

УДК 591.572.5 : 547.9 : 593.96

## О БИОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ И ПРОИСХОЖДЕНИИ ТОКСИЧНЫХ ГЛИКОЗИДОВ ИГЛОКОЖИХ

В. С. ЛЕВИН

Анализ собственных и литературных данных показывает, что кювьеровы органы голотурий не являются образованиями, защищающими от хищников и, следовательно, точка зрения на голотурий как активно-ядовитых животных неправомерна. Защитная функция гликозидов иглокожих от хищников относительно невелика; значительно существеннее их роль в предохранении поверхности тела и внутренних органов от заселения микроорганизмами и личинками макробентоса. Гликозиды морских звезд и голотурий возникли эволюционно очень рано, по-видимому, еще до разделения этих классов. Рыбы появились значительно позже, поэтому выработку гликозидов у иглокожих нельзя считать эволюционным ответом на хищничество.

Токсичность — явление, чрезвычайно широко распространенное среди морских организмов. Ядовитые представители существуют во всех типах морских животных, от простейших до млекопитающих. Весьма интересной в токсикологическом отношении группой морских гидробионтов являются иглокожие (Echinodermata), среди которых токсичны представители трех классов: морские ежи (Echinoidea), морские звезды (Asteroidea) и голотурии (Holothurioidea). У морских ежей железистый эпителий игл и педициллярий вырабатывают белковые токсины, химическая структура которых сходна с таковой многих других животных, а защитные функции не вызывают сомнений. Значительно сложнее объяснить токсичность морских звезд и голотурий. В последние годы появились новые данные о химическом строении веществ у этих животных, их экологической и физиологической роли. Систематизация и сопоставление таких данных позволяют более определенно высказаться по поводу биологической роли токсинов этих иглокожих.

### ТОКСИКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГОЛОТУРИЙ И МОРСКИХ ЗВЕЗД

Известно, что голотурии и морские звезды содержат гликозиды (сапонины), тритерпеновые в первом случае и стероидные во втором, обнаруживающие широкий спектр биологической активности (Burnell, ApSimon, 1983). Тритерпеновые гликозиды голотурий характеризуются высокой таксономической специфичностью и различаются на уровне семейств, в некоторых случаях — родов голотурий (Burnell, ApSimon, 1983; Левин и др., 1984, 1985; Еляков, Стоник, 1986). Таксономическая специфичность астеросапонинов значительно ниже, чем гликозидов голотурий, и проявляется на уровне отрядов, реже — семейств (Левина и др., 1977; Burnell, ApSimon, 1983).

Несмотря на относительную химическую близость и во многом сходную биологическую активность гликозидов у морских звезд и голотурий, в литературе эти две группы животных токсикологически характеризуются по-разному: первых обычно рассматривают как пассивно-ядовитых, вторых — как невооруженных активно-ядовитых (Орлов, Гелашвили, 1985). Причиной того, что голотурий считают активно-ядовитыми животными, является наличие у представителей этого класса так называемых кювьеровых органов.

По современным литературным данным кювьеровы органы — это трубчатые железистые образования, продуцирующие и накапливающие ядовитый секрет — тритерпеновый гликозид (голотурин или бохадшиозид). При нападении на хищника клейкие ядовитые кювьеровы органы

голотурии выбрасываются из анального отверстия, ошеломляя или обездвиживая хищника, что дает возможность жертве скрыться. В таком изложении функция кювьеровых органов — выделять гликозиды, и функция гликозидов — отпугивать хищников. К сожалению, эта вошедшая в учебники схема не соответствует действительности. Ряд фактов свидетельствует против трактовки указанных образований как защитных.

