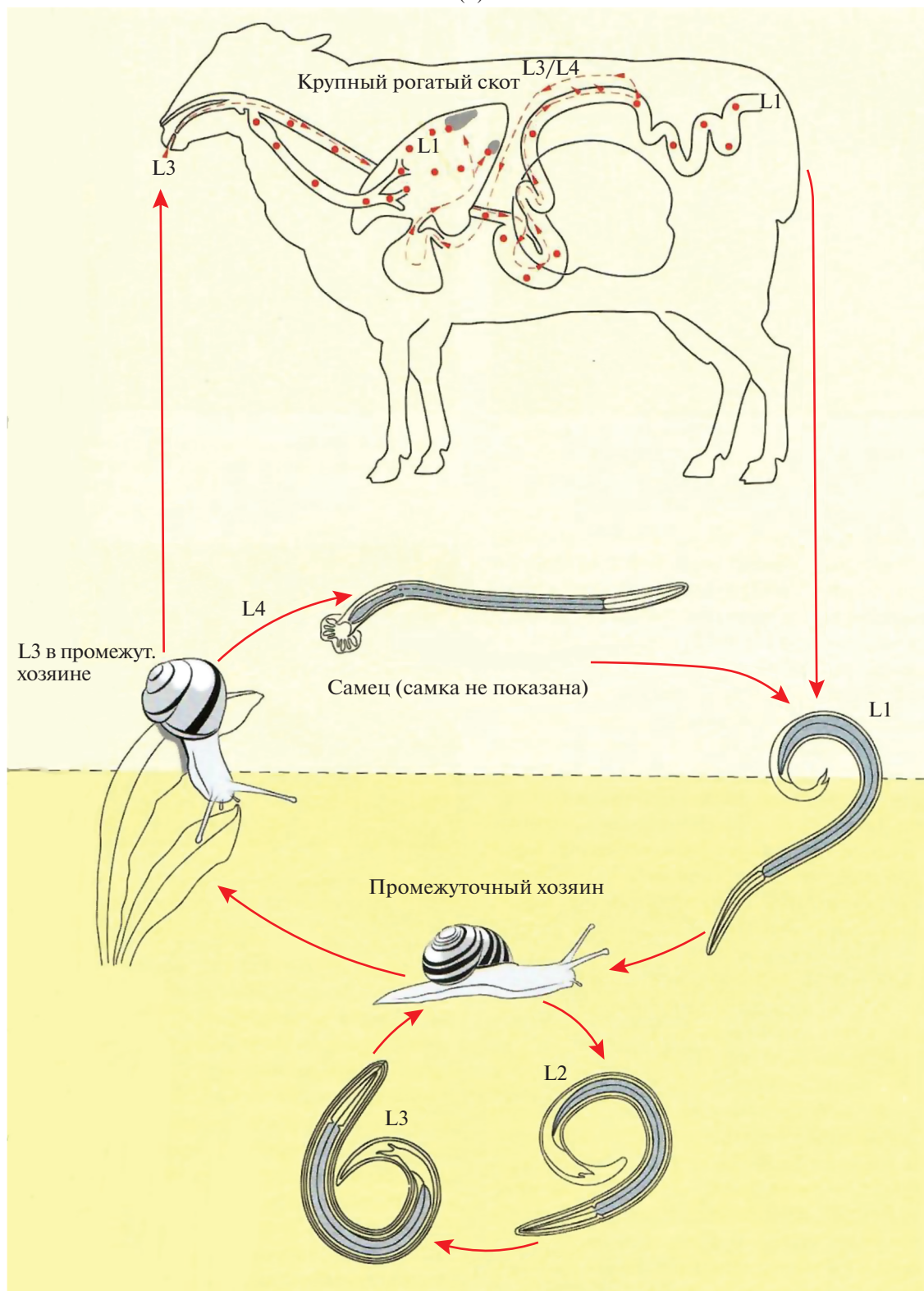


Рис. 1. Окончание.

зрелости в течение 20 дней при +5°C и 4 дней при +30°C (Demiaszkiewicz, 2005).

В обследованных нами регионах – было выявлено 20 видов семейства Protostrongylidae Leiper 1926, в том числе в Армении 8 видов, в Болгарии 12, Польше 14 и в Европейской части России 19 видов. Обзор жизненных циклов протостронгилид (рис. 16) приведен в докторских диссертациях Бояхчяна (2010) и Гадаева (2020). В этих обзорах указываются следующие особенности жизненных циклов этих нематод. Они являются яйцекладущими нематодами, и из яиц, отложенных ими в легких хозяев, выходят личинки 1-й стадии, которые при кашле со слюной попадают в ротовую полость, затем проглатываются и через желудочно-кишечный тракт выделяются с фекалиями во внешнюю среду. Дальнейшее развитие этих личинок 1-й стадии возможно лишь при попадании в организм промежуточного хозяина, каковым являются наземные моллюски.

Личинки 1-й стадии протостронгилид проникают в ногу моллюска, как активно, так и при проглатывании моллюсками. В организме моллюска личинки дважды линяют, линька сопровождается отслоением кутикулы (чехликов). Эти личинки уже инвазионные и способны заражать definitive хозяина. В условиях Армении жизненные циклы протостронгилид были изучены Э.А. Давтяном в 1940–1950, анализ этих исследований был приведен в докторской диссертации Бояхчяна (2010) и в публикациях (Мовсесян и др., 2010; Панайотова-Пенчева и др., 2012).

В целом, в обследованных регионах установлена зараженность протостронгилидами 78 видов моллюсков, включая 50 видов из России, 39 из Армении, 21 из Болгарии и 30 из Польши. Список видов моллюсков-промежуточных хозяев протостронгилид приводится в табл. 2 (по Мовсесяну и др., 2010, с изменениями). Исследования в условиях Армении показывают, что наиболее зараженными являются 9 видов моллюсков (рис. 2), из которых наибольшую роль играют *Helicella derbentina*, *Napaeopsis hohenackeri*. Моллюски в условиях нагорий и низменностей Армении были заражены протостронгилидами с экстенсивностью 3.0–13.0% весной и +17.2...+22.2% в летне-осенний период. В Европейской части России (Калининградская, Тверская и Ярославская области) исследования наземных моллюсков И.Н. Трушиным (1972, 1973) показали инвазированность моллюсков *Bradybaena fruticum* и *Deroceras reticulatum* личинками *M. capillaris*, *Protostrongylus kochi* и других видов Protostrongylidae.

