

УДК 593.3

## О ЦЕЛЕНТЕРИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ: ОБОСНОВАНИЕ И ОПИСАНИЕ НАДТИПА COELENTERATA (LEUCKART, 1847)

*Р.Н. Буруковский*

*Калининградский государственный технический университет,  
г. Калининград, 236022, Россия*

### Аннотация

Предлагается объединение в надтипе Coelenterata (Leuckart, 1847) трех типов низших беспозвоночных: Plathelminthes Schneider, 1873, Cnidaria (Leuckart, 1847) и Stenophora (Leuckart, 1847). Их представители имеют слепо замкнутый пищеварительный тракт, образующий гастроваскулярную систему, выполняющую, кроме пищеварения, функцию распределения питательных веществ. Рот расположен на заднем конце тела у всех представителей или у самых примитивных форм. Средствами нападения и защиты служат оформленные секреты специализированных клеток эктодермы, воспроизводимых за счет внешнего камбия энтодермального происхождения. У низших форм мускулатура образована эпителиально-мышечными клетками и служит для нападения на добычу и ее удержания. Роль локомоторных органов у мелких подвижных форм выполняют реснички мерцательного эпителия эктодермы.

Отталкиваясь от данного плана организации и одного из вариантов паренхимелльной (или фагоцителльной) гипотезы, можно следующим образом представить филогенез низших беспозвоночных. Их дивергенция на Pro- и Eumetazoa произошла на паренхимельном уровне организации в соответствии с принципом конкурентного исключения. Первые сохранили протозойный способ питания (микрофагию) и остались на паренхимельном уровне. Вторые перешли на макрофагию и активный образ жизни в придонных слоях воды. Это в результате физиологического разделения труда между клетками кинобласта и фагоцитобласта привело к появлению билатеральной симметрии и ацельного плана организации (класс Turbellaria из Plathelminthes). Они дали начало Cnidaria, завоевав дно, и Stenophora, завоевав пелагиаль. Это подход делает бессмысленным разделение животных на Bilateria и Radiata.

**Ключевые слова:** целентерические животные, гастроваскулярная система, эпителиально-мышечные клетки, оформленный секрет, внешний камбий

### Введение

*Посвящается памяти моих учителей  
Н.А. Ливанова и В.Л. Вагина*

Судьба некоторых таксонов причудлива не менее, чем иное человеческое бытие. Достаточно обратиться к классическому учебнику В.А. Догеля, по которому учились и продолжают учиться сегодня, и просмотреть несколько его изданий. Хороший пример – жгутиконосцы, которые с 3-го по 6-е издания были

в ранге класса Mastigophora в типе Protozoa [1, 2], в последнем, 7-м [3], они были в том же ранге, но назывались уже Sarcomastigophora. Однако за год до выхода этого последнего издания ранг жгутиконосцев возрос до типа [4]. И уже совсем недавно было показано, что жгутиконосцы – не таксономическая группа, а жизненная форма, объединяющая монадных простейших самого разного генезиса [5].

Та же история у типа Vermes. Вот цитата из книги Н.А. Ливанова [6, с. 87]: «Несомненно, что гребневики обладают кишечником целентерического строения, т. е. в виде мешка с одним отверстием, служащим как для введения пищи, так и для выведения непереваримых остатков. Однако если руководствоваться только этим, хотя и очень важным, признаком, было бы последовательным в тип кишечнополостных включить также низших представителей червей – плоских червей. Но разрывать эволюционный ряд типа Vermes, это значит культивировать искусственную систему. Поэтому более рационально выделить три независимых ветви целентерических животных, происходящих от гастрейных предков, в три независимых типа: тип Coelenterata, тип Stenophora и отчасти тип Vermes, что мы и сделаем».

Вся совокупность морфологических структур, характеризующих план организации червеобразного животного, на тот момент времени по своей значимости перевешивала факт наличия целентерического пищеварительного тракта, и обоснованность этого хорошо понимаешь, ретроспективно оценивая данную ситуацию. Однако сегодня тип Vermes обосновано канул в историческое небытие, а понятие «червеобразное животное» заняло свое место в экологии в качестве конкретной жизненной формы, так как основные черты организации такого животного закономерно возникают среди беспозвоночных (и даже позвоночных, например Reptilia Serpentes), перешедших к специализированному образу жизни (Phoronidea в типе Prosopygia, Caudofoveata в типе Mollusca, Holothuria Apoda в типе Echinodermata [6–8]). Поэтому логичным видится возвращение к идее, высказанной Н.А. Ливановым [6]. Целью настоящего сообщения явилось обобщение современных данных по клеточным, морфологическим и анатомическим структурам, общих для типов Cnidaria, Stenophora и Plathelminthes, описание диагноза надтипа Coelenterata (Leuckart, 1847) и филогенетических взаимоотношений внутри него.

### Эволюционно-морфологическое обоснование

Сравнение целентерических животных позволяет установить для них некую совокупность общих признаков. Часть из них встречается по отдельности и в других группах беспозвоночных. Но во всей их системной совокупности они присущи лишь обсуждаемым трем типам, хотя степень выраженности их различна. Это не мешает возникновению некой эволюционно-морфологической общности, им присущей.

Сюда относятся следующие морфоанатомические структуры.

