

ХИМИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА ОТ РЫБ У ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

КАСУМЯН А.О.⁽¹⁾, ИСАЕВА О.М.⁽²⁾, ТИНЬКОВА Т.В.⁽¹⁾, ОАНЬ Л.Т.К.⁽³⁾, ХА В.Т.⁽³⁾

1. ВВЕДЕНИЕ

В наземных и водных сообществах многие животные и растения используют для защиты от хищников разнообразные морфологические, поведенческие и иные адаптации, в том числе химические способы защиты, основанные на действии веществ, обладающих репеллентным запахом, токсичностью, способностью вызывать физиологические сбои у консументов или придавать жертвам отталкивающие вкусовые качества. Организмы могут накапливать один из типов защитных веществ, либо одновременно несколько, причем в разных комбинациях. В настоящее время во многих странах мира большое внимание уделяется исследованиям химической регуляции внутри и межвидовых взаимодействий между водными организмами, роли и значению этих связей в функционировании сообществ. Не менее важным является прикладной аспект таких работ, направленных на поиск новых биологически активных веществ и лекарственных средств, в том числе противораковых.

Особый интерес для исследований в области морской химической экологии представляют тропические прибрежные морские сообщества, характеризующиеся крайне высоким разнообразием и структурной сложностью. Распространенным здесь способом химической защиты является вкусовая детеррентность - обладание неприятным или отталкивающим вкусом. Такими свойствами характеризуются представители различных групп морских организмов. Считается, что именно детеррентность является основным фактором эволюционного развития химической защиты у водных организмов. Детеррентные вещества вызывают релизерный (мгновенный) ответ у хищника, что приводит к формированию ассоциации со зрительным, запаховым или иным образом жертвы [1]. Схватывание и удержание в ротовой полости такой жертвы обычно не является фатальным для нее и для хищника и после отвергания они сохраняют жизнеспособность.

Залив Nha Trang является одним из центров биоразнообразия в Юго-Восточной Азии и тропической зоне Тихого океана [2]. Находящиеся здесь коралловые рифы населяют многочисленные виды, принадлежащие к разным крупным таксонам растений и беспозвоночных и позвоночных животных. Сложные трофические и иные связи между видами обеспечивают стабильность и длительное существование экосистем коралловых рифов. Необходимость сохранения и восстановления этих уникальных экосистем, быстро деградирующих в последние годы [7], невозможно без точных знаний о взаимодействии и сосуществовании обитающих здесь организмов, в том числе о механизмах, обеспечивающих снижение пищевой конкуренции и уход из-под пресса хищников.

Целью работ, которые проводятся в Приморском отделении Тропцентра начиная с 2012 года, является исследование химических защитных адаптаций у организмов, населяющих коралловые рифы залива Nha Trang. В число основных задач, которые решались в эти годы, входило выяснение распространенности среди обитающих здесь животных и растений химической защиты от хищников (рыб) с помощью природных вкусовых детеррентов. Предстояло понять также насколько эффективными и универсальными могут быть такие вещества, наблюдается ли связь между детеррентностью и образом жизни и другими особенностями биологии потенциальных жертв, наличием у них предупреждающей (апосематической) окраски, существует ли географическая вариабельность детеррентности и ряд других вопросов, важных для понимания механизмов химической защиты.

2. МЕТОД И МАТЕРИАЛЫ

Тестированию вкусовых качеств для рыб подвергнуты 79 видов растений и животных, собранных на коралловых рифах бухты Dam Bay, залив Nha Trang) и в прилегающих участках Bien Dong. Для приготовления экстрактов использовались живые или свежемороженые организмы (хранение при -18°C не более 10 суток). Материал гомогенизировали в небольшом количестве воды и центрифугировали при 4000÷8000 об/мин в течение 15 мин на центрифуге с охлаждением “Eppendorf Centrifuge 5430 R” (радиус ротора 10 см, температура 3°C). Супернатант (5 мл) добавляли к горячему раствору агар-агара, в полученную смесь вносили водный раствор красного красителя Ронсеау 4R, перемешивали и заливали в чашку Петри. Концентрация агар-агара в геле составляла 2%, красителя - 5 мМ, экстрактов - 300 мг/мл (для большинства организмов). Экстракты и растворы агар-агара готовили на морской воде. Гель хранили при температуре +5°C не более 3-х суток, вырезанные из геля цилиндрические гранулы имели диаметр 2 мм и длину 4 мм. Контрольные гранулы вырезали из геля, содержащего только краситель.

