

УДК 576.895.132 : 599.6

**О МЕХАНИЗМЕ РАССЕЛЕНИЯ ЛИЧИНОК
СТРОНГИЛЯТ КОПЫТНЫХ НА ПАСТБИЩЕ**

Д. П. Козлов

Рассматриваются вопросы диссеминации личинок стронгилят копытных в пастбищном биоценозе. Выделена новая форма расселения их в горизонтальном направлении, в основе которой лежит отрицательный геотаксис. В результате чередования подъемов личинок по наклонным листьям травы вверх с последующим смыванием их дождем или росой на почву происходят распространение их по пастбищу.

Изучение диссеминации инвазионных элементов гельминтов в естественных биоценозах составляет одну из основных задач прикладной экологической паразитологии. В большинстве работ по вопросам диссеминации свободноживущих форм стронгилят копытных приводятся данные о перемещении личинок на различное расстояние в горизонтальном направлении в почве и по траве при различных условиях влажности, температуры и освещенности (Орлов, 1937; Пустовой, 1977; Расеновский е. а., 1974; Wharton, 1981). Однако вопросы механизма расселения личинок освещены слабо. Мы рассмотрим один из возможных способов расселения личинок стронгилят пищеварительного тракта домашних копытных по пастбищу.

Яйца выделяются во внешнюю среду с экскрементами животных — пищевым субстратом для личинок — на ограниченный участок пастбища. Вышедшие из яиц личинки питаются этим субстратом и поэтому его не покидают. Однако после достижения 3-й стадии развития они перестают питаться и в нем больше не нуждаются, поэтому некоторая часть их мигрирует на расстояние до 30 см и более. При благоприятной погоде начало миграции личинок происходит через 1.5—2.0 недели после поступления экскрементов во внешнюю среду. К этому времени вокруг коровьих и лошадиных экскрементов формируются «шапки» высокой темно-зеленой растительности, которую животные не едят до конца пастбищного периода. В работе Козлова (1984) растительность в зависимости от загрязненности ее фекалиями животных условно делится на два типа. К первому из них («островковая растительность») относится высокая трава темно-зеленого цвета, растущая вблизи и на экскрементах животных и которую скот не поедает. Диаметр таких островков 40—60 см. Ко второму типу («межостровковая растительность») относится более низкая трава светло-зеленого цвета, находящаяся не ближе 15—20 см от экскрементов и являющаяся для животных основным кормом.

Личинки нематод с растительностью первого типа в животных (особенно в крупный рогатый скот) попадают, вероятно, очень редко, так как последние начинают употреблять ее не ранее чем через несколько месяцев после появления или на следующий год. К этому времени большинство личинок погибает. Мы полагаем, что заражение животных происходит преимущественно при употреблении растительности второго типа, несмотря на то что на ней инвазионных личинок стронгилят в 7 раз меньше, чем в растительности первого типа (Козлов, 1984).

Учитывая мелкие размеры инвазионных личинок стронгилят (0.5—1.0 мм), возникает вопрос о способности этих червей преодолевать сравнительно широ-

кую полосу растительности первого типа (10—20 см) для того, чтобы попасть в межостровковую растительность и иметь возможность завершить свой жизненный цикл.

Известно, что животные ногами, насекомые, а также дождевые и талые воды могут распространять по пастбищу вместе с кусочками экскрементов яйца и личинки гельминтов на разных стадиях развития. Известно также, что разбрасывание личинок происходит при разрыве спорангиофоров мукоровых грибов рода *Pilobulus*, растущих на фекалиях животных. Считают, что личинки стронгилят мигрируют по гифам грибов вверх, где находятся спорангии и спорангиофоры. При взрыве спорангиофоров личинки вместе со спорангиями разбрасываются на расстояние до 2.8 м (Грач, 1969).

Немалую роль в диссеминации инвазионных элементов гельминтов по пастбищу играют птицы (Козлов, Чельцов, 1984). При выборе из экскрементов непереваренных зерен злаков, бобовых, а также насекомых-копробионтов они вместе с кусочками фекалий разбрасывают по пастбищу и инвазионные элементы гельминтов в диаметре до 1 м и более.