1. Еще в начале 60-х годов, сразу после обнаружения в кювьеровых органах голотурии *Actinopurga agassizi* гликозида, названного голотурином, К. Мошер (Mosher, 1956) убедительно показала, что токсичность этой голотурии для рыб не снижается и после удаления у нее кювьеровых органов. Состав тритерпеновых гликозидов в родственных группах голотурий сходен и совершенно не зависит от присутствия или отсутствия у данного вида кювьеровых органов. Основная масса этих структур — соединительная ткань, каких-либо железистых клеток в них не найдено (Mosher, 1956; Endean, 1957). Гликозиды содержатся практически во всех тканях голотурий, а в некоторых тканях в определенный сезон их содержание не ниже, чем в кювьеровых органах. Ряд весьма токсичных видов (например, *Holothuria atra*, используемая аборигенами для «глушения» рыбы в лагунах атоллов) лишен кювьеровых органов.

2. Далеко не у всех видов голотурий кювьеровы органы обладают способностью выбрасываться. Наиболее хорошо функционально развиты они у *Bohadschia* и *Holothuria*. У представителей морфологически и экологически близкого к *Bohadschia* рода *Actinopurga* кювьеровы органы разряжаются только при очень сильном раздражении животного. У *Reagonothuria graeffei* кювьеровы органы не выбрасываются при любых, даже травмирующих раздражениях. Не выбрасывают кювьеровы органы и некоторые *Holothuria* s. l., например недавно описанная гигантская *H. thomasi* (Pawson, Caucedo, 1980). У некоторых видов, например *A. agassizi*, поверхность выброшенных кювьеровых органов не обладает клеящей способностью.

3. Как показывают собственные наблюдения над почти 40 видами голотурий в различных районах Тихого и Индийского океанов и на Кубе, после разрядки кювьеровых органов выбросившая их голотурия никуда не уползает и остается на месте по крайней мере несколько часов, а в некоторых случаях не менее суток.

4. Зарегистрированы случаи, когда функционально деятельные кювьеровы органы не выбрасываются именно в ситуациях, когда потребность в защитном оружии максимальна. Так, при нападении специализированного хищника — гастроподы *Topna perdix* на *H. hilla* — никакой разрядки хорошо развитых у этого вида кювьеровых органов не происходило, хотя нападение заканчивалось гибелью голотурии (Kgorr, 1982). У *H. difficilis*, которая днем укрывается под коралловыми глыбами и появляется на их поверхности только ночью, именно ночью не удается экспериментально вызвать разрядку кювьеровых органов, что легко удается днем (Bakus, 1968).

Таким образом, большинство положений о том, что кювьеровы органы связаны с выработкой голотурина и участвуют в защите иглокожих от внешних хищников, не обосновано. Поэтому нет никаких оснований считать, что у голотурий имеется специализированный ядовитый аппарат, и относить их к активно-ядовитым животным. В отношении характера токсичности между голотуриями и морскими звездами<sup>1</sup> нет существенных различий: обе группы — типичные пассивно-ядовитые животные, содержащие токсичные гликозиды в неспециализированных тканях тела.

#### ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ГЛИКОЗИДОВ

Распространенное представление о важной роли гликозидов голотурий и морских звезд в защите от хищников в значительной мере опирается на информацию, содержащуюся в капитальной сводке Л. Хаймена

<sup>1</sup> За исключением единичных случаев наличия у морских звезд (например, *Aspithaster planci*) железистого интегумента, вырабатывающего токсины белковой природы.

(Нутан, 1955), о небольшом количестве врагов у этих животных. Однако эти сведения к настоящему времени во многом устарели. Заметим, что получение данных о смертности иглокожих крайне сложная задача, поскольку трупы этих животных на дне и в желудках хищников чрезвычайно быстро дезинтегрируются. Тем не менее в последние годы благодаря развитию подводных методов исследований данные о врагах иглокожих значительно пополнились.

Показано, что морские звезды подвергаются нападению многих хищников, в первую очередь других видов морских звезд; распространен среди них и каннибализм (Jangoux, 1982). В умеренных водах многие виды звезд поедаются рыбами; на мелководье, кроме того, птицами и млекопитающими. Например, *Asterias amurensis* является обычной пищей камчатского «краба» *Paralithodes camtschatica*, использующего звезд прежде всего как источник извести.