#### 1. Целентерический кишечник.

Он действительно присущ только этим трем типам. Однако термин, перенятый нами у Н.А. Ливанова, как минимум, не полон и не точен. Нужно обязательно иметь в виду, что пищеварительная система целентерических животных по необходимости выполняет не только все функции, присущие любой пище-

варительной системе, но и еще одну, характерную только для целентерических животных. Это функция распределения питательных веществ. Только у животных, находящихся на том общем уровне развития, который характерен для целентерий, пищеварительная система может выполнять ее. Более точно пищеварительную систему было бы называть гастроваскулярной. Этот термин обычно используют для обозначения каналов, объединяющих в единую систему гастральные полости отдельных полипов – в колонии или каналы, отходящие от гастральной полости у *Cnidaria* или от полости желудка у *Stenophora*. Их роль для характеристики кишечнополостных как типа отмечал еще Р. Лейкарт – первооткрыватель типа *Coelenterata*, включивший этот признак в диагноз данного типа [10]. То усложнение гастральной полости, которое заслуживает названия гастроваскулярной системы, развивается не только у колониальных кишечнополостных или у медуз, но и у одиночных гидроидных полипов при увеличении их размеров. Так, Д.В. Наумов [9] описывает увеличение поверхности энтодермы у крупного полипа *Bonneviella enterovilosa*. У одного из крупнейших одиночных (солитарных) гидроидных полипов *Corymorpha groenlandica* (высота 10–12 см [9]) возникает настоящее подобие гастроваскулярной системы в виде серии периферических продольных каналов, соединенных с обширной полостью в проксимальной части стебелька [11, 12]. Во всех случаях возникновение этой системы как органа распределения продуктов пищеварения связано с увеличением размеров организма или колонии [12].

То же самое наблюдается у плоских червей. Многоветвистый кишечник, своими ветвями пронизывающий всю полость тела, развивается именно в тех группах турбеллярий, которые характеризуются крупными размерами (*Polycladida*, *Tricladida*) и, напротив, он неразвит, например, у мелких *Rhabdocoelida* [13, 14]. Это несомненный гомолог гастроваскулярной системы кишечнополостных и гребневиков и служит для той же цели. Функцию распределения у кишечника турбеллярий констатировали и цитированные выше авторы.

Исключением, подтверждающим общее правило, служат *Cestoda*. Они утратили пищеварительную систему, перейдя на потребление питательных веществ всей поверхностью тела. Это не отменило необходимости их распределения, и роль исчезнувшей гастроваскулярной системы играет протонефридий [15].

Принципиально важна здесь незамкнутость пищеварительной системы, хотя она и первична для этих беспозвоночных. Слепо замкнутый кишечник может возникать вторично также у других животных (некоторые иглокожие, замковые брахиоподы [6, 7]), однако во всех этих случаях пищеварительная система не выполняет функции распределения, поскольку для этого имеется целом или кровеносная система. Да и сама замкнутость ее даже у целентерических животных относительна. Нарушения этого правила наблюдаются во всех трех типах. В типе *Plathelminthes* формы с «анальными» отверстиями известны среди турбеллярий (прежде всего в группах, характеризующихся особенно сложно разветвленным кишечником, см., например, [14]) и среди трематод (например, *Jubilarium* spp. [16]). Соединение гастральной полости актиний с внешней средой посредством специальных пор тоже достаточно известно (см., например, [17]), как и анальные или полярные поры гребневиков [12, 18].

Следовательно, не просто наличие замкнутого кишечника, а *выполнение им функций гастроваскулярной системы* – действительно характернейший признак, позволяющий объединить эти три типа низших беспозвоночных в группу, которую можно назвать, вслед за Ливановым [6], целентерическими животными.

#### 2. Положение ротового отверстия на заднем конце тела.

Расположение ротового отверстия на заднем конце тела у Cnidaria и Stenophora общеизвестно [6, 10, 17, 19]. И факт передвижения гребневиков ротовым отверстием вперед не отменяет этого обстоятельства, равно как передвижение полихет из рода *Fabricia* задним концом вперед, а также наличие на их пигидиуме светочувствительных органов не делают его передним концом тела. У базовой группы Plathelminthes – класса Turbellaria – наблюдаются все переходы от заднего до переднего положения ротового отверстия, и на заднем конце тела оно локализовано у самых примитивных групп [6, 14]. Значит, данный признак является общим для обсуждаемых здесь типов.

#### 3. Органы защиты и нападения в виде оформленного внутриклеточного секрета.

Об этой особенности всех трех типов пишет Н.А. Ливанов [6, с. 87]: «Уже традиционным стало характеризовать эти три филогенетические ветви адаптивным признаком, бросающимся в глаза по его оригинальности, а именно: в качестве аппарата защиты и нападения у них функционируют оформленные секреты покровного эпителия. В этом выявляется особенно далеко идущая дифференцировка в пределах одной клетки, что у вышестоящих организмов обычно заменяется дифференцировками целых клеточных комплексов». У Cnidaria они представлены книдобластами с их сложно устроенными стрекательными капсулами, у Stenophora – не менее сложными коллобластами, у Plathelminthes (турбеллярии) – рабдитными клетками.

Несмотря на то что при некотором перекрывании функций (рабдиты – лишь средство защиты, коллобласты – средство захвата добычи, а книдобласты используются как для нападения, так и для защиты), они совершенно не сходны между собой, все они, действительно, представляют собой в той или иной степени оформленный внутриклеточный секрет. Кроме того, это обстоятельство свидетельствует о фундаментальной общности трех обсуждаемых типов – общности их морфогенетической базы стартового уровня. Признак того, что *эпидермис у указанных трех типов адаптируется еще не совсем как единая ткань, а как клеточный ансамбль, в котором разные функции покровов распределены между разными его членами на клеточном уровне*. Это отличает их от всех других настоящих многоклеточных.