Сами личинки также способны активно перемещаться на различное расстояние из мест их концентрации. Крофтон (Crofton, 1948), Некипелова (1958) и другие исследователи обнаруживали личинок стронгилят через несколько месяцев на расстоянии 10—30 см от мест внесения их на поверхность почвы. Считают, что продвижение личинок происходит не по прямой линии, а по случайно взятым направлениям. Установлено, что даже на совершенно ровной поверхности движение личинок в горизонтальном направлении происходит не прямо, а по изломанной линии с частыми поворотами. Кролл (Croll, 1971) на примере личинок рода *Trichonema* изучил следы их перемещения на агаре при различной освещенности. Им установлено, что в темноте личинки проявляют тенденцию прочерчивать сферические следы с многочисленными петлями, в результате чего они нередко приближаются к исходной точке. При слабом и ярком свете следы их становятся сложнее, делают много поворотов, в том числе реверсионных, много раз пересекаются. Общая длина пути, пройденного личинками при различной освещенности, не имеет существенных отличий. Кролл и Блер (Croll, Blair, 1973) установили, что продвижение личинок *Ancylostoma tubaeforme* по агару происходит также преимущественно по кривой и далеко от исходной точки они не удаляются, что не обеспечивает им дальнюю миграцию. По заключению авторов, это связано с особенностями строения нервно-мышечного аппарата. Мы также считаем, что выбор направления у личинок нематод случаен и не может осуществляться целенаправленно, например, за счет гиротаксиса. Мы полагаем, что расселение личинок в горизонтальном направлении происходит благодаря хорошо выраженному у них отрицательному геотаксису.

Грач (1974) сообщает, что из фекалий животных личинки расползаются в самых различных направлениях, но при первой возможности они начинают подниматься вверх до тех пор, пока их окружает пленка поверхностного натяжения воды. Мы считаем, что распространение личинок по пастбищу происходит следующим образом. В «островковой растительности» в безветренную погоду многие травинки верхушками наклонены наружу от центра. С каплями дождя или росы часть личинок с верхушек растений смывается и падает по прямой вниз. За счет этого они падают дальше от того места, где они первоначально взбирались вверх по стеблям травы. При благоприятных условиях описанный процесс повторяется и личинки таким образом все дальше удаляются от экскрементов. Возможность такого горизонтального расселения личинок мы проверили в экспериментальных условиях.

Опыт № 1. В 7 стеклянных чашек диаметром 7 см, высотой 3.5 см были помещены, вырезанные кругами пласты дерна толщиной 2.5—3.0 см с травой (полевица) различной высоты: в 6 из них была трава высотой 4—5 см, а в 7-й — 18—20 см. Дерн взят с участков, где скот ранее не выпасали. При контрольном просмотре личинок стронгилят в траве с этих участков не найдено. На поверхность почвы 7-й чашки (с высокой травой) было помещено 3—4 тыс инвазионных личинок стронгилят (*Haemonchus*, *Ostertagia*) из фекалий овец. После этого в кюветку, на дно которой предварительно был налит слой насыщенного раствора

поваренной соли (1.5 см), разместили все чашки: с высокой раскидистой травой — в середину, остальные 6 — вокруг нее, но так, чтобы стенки их друг с другом не соприкасались. Приготовленную таким образом кюветку прикрыли колпаком из полиэтиленовой пленки, чтобы в создавшейся камере поддерживать высокую влажность. Периодически траву поливали из лейки. При просмотре проб низкой травы из 6 радиально расположенных чашек в 4 из них через 14 дней после постановки опыта были найдены личинки стронгилят (7, 3, 2, 1 экз.). Они могли попасть в низкую траву только с высокой травой из чашки, находящейся в центре кюветки (на дне кюветки насыщенный раствор поваренной соли). При повторной постановке опыта личинки найдены в трех чашках (3, 3, 1 экз.).