Много врагов и у голотурий. Их поедают некоторые брюхоногие моллюски, ракообразные, рыбы и другие животные. Некоторые виды голотурий служат облигатной пищей ряда хищников, прежде всего морских звезд (Birkeland et al., 1982). По нашим наблюдениям, морская звезда *A. amurensis* успешно нападает на голотурию *Stichopus japonicus* с поврежденными покровами тела.

Токсичность гликозидов голотурий и морских звезд для различных животных, в том числе позвоночных, хорошо установлена. опыты по поедаемости различных органов и тканей голотурий рыбами показывают, что токсичность может играть определенную роль в защите от хищников, в частности рыб. Однако такое химическое «оружие» не слишком эффективно.

Наблюдения показывают, что химические средства обороны не играют у рассматриваемых организмов ведущей роли. Так, *Acanthaster planci* — один из наиболее хорошо химически защищенных видов морских звезд, поскольку содержит помимо «обычных» астеросапонинов также и белковые токсины. Однако на акантастера нападают гигантская гастропода *Chagonia tritonis*, полихеты, креветки, морские ежи, рыбы. В Панаме отмечено (Glynn, 1984) 12 видов животных, поедающих живых или мертвых акантастеров (следует иметь в виду, что гликозиды весьма стабильны и долго сохраняются при разложении тканей). При нападении гастроподы *Tonna perdrix* на голотурий (5 видов) 2 вида — *Stichopus chilogotus* и *S. hoggens* защиту осуществляли не при помощи использования гликозидов, а отбрасыванием участка покровов тела, захваченного хищником (Korpp, 1982).

Таким образом, если гликозиды иглокожих в некоторых случаях и способствуют снижению интенсивности выедания этих животных хищниками, эта функция не может быть первичной и тем более единственной; несомненно, указанные химические соединения полифункциональны. Такая полифункциональность выгодна для организма, поскольку снижает «метаболическую цену» синтеза вторичных метаболитов (Харборн, 1985). К сожалению, сведения о физиологической роли гликозидов пока отрывочны и в некоторых случаях противоречивы (Burnell, ArSimpson, 1983; Еляков, Стоник, 1986), и потребуются еще значительные усилия исследователей для выяснения этого вопроса.

Более обоснованы сведения о «внешней» роли этих соединений.

На основании анализа имеющихся данных наиболее достоверно участие гликозидов в качестве репеллентов и ингибиторов в аллелопатических отношениях; иглокожие являются активным звеном. Важнейшей функцией гликозидов в таком случае может служить защита поверхности тела от оседания личинок седентарного макробентоса и покровов тела и внутренних органов от заселения микроорганизмами. Ряд морфологических особенностей делает иглокожих очень удобными для заселения различными организмами, воздействие которых «...может иметь более значительное селективное влияние на них (иглокожих), чем хищничество крупных беспозвоночных и позвоночных» (Davenport, 1966, с. 146).



Хорошо известны сильные антифунгальные свойства гликозидов, особенно тритерпеновых (Burnell, ArSimon, 1983). Предотвращение заселения личинками и микроорганизмами поверхности тела для таких малоподвижных животных, как иглокожие, весьма важно. Особенно существенна эта проблема для голотурий, которые не располагают механическими средствами защиты поверхности тела, подобными педицилляриям морских ежей, и некоторых морских звезд. Тем не менее кожа даже у представителей неподвижных видов, таких, как *Siscimagia japonica*, всегда совершенно свободна от обрастания; в то же время тело близких по экологии и строению гликозидов голотурий рода *Psolus*, покрытое известковыми пластинками, в большинстве случаев интенсивно обрастает.

Не менее серьезна для этих животных необходимость защиты поверхности тела и внутренних органов от посторонних организмов. Следует иметь в виду, что целомическая жидкость иглокожих по составу мало отличается от морской воды; у морских звезд амбулакральная система сообщается с внешней средой через мадрепорит, у голотурий мадрепорит не открывается наружу, но полость тела отделяется от окружающей воды только тонкой стенкой водных легких.