Работа В.П. Кротенкова (2006) была преимущественно посвящена экологическим и эпизоотологическим особенностям данной группы. Он установил, что в условиях различных биотопов в Смоленской области различные виды моллюсков – *B. fruticum* (=fruticus), *Clausila pumilia*

(=pomila), *Cochlicopa lubrica*, *Brion circumscriptus*, *Euomphalia strigella*, *Pseudotrachia rubiginosa*, *Oxyloma sarsi* (=Succinea sarsi), *Perforatella bidentata*, *Succinella* (=Succinea) *oblonga*, *Succinea putris*, *Loritoides nitidus*, *Helix pomatia*, *Trochulus* (=Trichia) *hispidus*, *Macrogastra ventricosa* (=Iphigena ventricosa) – принимают участие в жизненном цикле легочной нематоды *M. capillaris*. Видами моллюсков-хозяев, общими для всех этих биотопов, являются *S. putris*, *B. fruticum* и *O. sarsi*. Также было установлено, что в луговых биотопах в течение сентября максимальной была экстенсивность инвазии *B. fruticum* – $17.0 \pm 1.8\%$, при интенсивности инвазии 26.0 ± 1.8 личинок на разных стадиях морфогенеза. Экспериментальное заражение моллюсков в лабораторных и полевых условиях показало 100% заражаемость с интенсивностью инвазии от 6.0 ± 0.3 до 48.0 ± 06 личинок на моллюска.

Х.Х. Гадаев в своих работах (2013, 2015, 2020) по Чеченской республике показал, что в результате проведенных исследований и ревизии списка наземных моллюсков на пастбищных биотопах и путях миграции жвачных животных установлено 37 видов наземных моллюсков, относящихся к 23 родам и 14 семействам, где плотность заселения по биотопам на м² составила по всем поясам в среднем 1.0–2.2 экз. Промежуточными хозяевами нематод р. *Protostrongylus* являются 26 видов моллюсков, регистрирующиеся в равнинном, предгорном поясах с конца марта по октябрь, которые инвазированы личинками нематод р. *Protostrongylus* в среднем от 1.0 до 34.4%, а по отдельным видам моллюсков доминируют максимальной степенью инвазированности в естественных пастбищах *Vertigo antivertigo* (ЭИ = 59.6%, ИИ = 16.1 ± 4.1), *Chondrula tridens* (ЭИ = 58.1%, ИИ = $7.3 \pm 1/4$), *Euomphalia strigella* (ЭИ = 57.3%, ИИ = 11.4 ± 1.9), *Pupilla muscorum* (ЭИ = 50.4%, ИИ = 10.2 ± 1.6).

В условиях лаборатории из 26 видов моллюсков, подвергнутых экспериментальному заражению личинками *Protostrongylus* spp., облигатными промежуточными хозяевами *Protostrongylus* spp. определены только 6 видов моллюсков (*Euomphalia strigella*, *Xerosectes crenimargo*, *P. muscorum*, *Ch. tridens*, *V. antivertigo*, *H. derbentina*). ЭИ была 86.0–95.1% при сроках развития до инвазионной стадии 15–30 сут.

Н. А. Самойловская (2010, 2013) указывает наличие 12 видов наземных моллюсков в Национальном парке “Лосинный остров” Московской области РФ, из которых инвазированными личинками протостронгилид оказались *Bradybaena fruticum* на 0.2% при интенсивности инвазии 13 экз. и *S. putris* – на 0.4% при ИИ 2–7 экз. Дальнейшие исследования показали зараженность следующих моллюсков *Varestrongylus* и *Muelleria*: *B. fruticum*, *S. putris*, *C. lubrica*, *Zonitoides nitidus* с ЭИ 0.3–0.4%, ИИ – 2–7 экз.

Таблица 2. Виды моллюсков-промежуточных хозяев Protostrongylidae в исследованных регионах (по Мовсесян и др., 2010, с дополнениями)

Виды моллюсков	Обнаружены			
	Россия	Армения	Болгария	Польша
<i>Arianta arbustorum</i> (= <i>Helicigona arbustorum</i>)	+		+	+
<i>Arion circumscriptus</i>	+			
<i>A. fasciatus</i>			+	
<i>A. subfuscus</i>				+
<i>A. vulgaris</i> (= <i>A. lucitanicus</i>)			+	
<i>Cepaea nemoralis</i>	+		+	+
<i>C. vindobonensis</i>	+		+	+
<i>Cerņuella virgata</i>			+	
<i>Chondrula tridens</i>		+		
<i>Clausilia pumila</i>	+			
<i>Cochlicopa lubrica</i>	+			
<i>Cochlodina laminata</i> (= <i>Marpessa laminata</i>)	+			
<i>Chilanonodon bicallōsa</i>			+	
<i>Deroceras agreste</i>	+			
<i>D. caucasicum</i>		+		
<i>D. reticulatum</i>	+			+
<i>D. transcaucasicum</i>	+	+		
<i>D. turcicum</i>				
<i>Discus ruderatus</i> (= <i>Goniodiscus ruderatus</i>)	+		+	
<i>Eopolita derbentina</i> (= <i>Oxychilus derbentinus</i>)	+	+		
<i>Euconulus fulvus</i>		+		
<i>Euomphalia strigella</i>	+			
<i>Fruticicola fruticum</i> (= <i>Bradybaena fruticum</i>)	+		+	+
<i>Fruticocampylaea narzanensis</i>	+	+		
<i>Georginapaeus hohenackeri</i> (= <i>Napaeopsis hohenackeri</i>)	+	+	+	
<i>Geminula isseliana</i> (= <i>Jaminia isseliana</i>)		+		
<i>Gibbulinopsis signata</i> (= <i>Pupilla signata</i>)		+	+	
<i>Gigantolimax daghestanus</i> (= <i>Vitrinoides florenskii</i>)	+	+		
<i>Gigantolimax koenigi</i> (= <i>Vitrinoides koenigi</i>)		+		
<i>G. monticola</i> (= <i>Vitrinoides monticola</i>)	+	+		
<i>Helicella candicans</i> (= <i>Helicella obvia</i>)			+	+
<i>Helix pomatia</i>	+			+
<i>H. lucorum</i>		+		
<i>Hesseola solidior</i>		+		
<i>Improvisa pupoides</i> (= <i>Imparietula pupoides</i>)	+	+		
<i>Kalitinaia crenimargo</i> (= <i>Helicella crenimargo</i>)	+	+		
<i>Krynickillus melanocephalus</i> (= <i>Agriolimax melanocephalus</i>)	+	+		
<i>Lacinaria plicata</i>	+			
<i>Limax flavus</i>	+	+		
<i>Levantina escheriana</i>		+		
<i>Macrogastra ventricosa</i> (= <i>Iphigena ventricosa</i>)	+		+	
<i>Mardigera obscura</i> (= <i>Ena obscura</i>)	+	+		
<i>Monacha cartusiana</i>	+		+	
<i>Monacha fruticola</i>	+			
<i>Orculella bulgarica</i>			+	
<i>O. ruderalis</i>	+	+		
<i>Oxychilus glaber</i>			+	
<i>Oxyloma dunkeri</i> (= <i>Succinea hungarica</i>)	+		+	
<i>Oxyloma elegans</i> (= <i>Succinea elegans</i>)	+			
<i>O. sarsi</i> (= <i>Succinea sarsi</i>)	+		+	
<i>Oxychilus cellarius</i>				
<i>Perforatella bidentata</i> (= <i>Perforatella bidens</i>)	+			+
<i>Phenacolimax annularis</i>		+		
<i>Pomatis rivulare</i>				
<i>Pseudotrichia rubiginosa</i> (= <i>Zenobiella rubiginosa</i>)	+	+		
<i>Pupilla bipapulata</i>		+		
<i>P. inops</i>		+		