Опыт № 2. 24 бюксы диаметром 3 см и емкостью 30 мл на 3/4 были заполнены водой. При помощи тонких проволочек в центре бюкс были укреплены в вертикальном положении по 1 листочку травы длиной 7—10 см. В 12 бюксах

Таблица 1
Количество найденных личинок стронгилят на растениях

Вид растений	Комнатные условия			Открытая внешняя среда					
	верх	низ	вода	под укрытием			без укрытия		
				верх	низ	вода	верх	низ	вода
Тысячелистник	10	0	0	5	0	0	2	0	2
	10	0	0	7	0	0	2	0	1
	10	0	0	7	0	0	0	1	Пролито
	7	0	1	8	0	1	1	1	
В среднем	9.25	0	0.25	6.75	0	0.25	1.25	0.5	1.33
Злак (пырей ползучий)	8	0	1	9	0	0	3	0	1
	7	0	0	5	0	0	1	0	2
	10	0	0	7	0	0	0	0	1
	9	1	0	8	0	0	1	1	0
В среднем	8.5	0.25	0.25	7.25	0	0.25	1.25	0.25	1.0

были листья злака, в других 12 — листья тысячелистника. В верхнюю треть каждого листочка с маленькой каплей воды было помещено по 10 личинок нематод рода *Haemonchus* с таким расчетом, что если личинка упадет, то она должна попасть в воду бюксы. После этого 4 бюксы с злаком и 4 с тысячелистником были установлены в комнате на подоконнике, а остальные 16 — в саду. Над половиной из последних был установлен небольшой навес из полиэтиленовой пленки, предохраняющий от дождя и частично от ветра. Другая часть находилась под открытым небом. Опыт длился с 15 августа по 9 сентября. В конце опыта травинки перед исследованием разрезали на две части: на подводную и надводную. Воду из бюкс исследовали отдельно. Результаты опыта приведены в табл. 1. Представленные материалы показывают, что в тех случаях, когда растения находились в комнатных условиях или в саду, но под укрытием, количество нематод на них в сравнении с исходным изменилось незначительно. Однако в траве, подвергшейся воздействию дождя и ветра, количество нематод сократилось почти в 10 раз: часть этих личинок дождем смылась и попала в бюксы, а большая часть, вероятно, на землю. Личинки, свалившиеся на землю, при благоприятных условиях могут повторить вертикальную миграцию.

Опыт № 3. 31 августа в саду на скошенном участке размером 1×5 м, помещено 5 порций лошадиных экскрементов, над которыми натянута сетка, предохраняющая их от расклеивания и разбрасывания птицами. 7 и 15 сентября траву около этих экскрементов с западной стороны срезали в виде полуколец шириной 10 см и исследовали по Берману на наличие личинок. Результаты были негативные. Трава с восточной стороны на протяжении всего опыта оставалась нетронутой и служила контролем.

Через 35 дней после начала опыта всю траву около экскрементов срезали поясами 5 см ширины следующим образом. В западной части подростую

за 2.5 недели траву (высотой 4—6 см) срезали в виде двух следующих друг за другом поясов на расстоянии 0—5 и 5—10 см от края экскрементов, а также следующий за ними 3-й пояс травы (высотой 8—12 см), которую в течение опыта ни разу не срезали. В восточном — контрольном — секторе траву срезали такими же тремя симметричными поясами (зеркальное изображение первых). Сведения о встречаемости личинок стронгилид (с длинным хвостовым придатком — роды *Trichonema*, *Strongylus* и др.) представлены в табл. 2. На основании данных табл. 2 можно сделать заключение, что на низких растениях западного сектора, которые на протяжении опыта дважды срезали, расселение личинок в горизонтальном направлении шло значительно слабее, чем в контрольной, более высокой траве.

Т а б л и ц а 2
Количество найденных личинок трихонематид на растениях различной высоты

№ проб экскрементов	Западный сектор, пояс			Восточный сектор, пояс (контроль)		
	I	II	III	I	II	III
1	0	0	1	41	0	0
2	1	2	1	120	10	3
3	14	12	0	31	14	1
4	16	0	2	31	7	0
5	2	0	1	22	11	0
Всего	33	14	5	245	42	4

Примечание. Высота травы в западном секторе: пояс I и II — 4—6 см, пояс III — 8—12 см.

