

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ МОРЯ

БИОЛОГИЯ
КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

СООБЩЕСТВА ПРИАВСТРАЛИЙСКИХ ВОД

ВЛАДИВОСТОК
1982

СИММЕТРИЯ АКТИНИЙ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ КЛАССИФИКАЦИИ ANTHOZOA

С. Д. ГРЕБЕЛЬНЫЙ

Зоологический институт АН СССР, Ленинград, 199164

Особенности симметрии тела издавна служат основой таксономии Coelenterata. Впервые принцип деления группы по числу антимеров был выдвинут Эренбергом [Ehrenberg, 1834] для обособления в пределах Anthozoa Octactinia и Polyactinia. В дальнейшем он был использован Геккелем [Haeckel, 1866] при выделении Tetracorallia, Octocorallia и Hexacorallia. Однако, как впоследствии было справедливо отмечено братьями Гертвигами [Hertwig O., Hertwig R., 1879], для классификации Anthozoa более важным оказалось не число радиально-симметричных органов, а их ориентация и последовательность закладки.

Порядок симметрии коралловых полипов определяется количеством мезентериев и склеросепт. Число щупалец нередко строго равно числу мезентериев (Actiniidae из отряда Actiniaria), хотя иногда закладка щупалец слегка опережает или отстает от мезентериев. Имеющиеся на теле многих актиний (Actinia, Anthopleura, Bunodactis, Cribrinopsis из сем. Actiniidae) маргинальные сферулы, пузырьки и присоски явно приурочены к щупальцам. Они располагаются под каждым или только под самыми крупными щупальцами поодиночке или длинными продольными рядами. У представителей ряда семейств (Actinodendridae, Thallasianthidae, Aurelianiidae, Minyadidae, Homostichanthidae, Stoichactiidae, Phimanthiidae из отр. Actiniaria) с каждым эндоцелем и экзоцелем связано не одно, а несколько щупалец. Но в любом случае наблюдается корреляция между числом щупалец, маргинальных сферул, пузырьков, присосок и числом мезентериев, поэтому при рассмотрении симметрии мягких кораллов прежде всего обращают внимание на расположение мезентериальных пар, а у животных, обладающих известковым скелетом, — на расположение склеросепт, т. е. на признаки, наиболее доступные для изучения по коллекционным экземплярам.

Современная систематика актиний, основы которой заложены Рихардом Гертвигом во время обработки материалов экспедиции на судне «Челенджер» [Hertwig, 1882], базируется на признаках внутренней организации полипа. Благодаря этому анатомия большинства видов хорошо известна. В пределах отряда Actiniaria к настоящему времени описаны группы со строгой радиальной симметрией и такие, у которых наблюдаются отчетливые признаки билатеральной симметрии. Среди радиально-симметричных имеются пента-, гекса-, гепта-, окто- и декамерные представители. Число антимеров здесь варьирует шире, чем у всех остальных Anthozoa, поэтому создается впечатление большего разнообразия форм симметрии. Для правильного понимания этого явления рассмотрим, как же определяется порядок симметрии в ходе развития полипа.

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СИММЕТРИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Стадия эдвардсии

Самостоятельность отряда Actiniaria, по существу, обоснована Гертвигами [Hertwig O., Hertwig R., 1879] благодаря описанию развития мезентериальных циклов Alcyonaria, Ceriantharia, Zoantharia и Actiniaria. У актиний было выявлено два варианта расположения первых 8 мезентериев: по типу *Aiptasia diaphana** (Rapp, 1829) и *Edwardsia tuberculata* Düben et Koren, 1847. На этом основании Edwardsiidae (по современным представлениям семейство отряда Actiniaria) рассматривались наряду с Actiniaria в качестве таксона равного ранга.

Среди 8 самых старших мезентериев *Aiptasia* (рис. 1: 2, 4) 2 пары направляющих мезентериев, прирастающие к узким сторонам уплощенной глотки, повернуты мезентериальными валиками врозь. 4 остальных, латеральных, мезентерия повернуты мускульными валиками попарно навстречу друг другу. Таким образом, молодой полип *Aiptasia* уже на стадии 8 мезентериев имеет две плоскости симметрии и, следовательно, обладает бирадиальной симметрией.