#### 4. Эпителиально-мышечные клетки.

Наличие эпителиально-мышечных клеток у Cnidaria – факт настолько хрестоматийный, что особых подтверждений и ссылок не требует. Но эпителиально-мышечные клетки распространены достаточно широко и у турбеллярий (например, у Acoela, Catenulida, Lecithoepitheliata [14]). Правда, у многих групп турбеллярий эпителиально-мышечные элементы уже исчезают, уступая место сформированной мускулатуре из мышечных клеток (см. там же), но такое же явление – разделение покровных и сократительных функций между отдельными клеточными элементами, а затем и тканями – прослеживается и в разных

группах книдарий (например, у сифонофор среди Hydrozoa и отчасти у актиний среди Anthozoa [10]; у *Polypodium hydriforme* [20]). У Cubozoa же, например, присутствуют и те, и другие [17]. Наконец, у Stenophora разделение сократительных и покровных функций между разными клеточными элементами завершено полностью. Но у них уже появляются и элементы настоящей мезодермы [6, 10].

5. *Ресничный способ локомоции – с одной стороны, и использование мускулатуры прежде всего для добывания пищи – с другой.*

Этот довод привел В.В. Малахов [21], формулируя противопоставление подцарства Prometazoa (с типами Placozoa, Orthonectida, Dicyemida, Spongia) всем остальным настоящим многоклеточным животным. Действительно, все щупальцевые Stenophora полностью сохранили ресничный способ локомоции, а мускулатуру используют только для добывания пищи. У всех мелких турбеллярий тоже сохраняется ресничный способ локомоции. Отсутствие у книдарий ресничного способа локомоции во взрослом состоянии, вероятно, может быть еще одним подтверждением первичности полипоидной стадии жизненного цикла. Именно переход к сидячему образу жизни во взрослом состоянии привел к утрате ресничного способа локомоции, который, впрочем, все равно считают первичным для этой группы целентерических животных [19]. Передвижение медузоидной стадии с помощью сокращения велума, велария и (или) купола зонтика – явно вторичное явление. Книдарии сохранили ресничный способ передвижения лишь на стадии планулы (как рекапитуляцию ацельного уровня организации).

6. *Наличие внешнего камбия эпидермиса.*

Внешний камбий эпидермиса – достаточно яркая черта организации турбеллярий, базовой группы Plathelminthes. Подробный аналитический обзор литературных данных, а также собственные исследования о возобновлении покровов клетками паренхимы даны И.М. Дробышевой [22]. Среди прочего ею приводятся сведения о том, что у планарий формирование рабдит-содержащих клеток происходит в паренхиме. У эмбрионов и молодых экземпляров происходит миграция клеток, формирующих рабдиты, сквозь базальную мембрану в эпидермис. Уже у 15-дневных эмбрионов они составляют сплошной покровный слой.

Клетки эпидермиса Cnidaria имеют отдельный камбий для эпителиально-мускульных и специализированных клеток (железистых и стрекательных). У взрослых особей первые воспроизводятся за собственный счет, а вторые – благодаря интерстициальным клеткам [23]. У гидроидов рода *Obelia* формирование нематоцист (клеток, вырабатывающих стрекательные капсулы), в свою очередь, начинается еще на стадии паренхимулы в клетках, еще несущих желточные гранулы. Затем эти клетки, содержащие нематоцисты, мигрируют из энто- в эктодерму [23]. Следовательно, интерстициальные клетки книдарий имеют энтодермальное происхождение, и их можно с полным правом считать по происхождению внешним камбием специализированных клеток эктодермы, начинающим выселяться из энтодермы в эмбриогенезе, как и у турбеллярий, но закончившим этот процесс на значительно более ранней стадии эмбрионального развития, чем у них. Совпадение с тем, что известно для турбеллярий, не может быть случайным. Напротив, оно демонстрирует сходство достаточно высокого ранга. Еще более это сходство с турбелляриями подчеркивается тем, что

у Scyphozoa и Cubozoa функции интерстициальных клеток в течение всей их жизни выполняют амебоциты [17, 19].

Для гребневиков сведениями о камбии эпидермиса мы не располагаем.

К обсуждаемой нами проблеме можно полностью применить критерии, сформулированные Ю.В. Мамкаевым [24] при обосновании им типа Plathelminthes как эволюционно-морфологической системы. У нас нет никаких сомнений, что перечисленные нами выше признаки тоже вырисовывают некий контур граничных характеристик, которые можно назвать планом организации целентерических животных. Все перечисленные выше морфоанатомические структуры в наибольшем своем проявлении могут считаться плезиоморфными и в целом как бы пунктирно обрисовывают некое подобие предкового архетипа целентерического животного.

Мы считаем, что этого вполне достаточно для объединения типов Plathelminthes, Cnidaria и Stenophora в одну макротаксономическую группу надтипового ранга, которая не только подчеркивает реальное фундаментальное сходство между этими типами, но и достаточно четко обозначает границу между ними и остальными низшими беспозвоночными.