Таким образом, представленные данные всех трех опытов дают основание считать, что в горизонтальном направлении личинки стронгилят могут активно расселяться благодаря хорошо выраженной у них отрицательному геотаксису, а также осадкам в виде дождя или росы.

Поскольку вертикальная миграция личинок, как это ни парадоксально звучит, является одним из решающих условий для распространения их в горизонтальном направлении, мы провели исследования по изучению поведения личинок, находящихся на вертикальной поверхности. Для этой цели бинокулярный микроскоп МБС-1 был установлен так, чтобы можно было вести наблюдения за личинками в каплях воды на листьях злаков, фиксированных в вертикальном положении. В результате установлено, что личинки нематод, помещенные в нижнюю утолщенную часть капли, совершают хаотичные движения: перемещаются с одной стороны на другую, поднимаются вверх, опускаются вниз и т. д. Однако в подсыхающей капле, когда толщина слоя воды становится близкой к диаметру их тела и пленкой поверхностного натяжения они прижимаются к поверхности листа, личинки в большинстве случаев устремляются вверх. Иногда за 1.0—1.5 мин они поднимаются на 0.5 см и более. Это обстоятельство дает основание считать, что в естественной обстановке при высокой влажности личинки за короткое время поднимаются на большую высоту.

Можно допустить, что быстрому продвижению личинок вверх в определенной мере способствуют имеющиеся на поверхности растений неровности в виде шпиков, направленных свободными концами кверху. Для выяснения этого вопроса мы перевернули лист злака и тогда указанные «опорные» элементы своими вершинами оказались направленными вниз. Предполагалось, что в этом положении хвосты личинок будут проскальзывать по указанным неровностям на растениях, однако и в этих условиях личинки поднимались вверх с такой же скоростью. Следовательно, хвостом они упираются не в покровы растений, а отталкиваются им в толще воды.

По мере испарения влаги на листьях травы движения личинок замедляются, а потом прекращаются: они свертываются в колечко или в виде восьмерки. При повторном намочении они оживают и способны вновь подниматься вверх.

После 1.5—3.0-недельного анабиоза у личинок наблюдается различная активность в зависимости от условий их содержания. Так, у личинок, находящихся в течение указанного периода в комнатных условиях на срезанной траве, помещенной нижним концом в стакан с водой, движения были вялыми, а некоторые особи так и остались неподвижными. Личинки, которых при тех же условиях содержали на улице (под полиэтиленовым укрытием или без него), были очень активными.

Интересно отметить, что на верхней, покрытой восковым налетом стороне листьев злаков вода не держится: она скатывается в виде шариков на землю или застревает в пазухах. На нижней стороне листьев вода держится значительно лучше: она растекается сверху вниз тонким слоем в виде узкой полоски. Различная смачиваемость верхней и нижней сторон листьев, по нашему мнению, в значительной мере определяет частоту встречаемости на них личинок нематод. В эксперименте с злаками, почва под которыми была искусственно обсеменена большим количеством личинок стронгилят, при просмотре 50 травинки длиной 15—20 см, порезанных на отрезки 2—3 см и положенных нижней стороной на поверхность воды в воронку, было обнаружено 46 личинок. При исследовании такого же количества травы, положенной на поверхность воды верхней стороной, было получено всего лишь 7 личинок (вероятно, это были те личинки, которые находились на краю листа). Локализация личинок на нижней стороне листа обеспечивает им более высокую выживаемость. Здесь они спрятаны от прямых лучей солнечного света, здесь сохраняется более высокая влажность за счет испарения влаги от земли, а также за счет влаги, выделяемой через устьица, расположенные на нижней стороне листьев. Подсчитано, что за счет устьичной и кутикулярной транспирации в жаркое время суток, имеющаяся в листьях вода полностью возобновляется в течение 1 ч (Рубин, 1971). На нижней стороне листьев личинки нематод более надежно укрыты от дождя и, следовательно, дольше могут оставаться в верхней части растений, что обеспечивает им более надежный контакт с дефинитивным хозяином. Особенно это относится к растениям, имеющим широкий лист: подорожник, одуванчик и др.