Таблица 2. Окончание

Виды моллюсков	Обнаружены			
	Россия	Армения	Болгария	Польша
<i>P. muscorum</i>	+	+		
<i>P. triplicata</i>		+		
<i>Pseudochondrula tetrodon</i> (= <i>Imparietula tetrodon</i>)		+		
<i>Pyramidula rupestris</i>	+	+	+	
<i>Spyradium doliolum</i> (= <i>Orcula doliolum</i>)	+	+		
<i>Stenophalia pisiformis</i> (= <i>Euomphalia pisiformis</i>)	+	+		
<i>S. selecta</i> (= <i>E. selecta</i>)	+	+		
<i>Succinea putris</i>	+	+		+
<i>Succinella oblonga</i> (= <i>Succinea oblonga</i>)	+			
<i>Trochulus hispidus</i> (= <i>Trichia hispida</i>)	+			+
<i>Truncatellina callicratis</i>	+	+		
<i>T. cylindrica</i>	+	+		
<i>Tandonia kusceri</i>			+	
<i>Vallonia pulchella</i>	+	+		
<i>V. costata</i>	+			
<i>Vertigo antivertigo</i>		+		
<i>Vitrea contortula</i>	+		+	
<i>Xeropicta derbentina</i> (= <i>Helicella derbentina</i>)	+	+		
<i>Zebrina detrita</i>	+			
<i>Zonitoides nitidus</i>	+	+		+
77	50	39	21	12

В Болгарии было экспериментально установлено, что моллюски видов *B. fruticum*, *Cepaea vindobonensis*, *Ch. tridens*, *Deroceras turcicum*, *H. pomatia*, *Monacha cartusiana*, *Tandonia kusceri* являются подходящими хозяевами нематод рода *Muelerius*, а виды *Arion lusitanicus*, *B. fruticum*, *C. vindobonensis*, *H. pomatia*, *M. cartusiana* – нематод рода *Elaphostrongylus* (Panayotova-Pencheva, 2011a).

М.С. Панайотовой-Пенчевой с соавт. (Panayotova-Pencheva et al., 2015) был поставлен интересный эксперимент по заражению моллюсков с целью установления восприимчивости их к повторному заражению. Так, четыре последовательных заражения моллюсков вида *H. pomatia* проводились каждые 14–20 дней. Через две недели после каждого заражения моллюски вскрывались для определения экстенсивности и интенсивности инвазии, стадии развития паразита. Результаты показывают, что моллюски остаются подвержены инвазии нематодами после нескольких циклов заражения. Однако количество личинок паразитов в третьем и четвертом циклах заражения были ниже, чем в первом и втором. Это показывает существование в моллюсках в условиях повторяющихся заражений механизмов ограничения экстенсивности инвазии протостронгидами. Эти эксперименты показывают сложность взаимоотношений внутри системы “паразит-хозяин”, для дальнейшего уточнения которых требуются дополнительные исследования.

В Болгарии естественная зараженность моллюсков изучалась в регионе Велико-Трново. Была обнаружена зараженность 3 видов моллюсков:

Helicella obvia, *M. cartusiana* и *B. fruticum*. Экстенсивность инвазии была наиболее высокой летом – 30–35%, довольно высокой весной – 24%, и ниже всего осенью – 8.6% (Panayotova-Pencheva, 2005).

Исследования роли моллюсков в жизненных циклах протостронгилид в Польше были начаты еще в 1938 и показали присутствие личинок *M. capillaris* в наземных моллюсках *H. pomatia* и *S. putris* (Sitowski, 1938). Из 365 моллюсков *H. obvia*, вскрытых в районе Люблин, только в 6 обнаружены личинки *P. rufescens*. В лабораторных условиях развитие *P. rufescens* и *M. capillaris* происходило в *H. obvia*, *S. putris* и *C. vindobonensis*, в то время как *M. capillaris* также развивалась в *H. pomatia* и *Helicigona arbustorum*. Развития в *Deroceras agreste* и *L. stagnalis* не происходило несмотря на то, что личинки *Muelleria* проникали в их ногу. Также не происходило развития в *G. truncatula* и *P. corneus* (Sołtys, 1964).

К. Здидоветски (Zdzitowiecki, 1976) экспериментально заражал 14 видов наземных и пресноводных моллюсков личинками *M. capillaris*. Подверженными заражению оказались: *L. stagnalis*, *Galba corvus*, *Radix peregra*, *Physa fontinalis*, *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus*, *S. putris*, *D. reticulatum*, *B. fruticum*, *H. arbustorum*, *Cepaea nemoralis*, *Perforatella bidens*, *Trichia hispida*. Наивысшая интенсивность инвазии обнаружена у *C. nemoralis* (430 личинок) и *H. arbustorum* (423 личинок). Автор высказал точку зрения, что легочные моллюски можно также отнести к промежуточным хозяевам *M. capillaris*.