#### **Диагноз надтипа Coelenterata (Leuckart, 1847)**

Пищеварительный тракт, как правило, слепо замкнутый, образует гастроваскулярную систему той или иной степени сложности; кроме пищеварения всегда выполняет функцию распределения питательных веществ. Рот на заднем конце тела у всех представителей или же у самых примитивных форм. Средствами нападения или закоривания пищи, а также защиты служат оформленные секреты специализированных клеток эктодермы, которые воспроизводятся за счет внешнего камбия энтодермального происхождения. У низших форм мускулатура образована эпителиально-мускульными клетками и служит для нападения на добычу и ее удержания. Роль локомоторных органов у мелких подвижных форм выполняют реснички мерцательного эпителия эктодермы.

Свободноживущие, одиночные, колониальные; паразитические, донные сидячие, донные и придонные активно-подвижные; планктонные, макро- и мегаланктонные организмы. Обитают преимущественно в море, но также в пресных водах и на суше.

В надтип входят типы: Cnidaria (Leuckart, 1847), Stenophora (Leuckart, 1847), Plathelminthes Schneider, 1873.

#### **Филогенетические взаимоотношения внутри надтипа Coelenterata**

В задачи нашей работы не входит анализ и оценка большого количества исследований, посвященных построению схем филогенетических связей между крупными группами беспозвоночных. Причина «выведения за скобки» этой проблемы, несмотря на всю ее увлекательность и поучительность, состоит не только в том, что она требует слишком много места, но и в том, что в подобных исследованиях почти не обсуждаются какие-то новые факты, заставляющие пересмотреть былые концепции. Подобные обсуждения – более или менее удачные попытки переосмысления одних и тех же материалов на базе некоего

комплекса посылок и допущений, который с некоторыми оговорками можно было бы назвать аксиоматической базой каждого конкретного автора. В конечном итоге это всегда сводится к его взглядам на происхождение Metazoa и к ранжированию, исходя из этого, а также из других, часто априорных соображений. Отталкиваясь от этого, каждый автор оценивает эволюционную значимость тех или иных признаков или структур, их первичность или вторичность и т. п.

Мы несколько не заблуждаемся на свой собственный счет в этом отношении. Поэтому мы хотим сразу обозначить систему постулатов, допущений и посылок, которая заставила нас принять именно ту картину возникновения и становления целентерических беспозвоночных, которых можно считать базовыми в первую очередь для низших беспозвоночных и Eumetazoa вообще, как она нам видится. Нам кажется, что это позволило бы отказаться от некоторых общепринятых стереотипов зоологии.

Анализ материалов известных дискуссий о филогенетических взаимоотношениях низших беспозвоночных, в частности внутри плоских червей или внутри кишечнополостных [6, 9, 10, 14, 19, 25, 26], показывает, что фундаментальной основой, исходной точкой, определяющей позицию каждого из участников дискуссии, явно или неявно, служат взгляды на происхождение Metazoa. В зависимости от этого каждый автор и истолковывает одни и те же факты, определяя этим выбор сценария филогенетических взаимоотношений. Это заставляет нас как можно четче определить свое отношение к данной проблеме.

И сегодня отсутствует общепринятая теория возникновения Metazoa, так же как анализ и обобщение современного спектра взглядов в этой области эволюционной морфологии, хоть сколько-нибудь приближающийся к уровню, представленному в известной монографии А.В. Иванова [28]. Мы не ставим своей целью заполнение этой лакуны, а просто хотим констатировать, что исходим из одного из вариантов паренхимелльной (или фагоцителльной) гипотезы.

Вслед за С.С. Шульманом [29] считаем: дело не в самом возникновении многоклеточности, что в эволюции происходило неоднократно, как только возникали условия для такого усложнения, а в становлении индивидуальности многоклеточного организма. Многоклеточные животные должны были появиться среди гетеротрофных колониальных форм с половым процессом и оогамией [30], с жизненным циклом с гаметической редукцией, что привело к возникновению метазойного жизненного цикла, состоящего из прогамного, сингамного и метagamного этапов [31]. Эмбрионизация, с необходимостью возникшая как следствие оогамии и палинтомического дробления, создала условия для разделения физиологического труда между клетками и их специализации.

Возможно, прав З.С. Кауфман [26], полагающий, что резкое уменьшение количества кислорода в атмосфере после гринвиллского горообразования сделало селективно выгодным существование любых агрегаций организмов. Это тем более должно было быть «на руку» стабильно существующим колониям с метазойным жизненным циклом.

Образование фагоцитобласта у такого организма, благодаря его гидродинамическим качествам [6, 29, 32], должно было закономерно осуществляться путем униполярной иммиграции клеток его заднего полюса во внутреннюю полость. Возможно, так и возник паренхимелльный уровень организации животных.

В дальнейшем животные, характеризующиеся таким уровнем организации, разошлись трофически. Эта причина дивергенции, возможно, наиболее широко распространенная среди всех прочих (принцип конкурентного исключения). Паренхимелльные животные, сохранившие протозойный тип питания, то есть микрофагию, при которой практически каждая клетка способна фагоцитировать свою добычу, так и остались на паренхимелльном уровне организации, демонстрируя низкую степень интеграции всего организма, с одной стороны, и слабую специализацию клеток (вплоть до тотипотентности) – с другой. Это представители подцарства Prometazoa [21, 33].