Не оспаривая точность наблюдений Гертвигов за развитием *Aiptasia*, необходимо признать, что большинство актиний, если не все, как утверждает Паке [Pax, 1925], проходят стадию, традиционно называемую стадией эдвардсии (*Edwardsiastadium*; рис. 1: 1, 3); развитие по типу *Aiptasia* последующими исследователями не отмечалось. На стадии эдвардсии полип имеет 8 радиально расположенных мезентериев. 4 из них образуют 2 диаметрально противоположащие пары направляющих мезентериев, поддерживающих у взрослых полипов сифонотрофы. Мезентерии, объединенные в направляющие пары, повернуты мускульными валиками врозь. 4 остальных, латеральных, мезентерия обращены мускульными валиками в сторону одной из направляющих пар. Эту пару принято называть вентральной, противоположащую ей — дорзальной. Благодаря расположению мускульных валиков на одной, вентральной, стороне всех латеральных мезентериев полип на стадии эдвардсии обладает признаками билатеральной симметрии и имеет всего одну плоскость симметрии. По всей вероятности, Гертвигами исследованы молодые особи *Edwardsia*, так как взрослые полипы ни одного из достаточно полно описанных к настоящему времени видов актиний не останавливаются на стадии эдвардсии и имеют большее число мезентериев.

Стадия халькампулы

После развития восьми первых прирастающих к глотке мезентериев возле каждого из латеральных мезентериев с вентральной стороны появляется еще по одному мезентериальному зачатку. В таком виде 12 первых мезентериев (8 микромезентериев и 4 недоразвитых микромезентерия) у зрелых полипов встречаются только среди Edwardsiidae (*Halcampogeton*, некоторые виды *Edwardsia* и других родов). У остальных актиний все 12 мезентериев первого цикла вскоре уравниваются в размерах. Направляющие пары по-прежнему несут мускульные валики на наружной стороне мезентериев. Латеральные пары состоят из мезентериев, повернутых мускульными валиками навстречу друг другу. На этой стадии, именуемой стадией халькампулы (*Halcampulastadium*; рис. 1: 5, 6) и характеризующейся наличием 6 пар первичных мезентериев (протомезентериев, или, иначе, протоком), полип впервые утрачивает свойственные ему до сих пор черты билатеральной симметрии и становится радиально-симметричным. Наличие 2 (реже одного) сифо-

* *Adamsia diaphana* у Гертвигов.