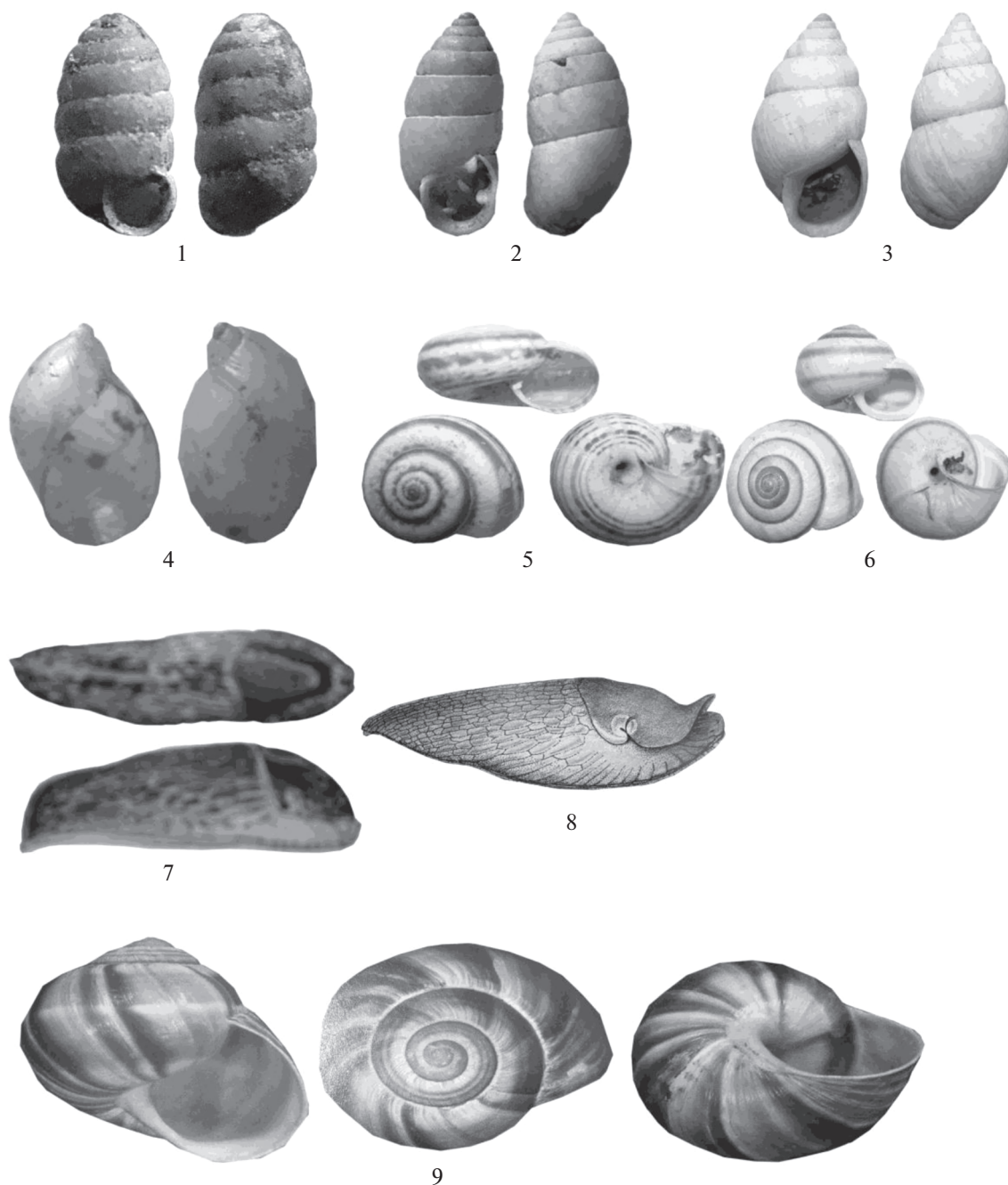


Рис. 2. Виды моллюсков, несущих основной поток инвазии протостронгидами, по (Мовсесяну и др., 2010). 1 – *Pupilla muscorum*; 2 – *Chondrula tridens*; 3 – *Napaeopsis hohenackeri*; 4 – *Succinea putris*; 5 – *Helicella derbentina*; 6 – *Hesseola solidior*; 7 – *Vitrinoides monticola*; 8 – *Deroceras caucasicum*; 9 – *Helix lucorum*.

В условиях Беловежской Пущи изучались моллюски *S. putris*, *B. fruticum*, *P. bidentata*, *Arion subfuscus* и *Z. nitidus*. Установлена их естественная зараженность *E. cervi* с ЭИ 6.6–27.4% (Demiaszkiewicz, 1987; Kuligowska, Demiaszkiewicz, 2010).

Из северных и южных районов Польши изучалась инвазированность следующих видов моллюсков: *S. putris*, *B. fruticum*, *P. bidentata*, *A. subfuscus*, *Z. nitidus* и *C. nemoralis*. У *S. putris* обнаружено

заражение *E. cervi* с ИИ до 150 личинок, *V. saginatus* – 41, *V. capreoli* – до 132, с ЭИ 23.5% для всех этих видов. Наибольшая зараженность выявлена в июне-июле. В одном случае моллюск *Z. nitidus* нес лишь одну личинку паразита. Другие виды моллюсков не были заражены (Misiewicz, Demiaszkiewicz, 1994).

При обследовании оленеводческой фермы в Косево обнаружена зараженность *S. putris* личин-

ками *E. cervi* и *Varestrongylus sagittatus* (Demiasz-kiewicz, Drózd, 1997).

При исследовании выживаемости личинок *M. capillaris* при различных температурах окружающей среды было установлено, что личинки этих нематод сохраняли выживаемость в фекалиях при температуре +18°C в течение 30 дней, в то время как 50% личинок, содержащихся в воде при +4...+20°C выживали в течение 28 дней. Также важен оказался возраст хозяина. Так, *M. capillaris* в фекалиях от молодых коз выживали при +18°C в течение 10 дней, а от старых – в течение 75 (Borecka, Gawor, 2001).