Другие же перешли к умеренной макрофагии, осуществляемой в процессе активно-подвижного образа жизни у дна и на дне. Именно этим образом жизни, как правило, характеризуются группы, внутри которых возникают главные направления столбовой дороги эволюции [6]. Эти формы еще сохранили ряд черт паренхимелльного уровня организации. Например, высокую клеточную лабильность у книдарий, у некоторых почти достигающую тотипотентности [26]. Но охота на крупную добычу создала условия для интеграции клеток организма, возникновения рта и полости (гастральной) для ее размещения и разрушения перед усвоением, сократительных элементов для ее захвата и удержания и нервных элементов для ее обнаружения и координации действия клеток в процессе ее захвата [21].

Если принять сказанное выше, то наиболее близкими к таким формам (но не самими этими формами) окажутся бескишечные турбеллярии. Легко можно представить себе, как их предки, сохранившие паренхимелльную организацию фагоцитобласта, освоили дно, эволюционировав в Cnidaria с их первично сидячим образом жизни; захватили пелагиаль, эволюционировав в Stenophora; и, наконец, в Turbellaria, активно-подвижных бентосных хищников.

Это объясняет и отмечаемую многими авторами вытянутость и дорзовентральную сплюсненность планул книдарий и закладку у полипов всегда сначала двух щупалец [19, 23]. Это позволяет предположить, что появление радиальной симметрии вторично, уже в пределах книдарий на основе двусторонней [34], что делает бессмысленным деление Eumetazoa на Radiata и Bilateria.

Возможно, исходная бирадиальность симметрии гребневикиков есть намек на их чуть более позднее отщепление от общего ствола целентерических животных, часть которых уже начала адаптацию к сидячему образу жизни [18, 19].

Принято считать, что сидячий и пелагический образ жизни – эволюционные тупики [28], хотя и не препятствующие широчайшему формообразованию в пределах возможностей модульных комплексов данного плана организации [35]. И действительно, Cnidaria и Stenophora, характеризующиеся высоким уровнем биологического прогресса, демонстрируют типичный телогенез, позволивший им всегда сохранять примерно один уровень организации, несмотря на видовое богатство существующих форм, широчайшую распространенность и колоссальную биомассу многих видов. Особенно это характерно для Cnidaria.

Привлечение молекулярно-биологической информации вряд ли позволит существенно уточнить наши построения. В частности, в работе И. Руис-Трилло с соавторами [36] по результатам секвенирования аминокислотных последовательностей доказывается, что есть три ветви, последовательно отходящие



от общего ствола: Coelenterata, Acoela и прочие Plathelminthes. Они утверждают таким образом парафилетичность всех трех групп. Однако уже в самом названии работы ощущается предопределенность выводов авторов работы их исходной позицией. Хотя, в конце концов, эти выводы и не противоречат нашим построениям, предполагающим наличие не общего предка у всех трех типов целентерических животных, а только общего ряда форм со сходным морфогенетическим уровнем. Л.Н. Серавин [37, с. 38] на примере губок блестяще продемонстрировал, что «при построении общей системы эукариот, а также для выявления филетических взаимоотношений между типами... они будут полезны лишь при учете столь же важных морфологических признаков, особенно в случае протистов и низших многоклеточных животных...».

**Благодарности.** Автор выражает благодарность К.Н. Несису и А.В. Чесуну, читавшим рукопись и сделавшим ценные замечания, а также Л.Н. Серавину за моральную поддержку и помощь в попытках решения сложных проблем филогенетических построений.

#### Литература

1. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. – Л.: Учпедгиз, 1939. – 476 с.
2. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. – М.: Высш. шк., 1975. – 556 с.
3. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. – М.: Высш. шк., 1981. – 606 с.
4. Крылов М.В., Добровольский А.А., Исси В.В., Михалевич В.И., Подлипаев С.А., Решетняк В.В., Серавин Л.Н., Старобогатов Я.И., Шульман С.С., Янковский А.В. Новые представления о системе одноклеточных организмов // Крылов М.В., Старобогатов Я.И. (ред.) Принципы построения макросистемы одноклеточных животных: Труды Зоол. ин-та АН СССР. – Л.: Наука, 1980. – Т. 94. – С. 122–133.
5. Карпов С.А. Система протистов. – Омск: Межвуз. тип. ОмПИ, 1990. – 262 с.
6. Ливанов Н.А. Пути эволюции животного мира. – М.: Сов. наука, 1955. – 399 с.
7. Ливанов Н.А. Форониды, мшанки и брахиоподы. Анализ организации типа Prosoyugia (Podaxonia) // Учен. зап. Казан. ун-та. – 1963. – Т. 123, кн. 11. – С. 55–81.
8. Иванов Д.Л. Морфолого-систематический очерк организации Caudofoveata (Mollusca, Arlascophora) // Фауна и распространение моллюсков: северная часть Тихого океана и полярный регион. – Владивосток: Изд-во АН СССР, 1987. – С. 4–21.
9. Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1960. – 585 с. (Определители по фауне СССР. Т. 70.)
10. Догель В.А. Тип Кишечнополостных (Coelenterata) // Руководство по зоологии. Т. 1. – М.-Л.: Биомедгиз, 1937. – С. 268–369.
11. Анцулевич Е.А., Полтева Д.В. Организация и репродукция гидроида *Corymorpha groenlandica* // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. Сер. 3. – 1988. – Вып. 1. – С. 3–9.
12. Заренков Н.А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. 1: Введение, простейшие, двуслойные. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. – 180 с.
13. Беклемишев В.Н. Класс ресничных червей (Turbellaria) // Руководство по зоологии. Т. 1. – М.-Л.: Биомедгиз, 1937. – С. 386–456.
14. Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. Ресничные черви (Turbellaria). Их происхождение и эволюция. – Л.: Наука, 1973. – 221 с.