Опыты выполнены на 7 видах рыб, относящихся к семейству помацентровых (Pomacentridae) - *Abudefduf vaigiensis* (12÷13 см), *Abudefduf sexfasciatus* (9÷11 см), *Neoglyphidodon melas* (10÷12 см), *Amphiprion polymnus* (10,5 см), губановых (Labridae) - *Thalassoma lunare* (10,6 см), *Thalassoma hardwickii* (12 см) и голоцентровых (Holocentridae) - *Myripristis hexagonus* (11,2 см). Рыб для опытов отловливали сетными орудиями лова на коралловых рифах, доставляли в лабораторию и рассаживали по одиночке в стандартные аквариумы (15 л) с небольшим протоком воды. Воду аэрировали с помощью микрокомпрессоров, грунт в аквариумах отсутствовал. Температура воды была $29 \pm 1^\circ\text{C}$.

До начала экспериментов рыб обучали схватывать гранулы, подаваемые поштучно. Для этого использовали гранулы, содержащие экстракт креветки *Litopenaeus vannamei*. После обучения, занимавшего 1÷3 дня, приступали к проведению опытов, в каждом из которых в аквариум вносили одну агар-агаровую гранулу и отмечали ее потребление или отвергание рыбой после схватывания. В отдельных сериях опытов регистрировали также число схватываний гранулы рыбой в ходе опыта и длительность удержания гранулы во рту. Если гранула не схватывалась в течение 2 мин или потребление гранулы нельзя было определить из-за образования многочисленных мелких фрагментов, опыт не учитывали. Несъеденную гранулу или ее фрагменты из аквариума удаляли. Гранулы, отличающиеся по составу, подавали рыбам в случайном порядке с интервалом 10÷15 мин.

Ежедневно после окончания опытов рыб кормили очищенной креветкой. Для сравнения вкусовых ответов разных видов рыб использовали индекс вкусовой привлекательности. Статистический анализ выполнен с использованием критерий χ^2 .

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основная часть исследования выполнена на *A. vaigiensis*, обычной для коралловых рифов. Для этой рыбы определена вкусовая привлекательность 69 из 79 видов животных и растений, подвергшихся тестированию. В их число входят губки (5 видов), кораллы (8 видов), полихеты (4 вида), брюхоногие, голожаберные и двустворчатые моллюски (2, 8 и 4 вида), ракообразные (6 видов), иглокожие (17 видов), асцидии (1 вид), зеленые, бурые и красные водоросли (3, 4 и 1 вид), рыбы (3 вида) и симбионты морских лилий (6 видов) и некоторые другие организмы. Выяснено, что для *A. vaigiensis* отталкивающим вкусом обладают 27 видов (39%), привлекательным и индифферентным вкусом соответственно 20 (29%) и 22 (32%) вида. Если не учитывать симбионтов морских лилий - специфическую группу организмов, то доля видов с детеррентными и индифферентными вкусовыми качествами возрастает до 43% и 33%, с привлекательным вкусом снижается до 24% [5].