В Малопольском воеводстве (Подхале) промежуточными хозяевами протостронгилид в естественных условиях являются 6 видов моллюсков: *Deraceres reticulatus*, *D. agreste*, *A. subfuscus*, *Arion circumscriptus*, *Vallonia pulchella* и *Pupilla triplicata*. В том же районе 27 видов наземных и пресноводных моллюсков оказались восприимчивы к экспериментальному заражению протостронгилидами: *S. putris*, *S. pfeiferi*, *S. oblonga*, *C. lubrica*, *C. edentula*, *Truncatellina cylindrica*, *V. antivertigo*, *Pupilla triplicata*, *Zenobiella incarnata*, *Zenobiella umbrosa*, *Trichia villosula*, *E. strigella*, *Helicigona faustina*, *Arianta arbustorum*, *Cepaea hortensis*, *H. pomatia*, *V. pulchella*, *Vallonia costata*, *Oxychillus cellarius*, *Z. snitidus*, *A. subfuscus*, *A. circumscriptus*, *D. reticulatum*,

D. agreste, *B. fruticum*, *H. obvia*, *Radix* (= *Lymnaea*) *peregra* (Urban, 1980).

Таким образом, в Польше промежуточными хозяевами протостронгилид являются 30 видов наземных моллюсков: *C. vindobonensis*, *C. nemoralis*, *T. hispida*, *S. putris*, *S. pfeiferi*, *S. oblonga*, *C. lubrica*, *C. edentula*, *T. cylindrica*, *V. antivertigo*, *P. triplicata*, *Z. incarnata*, *Z. umbrosa*, *T. villosula*, *E. strigella*, *H. faustina*, *A. arbustorum*, *C. hortensis*, *H. pomatia*, *V. pulchella*, *V. costata*, *O. cellarius*, *Z. nitidus*, *A. subfuscus*, *A. circumscriptus*, *D.s reticulatum*, *D. agreste*, *B. fruticum*, *H. obvia*, *P. bidentata* и 6 видов пресноводных: *Lymnaea stagnalis*, *Galba* (= *Stagnicola*) *corvus*, *Radix* (= *Lymnaea*) *peregra*, *Ph. fontinalis*, *P. planorbis*, *P.s corneus*.

Из группы биогельминтов, промежуточными хозяевами которых являются позвоночные животные, в обследованных регионах наиболее распространены оказались цестоды *Echinococcus granulosus* (повсеместно), а также *Alveococcus multilocularis* (рис. 3). Так, сведения по распространению и жизненным циклам *E. granulosus* в Армении приведены в монографии С.О. Мовсесян и др. (2006), диссертации А.Ш. Геворгян (2006). В работе Геворгян указано, что крупный рогатый скот на территории Армении был поражен цистными эхинококками на 49%, овцы и козы на 22%, свиньи на 15%.

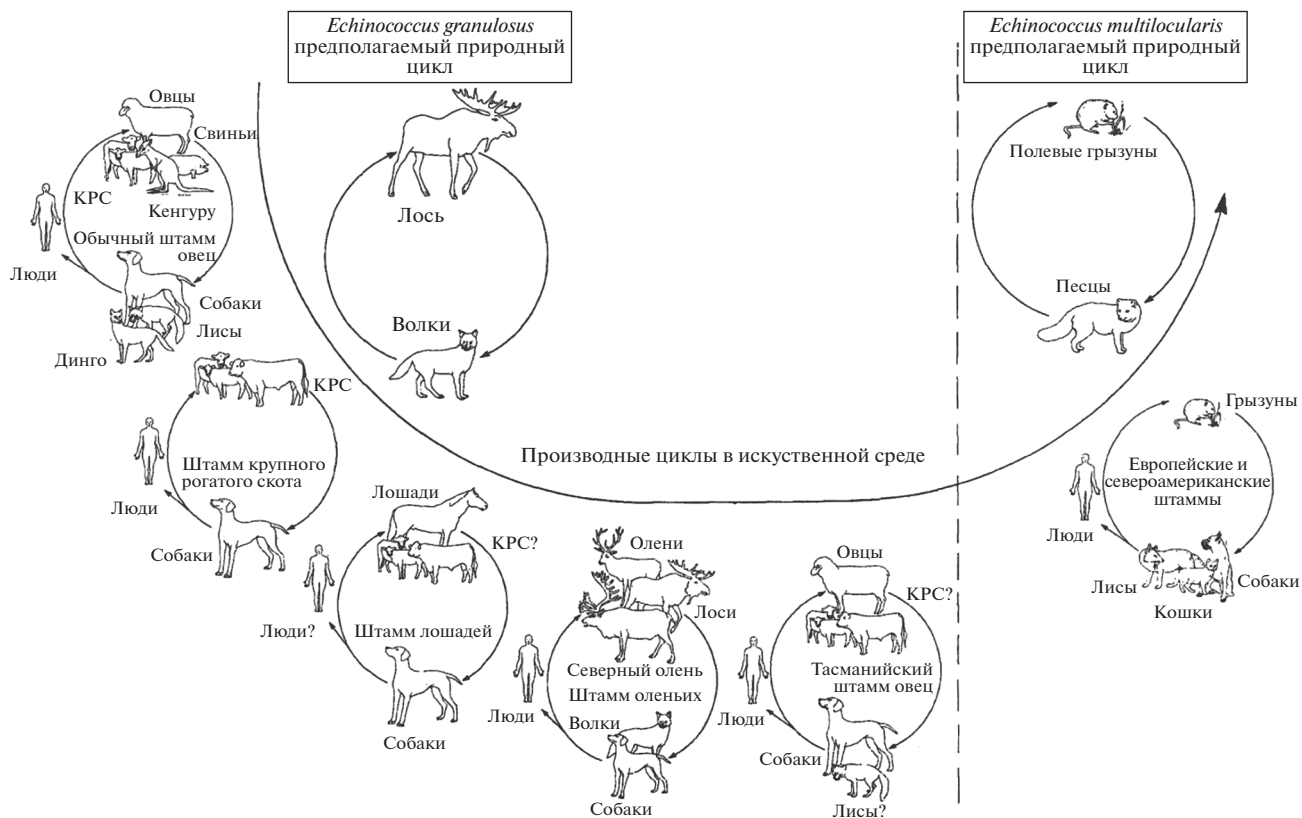


Рис. 3. Схемы жизненных циклов эхинококков и альвеококков по (Thompson, McManus, 2001).