15. *Куперман Б.И.* Функциональная морфология низших цестод. Онтогенетический и эволюционный аспекты. – Л.: Наука, 1988. – 166 с.
16. *Гинецинская Т.А.* Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. – Л.: Наука, 1968. – 411 с.
17. *Werner B.* Stamm Cnidaria // Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. I: Wirbellose Tiere. T. 2: Cnidaria, Ctenophora, Mesozoa, Plathelminthes, Nemertini, Entoprocta, Nematelminthes, Priapulida. – Jena.: Gustav Fischer Verlag, 1993. – S. 11–335.
18. *Осват М.Ф.* К вопросу о происхождении симметрии гребневиков // Зоол. журн. – 1985. – Т. 64, Вып. 8. – С. 1125–1132.
19. *Степаньянц С.Д.* Происхождение Cnidaria и возможный путь эволюции Hydrozoa // Губки и кишечнополостные. Современное состояние и перспективы исследований. – Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1988. – С. 130–144.
20. *Райкова Е.В.* К вопросу о систематическом положении *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) // Губки и кишечнополостные. Современное состояние и перспективы исследований. – Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1988. – С. 116–122.
21. *Малахов В.В.* Загадочные группы морских беспозвоночных. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. – 144 с.
22. *Дробышева И.М.* Камбиальность эпидермиса у турбеллярий // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1991. – Т. 241. – С. 53–87.
23. *Полтева Д.Г., Айзенштадт Т.Б.* Дифференцировка клеток в онтогенезе *Obelia flexuosa* и *Clava multicornis* // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. – Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1980. – С. 86–92.
24. *Мамкаев Ю.В.* О морфологических основах системы плоских червей // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1991. – Т. 241. – С. 3–25.
25. *Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. – М.: Сов. наука, 1944. – 490 с.
26. *Кауфман З.С.* Очерк эволюции кишечнополостных. – Петрозаводск: Карельский науч. центр АН СССР, 1990. – 155 с.
27. *Ливанов Н.А.* О происхождении Metazoa // Зоол. журн. – 1970. – Т. 49, № 4. – С. 517–533.
28. *Иванов А.В.* Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. – Л.: Наука, 1968. – 287 с.
29. *Шульман С.С.* Проблема происхождения Metazoa // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. – Л.: Наука, 1974. – С. 47–82.
30. *Алексеев Ф.Е.* Половой процесс, половое размножение и проблема происхождения многоклеточных // Вопросы эволюционной морфологии животных. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. – С. 106–123.
31. *Захваткин Ю.А.* К вопросу происхождения многоклеточных // Вопросы эволюционной морфологии животных. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. – С. 97–106.
32. *Серавин Л.Н.* Почему мелкие животные, плавающие с помощью жгутиков и ресничек, вращаются вокруг продольной оси тела // Зоол. журн. – 1986. – Т. 65, Вып. 5. – С. 676–682.
33. *Серавин Л.Н.* Своеобразие организации и эмбрионального развития губок (Spongia) // Вестн. С.-Петербург. гос. ун-та. Сер. 3. Биол. – 1992. – Вып. 2 – С. 13–28.
34. *Старобогатов Я.И., Степаньянц С.Д.* Рецензия на: З.С. Кауфман. «Очерк эволюции кишечнополостных» // Зоол. журн. – 1992. – Т. 71, Вып. 6. – С. 154–157.

35. *Маркевич Г.И.* Эволюция коловраток и проблема положения их в системе Metazoa // Шилова А.Н. (ред.) Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция: Сб. науч. тр. ИБВВ. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – Вып. 68 – С. 3–52.
36. *Ruiz-Trillo I., Riutort M., Littlewood D.T.J., Hermiou E.A., Baguna J.* Acoel flatworms: earliest extant bilaterian Metazoans, not members of Platyhelminthes // *Science*. – 1999. – V. 283. – P. 1919–1923.
37. *Серавин Л.Н.* Современные представления о месте губок в системе эукариот // Вестн. С.-Петерб. гос. ун-та. Сер. 3. Биол.– 1997. – Вып. 3. – С. 34–41.

Поступила в редакцию  
30.05.17

**Буруковский Рудольф Николаевич**, доктор биологических наук, профессор кафедры ихтиопатологии и гидробиологии

Калининградский государственный технический университет  
Советский проспект, д. 1, г. Калининград, 236022, Россия  
E-mail: [burukovsky@klgtu.ru](mailto:burukovsky@klgtu.ru)

ISSN 2542-064X (Print)  
ISSN 2500-218X (Online)

**UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI**  
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2017, vol. 159, no. 3, pp. 382–394

**On Coelenterata: Validation and Description  
of the Superphylum Coelenterata (Leuckart, 1847)**

*R.N. Burukovsky*

*Kaliningrad State Technical University, Kalinigrad, 236022 Russia*  
E-mail: [burukovsky@klgtu.ru](mailto:burukovsky@klgtu.ru)

Received May 30, 2017

**Abstract**

It has been suggested to combine the following three phyla of lower invertebrates in the superphylum Coelenterata (Leuckart, 1847): Plathelminthes Schneider, 1873, Cnidaria (Leuckart, 1847), and Ctenophora (Leuckart, 1847). Their representatives have a complete digestive tract, which forms a gastrovascular system performing the function of allocation of nutrients in addition to digestion. The mouth is located on the posterior end of the body in all coelenterates or in the most primitive forms. Attacks and protection are ensured by secretions of the specialized cells of the ectoderm that are reproducible due to the outer cambium of endodermal origin.