Представляется важной проблема активной коммуникации беспозвоночных животных при функционировании водных сообществ (Зеликман, 1982). У иглокожих, которые лишены возможности использовать оптические и акустические каналы сигнализации, особое значение при организации внутри- и межвидовых отношений имеет хеморецепторный тип коммуникации. Химические сигнальные вещества иглокожих изучены пока очень слабо, однако имеются сведения, что в передаче информации могут участвовать гликозиды. Так, показано, что химическим агентом, обуславливающим видоспецифичную «реакцию избегания» морских звезд брюхоногими моллюсками, играющую большую роль в регулировании отношений хищник — жертва, выполняют астеросапонины (Burnell, ArSimon, 1983). Гликозиды голотурий могут выполнять по меньшей мере роль таксономических «маркеров», воспринимаемых некоторыми организмами, о чем свидетельствует соответствие видового состава паразитических копепод, зарегистрированных в родах *Holothuria*, *Bohadschia*, *Pearsonothuria* и *Actinopryga* (Humes, 1980), распределению гликозидов разного химического строения.

Очень важна роль некоторых соединений как хеморегуляторов внутривидовых отношений животных (Остроумов, 1986). Одна из наиболее значимых функций выделяемых гидробионтами в воду сигнальных веществ — регуляция процесса размножения. У голотурий известно своеобразное нерестовое поведение, названное В. Н. Беклемишевым псевдокопуляцией; оно документально прослежено, например, у *Stichopus japonicus*. Сходное поведение — образование плотных групп нерестующих особей — недавно показано у морских звезд *Asterias amurensis*. Учитывая отмеченную у ряда видов голотурий и звезд повышенную концентрацию гликозидов в гонадах в период нереста, вполне оправдана возможность выделения их в воду и осуществление сигнальной функции для агрегирования особей. Заметим, что у морских ежей, у которых гликозиды отсутствуют, хотя и происходит синхронизация нереста у особей на одном участке, однако сближения, тем более попарного, нерестующих особей не отмечалось.

Показано (Анисимов, Чирва, 1980), что эмбрионы морских ежей значительно более чувствительны к стихопозиду, чем эмбрионы *S. japonicus*. Однако сделанный на основании этого вывод о специфической функции гликозидов голотурий, заключающейся в подавлении размножения «конкурирующей группы» — морских ежей, несомненно, результат недоразумения. Нет никаких оснований считать, что голотурии и правильные морские ежи, которые занимают совершенно разные экологические ниши, могут быть конкурентами в какой-либо области. Предположение упомянутых авторов о том, что погибшие эмбрионы морских ежей «...могут составлять основу питания голотурий» (с. 354) совершен-

но фантастично. В последующих работах (Аминин и др., 1986) было выяснено, что яйца и эмбрионы *S. japonicus* устойчивы не только к сти-хопозиду, но и к другим тритерпеновым и стероидным гликозидам, в том числе и наземных растений.

### О ПРОИСХОЖДЕНИИ ТОКСИЧНОСТИ ИГЛОКОЖИХ

Дж. Бакус, последовательно развивающий гипотезу экологической обусловленности возникновения токсичности тропических морских беспозвоночных, полагает, что выработка гликозидов была «эволюционным ответом» голотурий на выедание рыбами (Bakus, 1968, 1981, и др.). Однако его гипотеза не объясняет, почему виды голотурий, различающиеся по образу жизни и, следовательно, заведомо подвергающиеся разному прессу хищных рыб, обладают одинаковой «химической защитой» — сходным набором гликозидов. Тем более не согласуется с ней наличие у облигатно криптичных (особенно, закапывающихся) видов, вообще не сталкивающихся с рыбами, гликозидов того же состава, что и у открыто живущих голотурий. Методика определения токсичности, используемая Бакусом (добавление в сосуд с рыбами этанольных экстрактов тканей и кормление рыб кусочками тканей), не позволяет получить информацию об обусловленности токсичности присутствием гликозидов; поэтому выводы автора, касающиеся роли этих химических соединений, лишены оснований.