Исследования среди населения Армении показали, что зараженность среди всех возрастных групп была выше всего у лиц 30–35 лет. Цисты эхинококков обнаруживались во всех органах, но легкие и печень были наиболее часто заражены, с частотой 42–43%. Альвеолярные эхинококки в Армении остаются не изученными.

Подробные сведения о распространении *E. granulosus* и *A. multilocularis* приведены в наших публикациях (Eckert *et al.*, 2001; Movsesyan *et al.*, 2021). В этих работах указаны повсеместное распространение *E. granulosus*, а для альвеококков — преимущественно в северных регионах РФ, но полноценное изучение альвеококка не проведено, поэтому мы предполагаем, что перспективные исследования пополнят регионы распространения альвеококка. В руководстве ВОЗ имеются данные по Болгарии и Польше (Eckert *et al.*, 2001). Так, в работе (Todorov, Voeva, 1997, 1999) указывалось, что в Болгарии для *E. granulosus* за 1983–1995 гг. выявлена инвазированность цистным эхинококком у овец на 32%, крупного рогатого скота на 19%, свиней на 1.5%, у человека на 100 000 населения было 3.3 случая.

В Польше цистный эхинококк выявлен у свиней от 0.4 до 1.2% (Gawog, 2016).

В этом же сборнике ВОЗ (Eckert *et al.*, 2001) указано, что исследования, проведенные Мальчевски (Malczewski *et al.*, 1999), за 1993–1998 гг. показали инвазированность лисиц зрелыми альвеококками на 2.6%. В то же время, более поздние исследования, проведенные Гавором с соавт. (Gawog *et al.*, 2008), показали инвазированность лисиц в северо-восточной, центральной и южной Польше от 13.59 до 39.6%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В регионах Армении, Болгарии, Польши и европейской части Российской Федерации заражение легочными гельминтами изучалось у 16 видов млекопитающих из семейств Cervidae (6 видов), Bovidae (9), Leporidae (1), включая 7 видов из Армении, 13 из России, 7 из Болгарии и 10 из Польши, а также у многих потенциальных хозяев — беспозвоночных, преимущественно легочных моллюсков. В них обнаружены 29 видов легочных гельминтов из семейств Dictyocaulidae (5 видов), Protostrongylidae (22), Taeniidae (2).

Общими для изучаемых территорий были следующие виды промежуточных хозяев-моллюсков: *Arianta arbustorum*, *Bradybaena fruticum*, *Serpaes nemoralis*, *C. vindobonensis*, *Georginapaeus* (= *Napaeopsis*) *hohenackeri*, *Pyramidula rupestris*, *Succinea putris*, *Vallonia pulchella*, *Zonitoides nitidus*. Продемонстрировано, что некоторые из этих видов играют важную роль для основного потока инвазии протостронгилидами.

Исходя из результатов многолетних исследований авторов настоящей статьи и литературных источников, мы подтверждаем предложенное нами ранее наличие трех типов жизненных циклов легочных гельминтов, на основе которых дана их биологическая классификация:

1. Жизненные циклы протекают без участия промежуточных хозяев, т.е., паразиты являются геогельминтами — моноксенны. Развитие по этому типу происходит у нематод сем. Dictyocaulidae.

2. Жизненные циклы происходят с участием промежуточных хозяев, каковыми являются беспозвоночные, принадлежащие, в основном, к наземным моллюскам. Развитие по этому типу происходит у нематод сем. Protostrongylidae. Диксенны, биогельминты.

3. Жизненные циклы происходят также с участием промежуточных хозяев, но в их качестве выступают позвоночные животные, т.е. диксенны, биогельминты. К этому типу относятся цестоды *E. granulosus* и *A. multilocularis* (Echinococcinae).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абуладзе К.И. Основы цестодологии, т. 4. Подотряд Taeniata. М.: Наука, 1964. С. 312–340.
- Акрамовский Н.Н. Фауна Республики Армения: Моллюски. Ереван: Армянская академия наук, 1976. 268 с.
- Боев С. Основы нематологии. Т. 25. Протостронгилиды. М.: Наука, 1975. 264 с.
- Бояхчян Г.А. Методы прижизненной диагностики гельминтозов овец и коз // Российский паразитологический журн. 2007. № 2. С. 122–124.
- Бояхчян Г.А. Легочные нематоды и нематодозы Армении: Дис. докт. биол. наук. Ереван: Институт зоологии НАН РА, 2010. С. 66–93.
- Гадаев Х.Х. Экологические основы формирования гельминтофауны диких животных // Российский паразитологический журн. 2013. № 1. С. 6–8.
- Гадаев Х.Х. Легочные стронгиляты в диких копытных Чеченской республики // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. М.: Наука, 2015. Вып. 15. С. 92–94.
- Гадаев Х.Х. Фауна легочных нематод и эпизоотология протостронгилоза жвачных животных в условиях Северо-Восточного Кавказа: Дис. докт. биол. наук. Грозный, 2020. 284 с.
- Геворгян А.Ш. Особенности распространения и биологии возбудителя цистного эхинококкоза (*Echinococcus granulosus* Batsch, 1786). Дис. канд. биол. наук Ереван: Институт зоологии НАН РА, 2006.
- Контримавичюс В.Л., Делямур С.Л., Боев С.Н. Основы нематологии. Т. 26. Метастронгилоиды домашних и диких животных. М.: Наука, 1976. 237 с.
- Кротенков В.П. Эколого-эпизоотологические особенности и профилактика легочных нематодозов мелкого рогатого скота в Западном регионе РФ: Автореф. дис. докт. вет. наук. М., 2006. 40 с.

- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. М.—Ленинград: АН СССР, 1952. 512 с.
- Мовсесян С., Бояхчян Г., Арутюнова Л., Чубарян Ф., Петросян Р., Никогосян М. Протостронгилиды (Protostrongylidae) и вызываемые ими гельминтозы овец Армении // Российский паразитологический журн. 2009. № 4. С. 10—29.
- Мовсесян С.О., Бояхчян Г.А., Чубарян Ф.А., Петросян Р.А., Никогосян М.А., Арутюнова Л.Д., Панайотова-Пенчева М.С., Банков И., Демяшкевич А.В., Мальчевский А. Роль моллюсков в формировании биоразнообразия легочных нематод (Protostrongylidae) животных // Российский паразитологический журн. 2010. № 3. С. 43—60.
- Мовсесян С.О., Чубарян Ф.А., Никогосян М.А. Цестоды фауны юга Малого Кавказа. М.: Наука, 2006. 331 с.
- Панайотова-Пенчева М.С., Бояхчян Г.А., Байчева О., Мовсесян С.О. Протостронгилиды (биологические циклы, распространение, эпизоотология протостронгилидозов животных) // Труды Центра паразитологии. Т. 47: Морфология, систематика и экология паразитов. М.: Наука, 2012. С. 156—176.
- Панайотова-Пенчева М.С., Мовсесян С.О. Экспериментальные модели и методы в изучении жизненных циклов протостронгилид // Современные проблемы общей паразитологии. М.: Наука, 2012. С. 234—258.
- Самойловская Н.А. Экологический и эпизоотологический анализ паразитарных болезней диких жвачных Национального парка “Лосиный Остров”. Автореф. дис. канд. био. наук. М., 2010. 22 с.
- Самойловская Н.А. Фауна наземных моллюсков — промежуточных хозяев протостронгилид на природных территориях Центрального региона России // Российский паразитологический журн. 2013. № 1. С. 39—43.
- Скрябин К.И., Шульц Р.С. Основы общей гельминтологии. Т. 1. М.: Сельхозгиз, 1940. 470 с.
- Сысоев А., Шилейко А. Наземные моллюски и слизни России и сопредельных стран. София-М.: Пенсофт, 2009. 312 с.
- Трушин И.Н. О сезонной динамике инвазированности моллюска *Vraduabaena fruticum* личинками мюллериев в Центральной нечерноземной зоне СССР // Труды Всесоюзного института гельминтологии. М.: Наука, 1972. вып. 19. С. 213—218.
- Трушин И.Н. Сезонная зараженность моллюсков *Dera-ceres reticulatus* личинками мюллериев в Ярославской области // Бюллетень Всесоюзного института гельминтологии. М.: Наука, 1973. вып. 10. С. 101—104.
- Фертиков В.И., Сонин М.Д., Рыковский А.С., Егоров А.Н. Гельминты диких копытных Национального парка Завидово и лесной зоны России. М., 1999. С. 46—53.
- Baermann G. Eine einfache Methode zur Auf?ndung von Ankylostomum (Nematoden) Larven in Erdproben // Tijdschr Diergeneesk. 1917. V. 57. P. 131—137.
- Borecka A., Gawor J. Influence of environmental factors and host on survival of first stage larvae of *Muellerius capillaris* // Wiadom. Parazytologiczne. 2001. V. 47. P. 769—773.
- Damianov S.G., Likharev I.M. Gastropoda terrestrial. Fauna of Bulgaria. V. 4. Sofia: Publishing house BAS, 1975. 426 p. (in Bulgarian).
- Demiaszkiewicz A.W. Some aspects of epizootology of elaphostrongylosis in red-deer in the Bia?owie?a Forest // Medycyna Weterynaryjna. 1987. V. 43. P. 208—211.
- Demiaszkiewicz A.W. Helminty i wywo?ywane przez nie helmintozy dzikich prze?uwaczy // Kosmos. 2005. V. 266. P. 61—65.
- Demiaszkiewicz A.W., Dr?dz? J. Occurrence of larvae of Protostrongylidae family in terrestrial snails on the area of deer farm in Kosewo // Wiadomo?ci Parazytologiczne. 1997. V. 43. P. 431—434.
- Deplazes P., Joachim A., Mathis A., Strube Ch., Taubert A., von Samson-Himmelstjerna G., Zahner H. (ed. Eckert J.) Parasitologie fur die Tiermedizin, 4 edition, Thieme. 2020. 687 p.
- Eckert J., Schatntz P.M., Gasser R.B., Torgerson P.R., Besonov A.S., Movsessian S.O., Nikogossian M.A. Geographic Distribution and Prevalence // WHO/OIE Manual on Echinococcosis in Humans and Animals: a Public Health Problem of Global Concern / Eds Eckert J., Gemmel M. F., Meslin F.-X., Paw?owski Z.S. Paris, France, 2001. P. 100—142.
- Gallie G.I., Nunns V.I. The bionomics of the free-living larvae and the transmission of *Dictyocaulus filaria* between lambs in North-East England // J. Helminthol. 1976. V. 50. № 2. P. 79—89.
- Gawor J. Cystic echinococcosis in humans and animals: Current epidemiological situation in Poland // Medycyna Weterynaryjna. 2016. V. 72. P. 666—670.
- Gawor J., Borecka A., Malczewski A. The infection of red foxes with *Echinococcus multilocularis* as potential risk for humans in Poland // Zycie weterynaryjne. 2008. V. 83 P. 24—27.
- Kuligowska I., Demiaszkiewicz A.W. Infection of terrestrial snails with larvae of *Elaphostrongylus cervi* (Nematoda, Protostrongylidae) in Bia?owie?a National Park // Helminthologia. 2010. V. 47. P. 25—28.
- Malczewski A., Ramisz A., Rocki B., Bienko R., Balicka-Ramisz A., Eckert J. *Echinococcus multilocularis* in Red Foxes (*Vulpes vulpes*) in Poland: an Update of the Epidemiological Situation // Acta Parasitologica. 1999. V. 44. P. 68—72.
- Misiewicz I., Demiaszkiewicz A.W. Occurrence of larvae of Protostrongylidae family in terrestrial snails in the woods of Olsztyn and Silesian districts // Wiadomo?ci Parazytologiczne. 1994. V. 40. P. 167—172.
- Movsesyan S. Lung helminths and helminthoses // BIT's 5th Annual World Congress of Microbes, July 31—August 2, Shanghai, China, 2015. P. 123.
- Movsesyan D., Boyakhchian G., Chubarian F., Nikogosyan M., Petrosyan R., Arutyunova L., Gevorgyan H., Panayotova-Pencheva M., Demiaszkiewicz A., Voronin M. Biological classification of life cycles of lung helminths // Proceedings of the International Conference “Biological Diversity and Conservation Problems of the Fauna of the Caucasus — 2”, September 23—26, Yerevan, Armenia, 2014. P. 259—264.
- Movsesyan S.O., Nikoghosian M.A., Petrosyan R.A., Terenina N.B., Panayotova-Pencheva M.S., Demiaszkiewicz A.W., Voronin M.V., Kuznetsov D.N. Biodiver-