Детеррентными свойствами обладают все мягкие кораллы (5 видов) и асцидия, большинство голотурий (3 вида из 4), морских лилий (7 видов из 8), голожаберных моллюсков (5 видов из 8), многие из морских звезд (2 вида из 4) и губок (2 вида из 5). Отталкивающий вкус некоторых из них настолько сильный, что подопытные *A. vaigiensis* практически сразу же отказываются от потребления гранул, содержащих экстракт таких организмов, и повторных попыток схватывать гранулы не совершают. Полное (100%) или почти полное блокирование питания (отвергание >90% гранул) вызывают экстракты губок *Clathria reinwardti* и *Axinyssa* sp., мягких кораллов *Sinularia flexibilis*, *Sarcophyton ehrenbergi*, *Paralemnalia* sp. и *Dendronephthya* sp. голожаберных моллюсков *Chromodoris reticulate* и *Hypselodoris apolegma*, голотурий *Pseudocolochirus violaceus*, *Holothuria atra* и *Colochirus robustus*, морских лилий *Comanthus parvicirrus*, *Stephanometra indica* и *Cenometra bella*, морских

звезд *Fromia milleporella* и *Fromia monilis*. Высоко привлекательным вкусом для абудефдуфа (потребление >90% гранул) обладают полихеты *Perinereis nuntia* var. *brevicirris* и *Nereis* sp., креветка *Litopenaeus vannamei*, брюхоногий моллюск *Halotis asinine* (нога).

Таким образом, биоразнообразие животных с отталкивающими вкусовыми свойствами в биоценозах коралловых рифов высокое, а детеррентность в этих сообществах представляет собой распространенную защитную адаптацию. Следует считать, что роль натуральных детеррентов как регуляторов трофических отношений между организмами, населяющими коралловые рифы, намного заметнее, чем это считалось ранее.

Зависимость уровня детеррентности от образа жизни жертв исследована авторами на примере морских лилий. Согласно высказываемым предположениям приобретение морским лилиям отталкивающего вкуса было основным фактором, позволившим сохраниться этим уязвимым животным после освоения и расцвета в прибрежных биотопах костистых рыб (кайнозой) [3]. Было известно, что некоторые морские лилии имеют отталкивающий вкус для рыб и что морские лилии, обитающие на открытой поверхности и доступные для хищников, обладают более выраженной детеррентностью, чем скрытноживущие [4]. работы авторов подтвердили накопление лилиями аверсивных вкусовых веществ. Однако очевидной связи между образом жизни лилий и их детеррентностью обнаружено не было. Так, вопреки ожиданиям, наиболее «съедобными» для *A. vaigiensis* оказались 2 открытоживущие морские лилии - *C. nobilis* и *C. alternans*, а в группу с отталкивающим вкусом, вошли, как открытоживущие *O. pinguis*, *H. robustipinna* и *C. bella*, так и оба криптобионтных вида, *C. gisleni* и *C. parvicirrus* и, ночной вид *S. indica* (рис. 1). Интересно, что максимальной детеррентностью обладает криптобионт *C. parvicirrus*, скрывающийся в светлое время суток в расщелинах на боковых поверхностях кораллов и камней. Яркоокрашенные руки этой лилии остаются вне укрытия, их сильный отталкивающий вкус может быть эффективной преградой для рыб. В эту группу входит и *C. bella* - небольшая по размерам морская лилия, обитающая на вершинах колоний горгониевых кораллов. Присущая ей высокая детеррентность несомненно защищает эту легко доступную морскую лилию от потребления рыбами. Очевидно, что морские лилии способны выживать в природе не только благодаря детеррентности, но и за счет других защитных адаптаций. Ими могут быть форма, компактность, густота и размер фильтрационного веера (кроны), образуемого руками и пиннулами, повышенная жесткость наружного скелета, присутствие твердых шипов, колючек и выростов, накопление токсинов и веществ раздражающего или репеллентного действия, способность к перемещениям и к аутотомии. Чтобы понять в какой мере разные виды лилий обладают этими адаптациями, включая детеррентность, и каков вклад каждого из защитных механизмов в обеспечении выживания морских лилий в биотопах с высоким прессом хищников требуются дальнейших исследований [6].