Based on the above-described body plan organization and one of the variants of the parenchymal (or phagocytal) hypotheses, the phylogeny of lower invertebrates can be presented as described below. Their division into Pro- and Eumetazoa occurred at the parenchymal level of body organization in accordance with the competitive exclusion principle. Prometazoa retained the protozoan type of feeding (microphagia) and stayed at the parenchymal level of organization. Eumetazoa turned to macrophagia and active lifestyle in the near-bottom layers of water. As a result of the physiological differentiation of effort between the cells of kinoblast and phagocytoblast, bilateral symmetry and acoelous organization of the body (class Turbellaria from Plathelminthes). They initiated the development of Cnidaria with the bottom mode of life and Ctenophora dwelling in the pelagic zone. This approach makes it meaningless to distinguish animals into Bilateria and Radiata.

**Keywords:** Coelenterata, gastrovascular system, epithelial-muscular cells, fully formed secretion, external cambium

**Acknowledgments.** We thank K.N. Nesis and A.V. Chesunov for reading the manuscript and giving valuable advice to improve it, as well as L.N. Seravin for his moral support and help in my attempts to solve the complicated problems of phylogenetic constructions.

#### References

1. Dogiel V.A. Invertebrate Zoology. Leningrad, Uchpedgiz, 1939. 476 p. (In Russian)
2. Dogiel V.A. Invertebrate Zoology. Moscow, Vyssh. Shk., 1975. 556 p. (In Russian)
3. Dogiel V.A. Invertebrate Zoology. Moscow, Vyssh. Shk., 1981. 606 p. (In Russian)
4. Krylov M.W., Dobrowolskii A.A., Issi I.W., Mikhalevich W.I., Podlipaev S.A., Reshetnyak W.W., Seravin L.N., Starobogatov Ya.L., Shulman S.S., Yankovskii A.W. Principles of Construction of the Macrosystem of Unicellular Animals: Proc. Zool. Inst. Acad. Sci. USSR. *Novye predstavleniya o sisteme odnokletochnykh organizmov* [New Views on the System of Unicellular Organisms]. Leningrad, Nauka, 1980, vol. 94, pp. 122–133. (In Russian)
5. Karpov S.A. System of Protists. Omsk, Mezhevuz. Tip. OmPI, 1990. 262 p. (In Russian)
6. Livanov N.A. Main Pathways of Evolution of Animal Kingdom. Moscow, Sov. Nauka, 1955. 399 p. (In Russian)
7. Livanov N.A. Phoronids, bryozoans, and brachiopods. Analysis of the organization of the type Prosopygia (Podaxonia). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta*, 1963, vol. 123, no. 11, pp. 55–81. (In Russian)
8. Ivanov D.L. Fauna and Distribution of Molluscs: Northern Part of the Pacific Ocean and Polar Region. *Morfologo-sistemicheskii ocherk organizatsii Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora)* [Morphological and Systematical Essay on the Organization of Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora)]. Vladivostok, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1987. pp. 4–21. (In Russian)
9. Naumov D.V. Hydroids and Hydromedusae of Sea, Brackish, and Fresh Waters of the USSR. Keys to Identifications of the Fauna of the USSR. Vol. 70. Moscow, Leningrad, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1960. 585 p. (In Russian)
10. Dogiel V.A. Handbook on Zoology. Vol. 1. *Tip Kishchnopolostnykh (Coelenterata)* [The Phylum of Coelenterates (Coelenterata)]. Moscow, Leningrad, Biomedgiz, 1937, pp. 286–369. (In Russian)
11. Antsulevitch E.A., Polteva D.V. Organization and reproduction of the hydroid *Corymorpha groenlandica*. *Vestn. Leningr. Gos. Univ.*, 1988, ser. 3, no. 1, pp. 3–9. (In Russian)
12. Zarenkov N.A. Comparative Anatomy of Invertebrates. Part 1. Introduction, Protozoa, Diploblastica. Moscow, Izd. Mosk. Gos. Univ., 1988. 180 p. (In Russian)
13. Beklemishev V.N. Handbook on Zoology. Vol. 1. *Klass resnichnykh chervei (Turbellaria)* [The Class of Ciliated Worms (Turbellaria)]. Moscow, Leningrad, Biomedgiz, 1937, pp. 386–456. (In Russian)
14. Ivanov A.V., Mamkaev Yu.V. Ciliated Worms (Turbellaria). Their Origin and Evolution. Leningrad, Nauka, 1973. 221 p. (In Russian)
15. Kuperman B.I. Functional Morphology of Lower Cestodes. Ontogenetical and Evolutionary Aspects. Leningrad, Nauka, 1988. 166 p. (In Russian)
16. Ginetsinskaya T.A. Trematodes, Their Life Cycles, Biology, and Evolution. Leningrad, Nauka, 1968. 411 p. (In Russian)
17. Werner B. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. I: Wirbellose Tiere. T. 2: Cnidaria, Ctenophora, Mesozoa, Plathelminthes, Nemertini, Entoprocta, Nematelminthes, Priapulida. *Stamm Cnidaria*. Jena, Gustav Fischer Verlag, 1993, S. 11–335. (In German)
18. Ospovat M.F. On the origin of symmetry in ctenophores. *Zool. Zh.*, 1985, vol. 64, no. 8, pp. 1125–1132. (In Russian)
19. Stepan'yants S.D. Sponges and Cnidarians. Current Condition and Research Perspectives. *Proiskhozhdenie Cnidaria i vozmozhnyi put' evolyutsii Hydrozoa* [Origin of Cnidaria and Possible Pathway of Hydrozoa Evolution]. Leningrad, ZIN Akad. Nauk SSSR, 1988, pp. 130–144. (In Russian)
20. Raikova E.V. Sponges and Cnidarians. Current Condition and Research Perspectives. *K voprosu o sistemicheskom polozenii Polypodium hydriforme Ussov (Coelenterata)* [On the Taxonomical Status of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata)]. Leningrad, ZIN Akad. Nauk SSSR, 1988, pp. 116–122. (In Russian)