- sity of lung helminths in terrestrial mammals from Eastern Europe // *Annals of Parasitology*. 2021. V. 67. № 4. P. 575–581.
- Movsesyan S.O., Panayotova-Pencheva M.S., Demiaszkiewicz A.W., Voronin M.V. Host-based formation of fauna of lung helminths, its biological and taxonomical classification // *Russian J. Parasitology*. 2016. V. 37. № 3. P. 346–369.
- Panayotova-Pencheva M. [Epidemiological studies on helminthoses in goats and sheep caused by Protostrongylidae Leiper, 1926] // *Veterinarski glasnik – Beograd*. 2005. V. 5/6. P. 619–633. (in Bulgarian)
- Panayotova-Pencheva M. Role of some snails species distributed in Bulgaria as intermediate hosts of small lungworms (Nematoda: Protostrongylidae) // *Comptes rendus de l'Academie Bulgare des Science*. 2011a. V. 64. № 3. P. 389–394.
- Panayotova-Pencheva M. Species composition and morphology of protostrongylids (Nematoda: Protostrongylidae) in ruminants from Bulgaria // *Parasitology Research*. 2011b. V. 109. № 4. P. 1015–1020.
- Panayotova-Pencheva M., Movsesyan S., Salkova D., Voronin M. Study of the susceptibility of *Helix pomatia* (Mollusca: Helicidae) to protostrongylids (Nematoda: Protostrongylidae) and multiple infection // *Russian J. parasitology*. 2015. № 3. P. 15–19.
- Pyziel A.M., Laskowski Z., Demiaszkiewicz A.W., Hoglund J. Phylogeny of *Dictyocaulus* spp. in wild ruminants with morphological description of *Dictyocaulus cervi* n. sp. (Nematoda: Trichostrongyloidea) from red deer, *Cervus elaphus* // *J. Parasitology*. 2017. V. 105. № 3. P. 506–518.
- Sitowski L. Oskrzelinek- *Muellerius (Strongylus) capillaris* Müller u sarn w Pieninach // *Rozprawy Biologiczne z Zakresu Medycyny Weterynaryjnej, Rolnictwa i Hodowli*. 1938. V. 16. P. 74–80.
- Sołtys A. Snails as intermediate hosts of nematodes of the family *Protostrongylidae* in sheep of the Lublin Palatinate // *Acta Parasitologica Polonica*. 1964. V. 12. № 23. P. 233–237.
- Thompson R.C.A., McManus D.P. Aetiology: parasites and life-cycles // *WHO/OIE Manual on Echinococcosis in Humans and Animals: a Public Health Problem of Global Concern* / Eds Eckert J., Gemmell M.F., Meslin F.-X., Pawłowski Z.S. Paris, France, 2001. P. 100–142.
- Todorov T., Boeva V. Epidemiology of Echinococcosis in Bulgaria – a Comparative Study // *Arch. Int. Hidatid*. 1997. V. 32. P. 232–233.
- Todorov T., Boeva V. Human Echinococcosis in Bulgaria: a Comparative Epidemiological Analysis // *Bull. WHO*. 1999. V. 77. P. 110–118.
- Urban E. Studies on lung nematodes (Protostrongylidae, Dictyocaulidae) in sheep on the Podhale region, Tatra Highlands. II. Intermediate hosts of Protostrongylidae // *Acta Parasitologica Polonica*. 1980. V. 27. № 9. P. 63–74.
- Zdzitowiecki K. An experimental study on the infection of terrestrial and aquatic snails with *Muellerius capillaris* (Muller, 1889) larvae (Nematoda, Protostrongylidae) // *Acta Parasitologica Polonica*. 1976. V. 24. P. 139–163.

Life Cycles of Lung Helminths in Terrestrial Mammals from Eastern Europe and Their Biological Classification

S. O. Movsesyan^{1, 2, #}, M. A. Nikoghosian², R. A. Petrosian², N. B. Terenina¹,
M. S. Panayotova-Pencheva³, A. W. Demiaszkiewicz⁴, M. V. Voronin¹,
D. N. Kuznetsov¹, and M. V. Vardanyan²

¹Center of Parasitology, A.N. Severtsov's Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prosp., 33, Moscow, 119071 Russia

²Institute of Zoology of Scientific Center for Zoology and Hydroecology, NAS of Republic of Armenia, P. Sevak str., 7, Yerevan, 0014 Armenia

³Institute of Experimental Morphology, Pathology and Anthropology with Museum, Bulgarian Academy of Sciences, Acad. G. Bonchev Str., 25, Sofia, 1113 Bulgaria

⁴W. Stefański Institute of Parasitology, PAS, Twarda str., 51/55, Warsaw 00-818, Poland

#e-mail: movsesyan@list.ru

This article has been prepared based on the results of many years of the authors' studies in the framework of scientific cooperation between Academies of Science of Russia, Armenia, Bulgaria and Poland. It is a continuation of one published in *Annals of Parasitology: Biodiversity of Lung Helminths in Terrestrial Mammals from Eastern Europe* (2021). To determine the biological diversity of lung helminths various vertebrate hosts were studied, including 7 species from Armenia, 13 from Russia, 7 from Bulgaria and 10 from Poland, as well as many invertebrate potential hosts, mainly land mollusks. Three types of development cycles were found to be characteristic for lung helminths: 1 – Nematodes from family Dictyocaulidae developing in a direct way without using intermediate hosts, geohelminths or monoxenous type of development. 2 – Those nematodes life cycles of which include intermediate hosts which are mainly land mollusks. These are species from family Protostrongylidae – biohelminths, dixenous type. 3 – Life cycles also include intermediate hosts, but here they are vertebrate. This type includes cestodes *Echinococcus granulosus* and *Alveococcus multilocularis* – biohelminths, dixenous type.