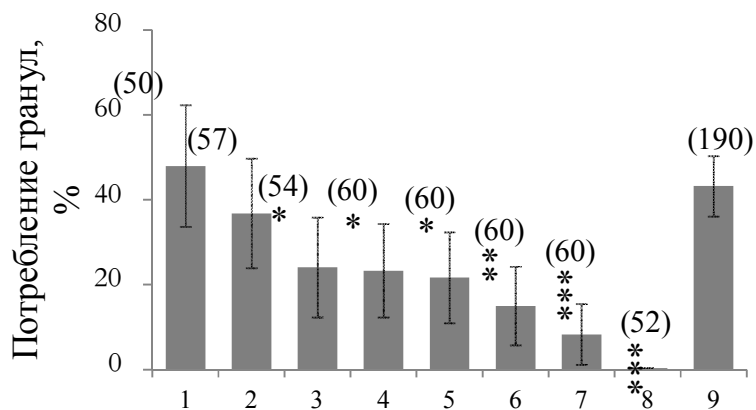


Рис. 1. Вкусовая привлекательность ($M \pm m$) для абудефдуфа *Abudefduf vaigiensis* агар-агаровых гранул, содержащих водный экстракт дистальной части рук морских лилий (300 г/л): 1- *Comaster nobilis*; 2 - *Comanthus alternans*; 3 - *Oxycomanthus pinguis*; 4 - *Stephanometra indica*; 5 - *Comanthus gislensii*; 6 - *Himerometra robustipinna*; 7 - *Cenometra bella*; 8 - *Comanthus parvicirrus*; 9 - контроль. *, ** и *** - достоверность отличий относительно контроля $p < 0,05$, $p < 0,01$ и $p < 0,001$. В скобках указано число опытов.

Несомненно, что наличие и степень химической защищенности у животных определяется их образом жизни. Сравнение вкусовых качеств двух видов голотурий, *Holothuria atra* и *H. leucospilota*, выполненное авторами на примере амфиприона *Amphiprion polymnus*, обнаружило существенные различия между этими близкородственными видами. Живущая на открытом песчаном дне *H. atra* была крайне неприятна по вкусу для амфиприона, тогда как вкус *H. leucospilota*, предпочитающей скрываться среди крупным камней или обломков скал, был для нейтральным. Другим примером может быть разная вкусовая привлекательность для абудефдуфа *A. vaigiensis* мягких и твердых кораллов - все 5 видов мягких кораллов имели отталкивающий вкус, а все 3 вида твердых кораллов - нейтральный. Среди хорошо защищенных от многих рыб животных, таких как двустворчатые и брюхоногие моллюски, обладающие отталкивающим для рыб вкусом, встречаются крайне редко.

Попытка оценить связь между детергентностью жертв и наличием у них предупреждающей окраски была выполнена на примере голожаберных моллюсков. Выяснено, что многие из ярко-окрашенных моллюсков имеют неприятный для *A. vaigiensis* вкус - *Chromodoris reticulata*, *Hypselodoris apolegma*, *Phyllidiella pustulosa*, *Phyllidia varicose*. Однако такими же качествами обладает менее яркий *Ceratosoma trilobatum*, тогда как вкусовые качества *Chromodoris michaeli*, хорошо заметного благодаря контрастным пятнам, для абудефдуфа нейтральные, как и у малозаметных *Discodoris boholiensis* и *Halgerda willey*. Эти результаты не позволяют утверждать наличие хорошо выраженной связи между детергентностью и апосематической окраской, как это наблюдается у многих ядовитых или жалящих животных.