21. Malakhov V.V. Enigmatic Groups of Sea Invertebrates. Moscow, Izd. Mosk. Gos. Univ., 1990. 144 p. (In Russian)
22. Drobysheva I.M. Cambiality of epidermis in turbellarians. *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1991, vol. 241, pp. 53–87. (In Russian)
23. Polteva D.G., Aizenstadt T.B. Theoretical and Practical Value of Coelenterates. *Differentsirovka kletok v ontogeneze Obelia. Obosoblenie interstitsial'nykh kletok v rannem lichinochnom razviti Obelia flexuosa i Clava multicornis* [Differentiation of Cells in Ontogenesis of *Obelia flexuosa* and *Clava multicornis*]. Leningrad, ZIN Akad. Nauk SSSR, 1980, pp. 86–92. (In Russian)
24. Mamkaev Yu.V. On the morphological basis of the system of plathelminthes. *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1991, vol. 241, pp. 3–25. (In Russian)
25. Beklemishev V.N. Foundations of Comparative Anatomy of Invertebrates. Moscow, Sov. Nauka, 1944. 490 p. (In Russian)
26. Kaufman Z.S. Essay on the Evolution of Coelenterates. Petrozavodsk: Karel. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1990. 155 p. (In Russian)
27. Livanov N.A. On the origin of Metazoa. *Zool. Zh.*, 1970, vol. 49, no. 4, pp. 517–533. (In Russian)
28. Ivanov A.V. Origin of Multicellular Animals. Phylogenetic Essays. Leningrad, Nauka, 1968. 287 p. (In Russian)
29. Shul'man S.S. Theoretical Problems of Systematics and Phylogeny of Animals. *Problema proiskhozhdeniya Metazoa* [Problem of Metazoa Origin]. Leningrad, Nauka, 1974, pp. 47–82. (In Russian)
30. Alekseev F.E. Problems of Evolutionary Morphology of Animals. *Polovoi protsess, polovoe razmnozhenie i problema proiskhozhdeniya mnogokletochnykh* [Sexual Process, Sexual Reproduction, and the Problem of Origin of Multicellulars]. Kazan, Izd. Kazan. Gos. Univ., 1979, pp. 106–123. (In Russian)
31. Zakhvatkin Yu.A. Problems of Evolutionary Morphology of Animals. *K voprosu proiskhozhdeniya mnogokletochnykh* [On the Origin of Multicellulars]. Kazan, Izd. Kazan. Gos. Univ., 1979. pp. 97–106. (In Russian)
32. Seravin L.N. Why small animals floating with the help of flagella and cilia rotate around the longitudinal axis of their body. *Zool. Zh.*, 1986, vol. 65, no. 5, pp. 676–682. (In Russian)
33. Seravin L.N. Originality of the organization and embryonic development of sponges (Spongia). *Vestn. S.-Peterb. Gos. Univ., Ser. 3. Biol.*, 1992, no. 2, pp. 13–28. (In Russian)
34. Starobogatov Ya.I., Stepan'yants S.D. Review on: Kaufman Z.S. "Essay on the evolution of Coelenterates". *Zool. Zh.*, 1992, vol. 71, no. 6, pp. 154–157. (In Russian)
35. Markevitch G.I. Freshwater Invertebrates: Biology, Systematics, Evolution. Shilova A.N. (Ed.). *Evolutsiya kolovratok i problema polozheniya ikh v sisteme Metazoa* [The Evolution of Rotifers and the Problem of Their Position in the System of Metazoa]. Saint Petersburg, Gidrometeoizdat, 1993, no. 68, pp. 3–52. (In Russian)
36. Ruiz-Trillo I., Riutort M., Littlewood T.D.J., Hermiou E.A., Baguna J. Acoel flatworms: Earliest extant bilaterian Metazoans, not members of Platyhelminthes. *Science*, 1999, vol. 283, pp. 1919–1923.
37. Seravin L.N. Recent views on the place of sponges in the system of eucaryots. *S.-Peterb. Gos. Univ., Ser. 3. Biol.*, 1997, no. 3, pp. 34–41. (In Russian)

Для цитирования: Буруковский Р.Н. О целентерических животных: обоснование и описание надтипа Coelenterata (Leuckart, 1847) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2017. – Т. 159, кн. 3. – С. 382–394.

For citation: Burukovsky R.N. On Coelenterata: Validation and description of the superphylum Coelenterata (Leuckart, 1847). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2017, vol. 159, no. 3, pp. 382–394. (In Russian)