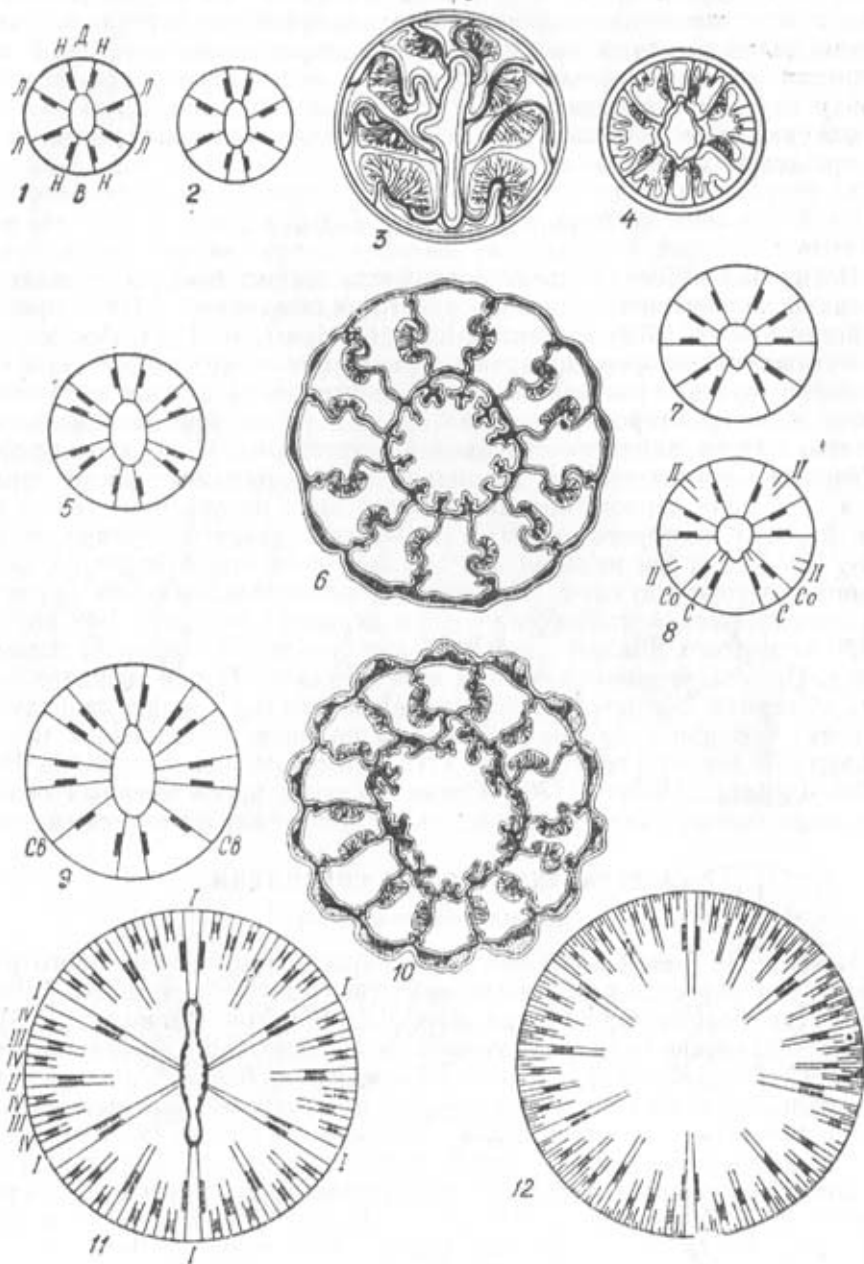


Рис. 1. Расположение мезентериев у молодых и взрослых пента-, гекса- и гептамерных актиний: 1 — стадия эдвардсии, 2 — стадия с 8 мезентериями *Aiptasia diaphana*; 3, 4 — поперечный срез молодого полипа *Edwardsia tuberculata* и *Aiptasia diaphana* (по: [Hertwig O., Hertwig R., 1879]); 5 — стадия халькампулы; 6 — поперечный срез *Halcampoides purpurea*; 7, 8 — *Pentactinia californica* (7 — проксимальная, 8 — дистальная части тела, по: [Carlgrén, 1900]); 9, 10 — *Sicyophorus striatus* (9 — схема, 10 — поперечный срез полипа); 11 — схема расположения мезентериев правильной гексамерной актинии с четырьмя мезентерияльными циклами; 12 — схема расположения мезентериев в нижней части тела крупного полипа *Actinostola callosa* (7 см в диаметре). Н — направляющие мезентерии, Л — латеральные мезентерии, Д — дорсальная и В — вентральная направляющие пары мезентериев, С — зачатки последних протомезентериев, завершающих первый цикл; Со — хорошо развитые протомезентерии вентролатеральных пар; Св — дополнительные непарные совершенные мезентерии, нарушающие гексамерную симметрию. Римскими цифрами обозначены мезентерияльные пары I—IV циклов

ноглифов и прирастающих к ним направляющих мезентериальных пар придает телу животного признаки бирадиальной симметрии, сохраняющиеся далее до конца жизни. С другой стороны, присутствие 6 пар протомезентериев определяет господствующую гексамерную симметрию, которая нередко утрачивается при дальнейшем развитии, но служит, как мы увидим, исходным типом симметрии для всех коралловых полипов, проходящих стадию халькампулы.