Географическая вариабельность детеррентности была исследована на примере другой помацентровой рыбы - амфиприоне *Amphiprion polymnus*. Тестированию были подвергнуты голотурия *H. atra* и морские звезды *Linckia laevigata* и *Culcita novaeguineae*, отловленные в разных прибрежных районах mien Trung и mien Nam Viet Nam - Da Nang (16° 00' с.ш.), Nha Trang (12° 14' с.ш.), Mui Ne (10° 56' с.ш.), и Con Dao (8° 42' с.ш.). Прямое расстояние между крайними точками сбора материала (Da Nang - Con Dao) составляет около 1000 км. Установлено, что животные из географически удаленных районов обладают сходной вкусовой привлекательностью для амфиприона. Вкус голотурии *H. atra*, собранной в бухте Nha Trang, в районе Phan Thiet и островов Con Dao им был одинаково неприятен для амфиприона. Рыбы в большинстве опытов мгновенно выбрасывали схваченные гранулы с экстрактом голотурии, значимые отличия между ответами амфиприона на экстракт голотурий разных районов не выявлены ($p > 0.05$). Аналогичные результаты были получены при тестировании вкусовой привлекательности морских звезд *Linckia laevigata* и *Culcita novaeguineae* (3 локальности - Da Nang, Nha Trang, Con Dao). Вкус обеих видов морских звезд из Nha Trang и Con Dao был для амфиприона нейтральным, и слабо привлекательным из Da Nang- наиболее северной точке сбора. Возможно, это указывает на существование географической зональности, но для ее подтверждения необходимы сравнительные исследования животных из более удаленных районов.

Детеррентные вещества, используемые животными для химической защиты, отличаются по своей эффективности. У некоторых животных накапливаемые ими вещества обладают сильным и универсальным действием на рыб. Важный вывод о межвидовой универсальности природных вкусовых детеррентов следует из сравнения вкусовых качеств одних и тех же жертв для разных видов рыб. Например, голотурия *H. atra* крайне непривлекательна по вкусу для всех исследованных помацентровых рыб - *A. vaigiensis*, *A. sexfasciatus*, *Amphiprion polymnus*, *Neoglyphidodon melas*. Морская звезда *Fromia milliporella* имеет крайне неприятных вкус для большинства использованных для тестирования видов рыб - *A. vaigiensis*, *A. sexfasciatus*, *Amphiprion polymnus*, *Thalassoma lunare*, *T. hardwickii*, *Myripristis hexagonus*. И только у *Neoglyphidodon melas* отношение к вкусу этой звезды нейтральное (рис. 2). Близкие результаты получены нами при сравнении вкусовой детеррентности веществ, содержащихся в коже серой жабы *Bufo bufo*. Их крайне высокая эффективность подтверждена для 12 видов морских и пресноводных видов рыб разных континентов и географических зон (в печати).

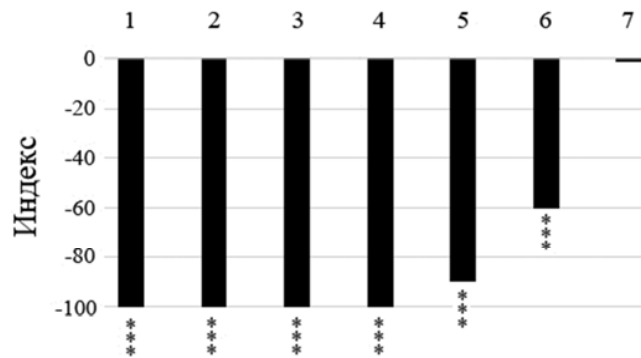


Рис. 2. Индекс вкусовой привлекательности водного экстракта морской звезды *Fromia milliporella* (300 г/л) для рыб коралловых рифов: 1 - *Thalassoma lunare*; 2 - *T. hardwickii*, *Myripristis hexagonus*; 3 - *Abudefduf vaigiensis*; 4 - *Myripristis hexagonus*; 5 - *Abudefduf sexfasciatus*; 6 - *Amphiprion polymnus*; 7 - *Neoglyphidodon melas*. *, ** и *** - достоверность отличий относительно контроля $p < 0,05$, $p < 0,01$ и $p < 0,001$.