Роль хищничества в становлении токсичности иглокожих не согласуется и с филогенетическими данными. Гликозиды самых разных представителей *Asteroidea* и *Holothurioidea* имеют сходную биологическую активность; какого-либо роста токсичности в эволюционно продвинутых таксонах иглокожих не зарегистрировано. Гликозиды примитивных морских звезд, например архаичного семейства *Luididae*, известного со среднего ордовика, по структуре и активности принципиально не отличаются от гликозидов высокоорганизованных *Asteriidae* (Левина и др., 1977). Это же справедливо и для примитивных и продвинутых групп голотурий.

То, что химическое сходство голотурий и морских звезд по составу гликозидов не случайно, подтверждается и сходством состава свободных стеринов: они содержат  $\Delta^7$  стеринны, тогда как прочие иглокожие —  $\Delta^5$  стеринны; стеринны же играют ведущую роль в предохранении организма голотурий и морских звезд от отравления собственными гликозидами (Burnell, ApSimon, 1983).

Поскольку независимое появление близких по строению химических соединений в двух классах одного типа представляется совершенно невероятным, остается заключить, что морские звезды и голотурии «приобрели» гликозиды на очень ранней стадии филогенетической истории, по-видимому, на общем для этих групп животных ее этапе. Настоящие морские звезды известны по крайней мере с раннего ордовика, голотурии достоверно известны со среднего ордовика. Первые же рыбы появились в силуре, спустя не менее 80—100 млн. лет; таким образом, их никак нельзя признать «ответственными» за выработку иглокожими токсичных гликозидов.

По современным представлениям (Уголев и др., 1983), в процессе биохимического и функционального филогенеза может происходить изменение значимости тех или иных функциональных эффектов соответствующих органов и клеток. При этом, если какое-либо химическое соединение выполняет и внешние для организма, и внутренние функции, то первичными будут первые. Можно допустить, что морские звезды и голотурии, приобретая на очень раннем этапе филогенеза гликозиды для защиты поверхности тела и внутренних органов от микроорганизмов и личинок крупных животных, в дальнейшем в некоторых группах включили их в некоторые физиологические процессы. Ихтиотоксичность гликозидов и тем более их токсичность для млекопитающих, как нам представляется — «счастливая случайность», обусловленная глубокими био-