Таким образом, результаты проведенных исследований позволяют выделить еще одну форму расселения личинок стронгилят в горизонтальном направлении, в основе которой лежит отрицательный геотаксис.

Литература

- К о з л о в Д. П. Особенности распространения личинок стронгилят на пастбищах крупного рогатого скота. — В кн.: Гельминты сельскохозяйственных и охотничье-промысловых животных. М., 1984, с. 18—22.
- К о з л о в Д. П., Ч е л ь ц о в Н. В. Птицы пастбищных биоценозов как элиминаторы и диссеминаторы гельминтов домашних животных. — Там же, с. 22—25.
- Н е ж и п е л о в а Р. А. Миграция личинок трихостронгилид в открытой внешней среде. — Сб. работ по гельминтологии: к 60-летию со дня рождения проф. Р. С. Шульца. Алма-Ата, 1958, с. 296—317.
- О р л о в И. В. Смена пастбищ как метод профилактики гельминтозов в овцеводческих хозяйствах. Т. 3. М., изд-во ВАСХНИЛ, 1937. 256 с.
- П у с т о в о й И. Ф. Вертикальная миграция стронгилят в почве. — Тр. Тадж. научно-исслед. вет. ин-та, 1977, № 7, с. 50—63.
- Р у б и н Б. А. Курс физиологии растений. М. Высшая школа, 1971. 335 с.
- Т р а ч В. Н. Некоторые сведения о низших мукоровых грибах из рода *Pilobolus* в связи с их ролью в распространении личинок стронгилят во внешней среде. — В кн.: Тр. 6-й науч. конф. паразитол. УССР. Ч. 1. Киев, 1969, с. 254—255.
- Т р а ч В. Н. Сравнительная морфология, систематика и эколого-фаунистическая характеристика стронгилят домашних жвачных животных УССР. — Автореф. докт. дис., М., 1975. 51 с.
- С r o f t o n H. D. The ecology of immature phases of *Trichostrongyle* nematodes. 1. The vertical distribution of infective larvae of *Trichostrongylus retortaeformis* in relation to their habitat. — *Parasitol.*, 1948, vol. 39, N 1—2, p. 17—25.
- С r o l l N. A. Movement patterns and photosensitivity of *Trichonema* sp. p. infective larvae in non-directional light. — *Parasitol.*, 1971, vol. 62, p. 467—478.
- С r o l l N. A., B l a i r A. Inherent movement patterns of larval nematodes, with a stochastic model to simulate movement of infective hookworm larvae. — *Parasitol.*, 1973, vol. 67, N 1, p. 53—56.
- Р а с е н о в с к у J., К l o o s t e r m a n A., A n t o n i s s e H. W. Observations on the translation process of trichostrongylid nematodes. — *Neth J. Agr. Sci.*, 1971, vol. 19, N 2, p. 114—122.

W h a r t o n D. A. The effect of temperature on the behaviour of the infective larvae of *Trichostrongylus colubriformis*. — Parasitol., 1981, vol. 82, N 2, p. 269—279.

ГЕЛАН СССР, Москва

Поступило 27 VI 1984

ON THE DISTRIBUTION MECHANISM OF LARVAE OF STRONGYLATES OF
RUMINANTS ON PASTURE

D. P. Kozlov

S U M M A R Y

The problem of dissimulation of larvae of strongylates of ruminants in pasture biocenosis is discussed. A new form of their migration in horizontal direction on the basis of negative geotaxis is suggested. As a result of alternation of vertical migration of larvae on the tilting leaves of the grass and their subsequent washing off with rain or dew down on the ground proceeds their distribution on the pasture. The description of corresponding experiments is given.