Универсальность вкусовых детергентов по-видимому прямо связана с эффективностью этих веществ. Так, морская звезда *Linckia laevigata* имеет неприятный вкус только для *A. sexfasciatus*, а для других помацентровых рыб - *A. vaigiensis*, *N. melas* и *A. polymnus* вкус этой звезды безразличный. Вкус другой морской звезды - *Culcita novaeguineae* сильно детергентен для *A. sexfasciatus*, слабо детергентен для *N. melas*, безразличен для *A. vaigiensis* и привлекателен для *Amphiprion polymnus*. Разная эффективность природных детергентов свидетельствует о способности некоторых коралловых рыб преодолевать химическую защиту животных и растений.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Химическая защита, основанная на природных вкусовых детергентах, широко распространена в сообществах коралловых рифов Вьетнама. Такая защитная адаптация присуща различным группам организмов - губкам, иглокожим, моллюскам, асцидиям и др. Роль натуральных детергентов как регуляторов трофических отношений между организмами, населяющими коралловые рифы намного заметнее, чем это считалось ранее.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Long J.D., Hay M.E., *Fishes learn aversions to a nudibranch's chemical defense*, Mar. Ser. Progr. Ser., 2006, **307**:199-208
2. Nguyen L.V., Phan H.K., *Distribution and factors influencing on structure of reef fish communities in Nha Trang Bay Marine Protected Area, South-Central Vietnam*, Environ. Biol. Fishes, 2008, **82**:309-324.
3. McClintock J.B., Baker B.J., Baumiller T.K., Messing C.G., *Lack of chemical defense in two species of stalked crinoids: support for the predation hypothesis for Mesozoic bathymetric restriction*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1999, **232**:1-7.

4. Slattery M., *Bioactive compounds from echinoderms: ecological and evolutionary perspectives*, Echinoderms. Durham. L.G. Harris, S.A. Boettger, C.W. Walker, M.P. Lesser, CRC Press, Boca Raton FL, 2010, p.591-600.
5. Касумян А.О., Тинькова Т.В., *Распространение детеррентности как способа химической защиты у гидробионтов коралловых рифов Вьетнама*, ДАН, 2014, **454**(2):237-240.
6. Тинькова Т.В., Касумян А.О., Дгебуадзе П.Ю., Оань Л.Т.К., Бритаев Т.А., *Детеррентность морских лилий (Comatulida) Южного Вьетнама для помацентровой рыбы *Abudefduf vaigiensis**, ДАН, 2014, **456**(3):370-373.
7. Ткаченко К.С., *Экологический статус коралловых сообществ островной акватории залива Нячанг (Вьетнам)*, Экология, 2015, **5**:367-373.

TÓM TẮT

BẢO VỆ HÓA HỌC KHỎI CÁ Ở ĐỘNG, THỰC VẬT RẠN SAN HỒ VÙNG BIỂN PHÍA NAM VIỆT NAM

Thông qua các nghiên cứu hàng năm được thực hiện tại Chi nhánh Ven Biển, Trung tâm Nhiệt đới Việt - Nga từ năm 2012 đến nay, đã ghi nhận được hiện tượng ức chế vị giác phổ biến ở các động, thực vật rạn san hô như là một biện pháp bảo vệ hóa học khỏi cá. Đã tiến hành thử nghiệm gần 80 loài động, thực vật biển trên 7 loài cá thuộc các họ Pomacentridae, Labridae và Holocentridae. Nhiều loài hải sâm, sao biển, huệ biển và bọt biển có chứa chất ức chế. Vị trung tính đặc trưng cho phần lớn các loài tảo xanh, tảo nâu và tảo đỏ, trong khi vị hấp dẫn đặc trưng cho các loài cua, chân bụng, hai mảnh vỏ và giun nhiều tơ. Các loài cộng sinh trên huệ biển có vị hấp dẫn đối với cá, trong số chúng không tìm thấy loài nào tính chất ức chế vị giác với cá. Không phát hiện thấy sự bảo vệ hóa học có biến đổi mang tính địa lý (hải sâm và sao biển, Trung và Nam Việt Nam).

Từ khóa: Rạn san hô, bảo vệ hóa học, ức chế vị giác, động vật không xương sống, thực vật, cá.

Nhận bài ngày 24 tháng 9 năm 2017

Hoàn thiện ngày 28 tháng 10 năm 2017

⁽¹⁾ Московский государственный университет, биологический факультет

⁽²⁾ Камчатский государственный технический университет

⁽³⁾ Российско-Вьетнамский тропический центр, Приморское отделение