логическими причинами — мембраны клеток не только беспозвоночных, но и высших животных содержат  $\Delta^5$  стериды, и взаимодействие гликозидов с последними приводит к нарушению структурно-функциональных свойств мембран у всех этих организмов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Анисимов М. М., Чирва В. Я. О биологической роли тритерпеновых гликозидов//Успехи соврем. биологии. 1980. Вып. 3. № 6. С. 351—364.
- Аминин Д. Л., Анисимов М. М., Мокрецова Н. Д., Стригина Л. И., Левина Э. В. Влияние тритерпеновых и стероидных гликозидов на овоциты, яйца и эмбрионы голотурии *Stichopus japonicus* и морского ежа *Strongylocentrotus purpuratus*//Биол. моря. 1986. № 3. С. 49—52.
- Зеликман Э. А. Коммуникация у водных беспозвоночных как фактор структурирования пространства и регуляции численности//Системные исследования. Методологические проблемы. Ежегодник. 1982. М.: ВНИИ системных исследований. 1982. С. 339.
- Еляков Г. Б., Стоник В. А. Терпеноиды морских организмов. М.: Наука, 1986. 271 с.
- Левин В. С., Калинин В. И., Стоник В. А. Опыт использования химических признаков при пересмотре таксономического статуса голотурии *Bohadschia graeffei* с выделением нового рода//Биол. моря. 1984. № 3. С. 33—38.
- Левин В. С., Калинин В. И., Мальцев И. И., Стоник В. А. Строение тритерпеновых гликозидов и систематика щитовиднощупальцевых голотурий//Биол. моря. 1985. № 2.
- Левина Э. В., Капустина И. И., Левин В. С. Сравнительное изучение стероидных гликозидов морских звезд//Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1977. С. 36—37.
- Орлов Б. Н., Гелашвили Д. Б. Зоотоксикология (ядовитые животные и их яды). М.: Высш. шк., 1985. 280 с.
- Остроумов С. А. Введение в биохимическую экологию. М.: Изд-во МГУ, 1986. 176 с.
- Уголев А. М., Иезуитова Н. Н., Цветкова В. А. Эволюционная физиология пищеварения//Эволюционная физиология. Л.: Наука, 1983. Ч. 2. С. 301—370.
- Харборн Дж. Введение в экологическую биохимию. М.: Мир, 1985. 311 с.
- Bakus G. J. Defensive mechanisms and ecology of some tropical holothurians//Mar. Biol. 1968. V. 2. № 1. P. 23—32.
- Bakus G. J. Chemical defense mechanisms on the Great Barrier Reef, Australia//Science. 1981. V. 211. P. 497—499.
- Birkeland Ch., Dayton P. K., Engstrom N. A. A stable system of predation on a holothurian by four asteroids and their top predator//Papers from the Echinoderm conference. Sydney: Austral. Mus., 1982. Mem. 16. P. 175—189.
- Burnell D. J., ApSimon J. W. Echinoderm saponins//Marine natural products: Chemical and biological perspective. V. 5. N. Y.: Acad. Press, 1983. P. 287—390.
- Davenport D. Echinoderms and the control of behavior in associations//Physiology of Echinodermata/Ed. R. A. Boalch. N. Y. a. c.: Wiley Intersci., 1966. P. 145—156.
- Endean R. The Cuvierian tubules of *Holothuria leucospilota*//Quart. J. Microscop. Sci. 1957. V. 98. Pt 4. P. 455—472.
- Glynn P. W. An aphinomid worm predator of the crown-of-thorns sea star and general predation on asteroids in eastern and western Pacific coral reefs//Bull. Mar. Sci. 1984. V. 35. № 1. P. 54—71.
- Humes A. G. A review of the copepods associated with Holothurians, including new species from the Indo-Pacific//Beaufortia. 1980. V. 30. № 4. P. 31—123.
- Hyman L. H. The invertebrates. IV. Echinodermata. N. Y.: McGraw-Hill, 1955. 763 p.
- Jangoux M. Food and feeding mechanisms: Asterozoa. Rotterdam: A. A. Balkema, 1982.
- Kropp R. K. Responses of five holothurian species to attacks by a predatory gastropod, *Tonna perdrax*//Pacif. Sci. 1982. V. 36. № 4. P. 445—452.
- Mosher C. Observations on evisceration and visceral regeneration in the sea-cucumber, *Actinopyga agassizi* Selenka//Zoologica: New York Zoolog. Soc. 1956. V. 41. № 4.
- Pawson D. L., Caycedo I. E. *Holothuria* (*Thymiosycia*) *thomasi* new species, a large Caribbean coral reef inhabiting sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea)//Bull. Mar. Sci. 1980. V. 30. № 2. P. 454—459.

Институт биологии моря  
ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Поступила в редакцию  
15.II.1987

## ON BIOLOGICAL ROLE AND ORIGIN OF ECHINODERM TOXIC GLYCOSIDES

V. S. LEVIN

*Institute of Marine Biology, the Far Eastern Branch,  
USSR Academy of Sciences, Vladivostok*

The analysis of published data demonstrates that cuvier organs of sea-cucumbers do not defend these animals against predators, and, hence, they cannot be considered as venomous animals. The defensive function of echinoderm glycosides is not very pronounced, whereas they play part in preserving body and the surface of inner organs against microorganisms and macrobenthic larvae.