Развитие метамезентериев

Насколько известно, увеличение числа мезентериев заканчивается на стадии халькампулы только у одного вида актиний — *Halcampoides purpurea* (Studer, 1878) из сем. *Halcampoididae* (рис. 1: 6). Все остальные актинии после формирования первого цикла мезентериев — 6 пар протомезентериев — развивают один или несколько циклов метамезентериев. Метамезентерии возникают сразу парами, причем в большинстве семейств закладка их происходит в экзоцелях. Пары второго цикла (первые метамезентерии) возникают между парами первого цикла, т. е. в экзоцелях первого порядка. Третий цикл развивается между парами первого и второго цикла, в экзоцелях второго порядка, и так далее. Поскольку число экзоцелей каждого следующего порядка вдвое больше, чем предыдущего, количество мезентериальных пар нарастает в геометрической прогрессии: 6 пар первого + 6 второго + 12 третьего + 24 четвертого цикла + ... = $6 \cdot 2^{n-1}$, где n — число мезентериальных циклов. При синхронном развитии мезентериальных пар каждого цикла гексамерная симметрия, сформировавшаяся на стадии халькампулы, сохраняется и у крупных, взрослых полипов, обладающих многими циклами мезентериев (рис. 1: 11). Примером может служить *Normathia digitata* (Müller, 1776). Среди десятков просмотренных особей этого вида мне не удалось наблюдать ни одного нарушения симметрии.

АБЕРРАНТНЫЕ ФОРМЫ СИММЕТРИИ

Правило актиностолы

Мезентерии одной пары чаще всего бывают примерно одного размера, но это не всегда так. Многие представители *Actinostolidae*: *Actinostola*, *Paractinostola*, *Ophiodiscus*, *Stomphia*, *Sicyonis*, *Parasicyonis*, *Synsicyonis* — отличаются расположением мезентериев по «правилу актиностолы» (*Actinostola-rule*). Суть этого правила в том, что молодые мезентериальные пары состоят из неравно развитых мезентериев, причем мускульные валки обращены, как у большинства актиний, в эндоцель, но среди двух мезентериев каждой пары крупнее тот, мускульный валок которого обращен в сторону мезентериальной пары предшествующего цикла. Типичным примером расположения мезентериев по правилу актиностолы может служить полип *Actinostola callosa* (Verrill, 1882) (рис. 1: 12, экз. № 9288*). Хотя мезентерии, входящие в молодые пары, не равны по размерам, закладка пар правильная, радиальная, происходит во всех экзоцелях одновременно.

Пента- и гептамерная симметрия

Резкое нарушение синхронности в развитии мезентериев одного из циклов приводит к появлению у актиний таких необычных для коралловых полипов форм симметрии, как пента- и гептамерная. В нижней части тела *Pentactinia californica* Carlgren, 1900 (*Halcampoididae*)

* Здесь и далее указаны номера экземпляров по входящему каталогу Отделения губок и кишечнорастворимых Зоологического института АН СССР.

имеется только 10 протомезентериев (рис. 1: 7). С дорзальной стороны, противоположной единственному сифонogliфу, лежит пара направляющих мезентериев с мускульными валиками, повернутыми наружу, в экзоцель. С обеих сторон от нее располагается по одной паре мезентериев, мускульные валики которых обращены, как это обычно бывает в латеральных парах, в эндоцель. С вентральной стороны справа и слева от сифонogliфа к глотке прирастают по два мезентерия, располагающихся в виде двух мезентериальных пар. В результате складывается впечатление, будто в нижней части полипа снабжен 5 мезентериальными парами, среди которых есть лишь 1 пара направляющих. Однако в верхней части тела (рис. 1: 8) помимо 10 хорошо развитых совершенных мезентериев появляются 4 симметрично расположенные в экзоцелях мезентериальные пары второго цикла. Кроме того, вблизи сифонogliфа начинают развиваться еще два совершенных мезентерия (С), зачатки которых видны на стенках колоны и глотки. Хотя мускульные валики этих мезентериев еще не сформировались, естественно предположить, что при полном развитии они вместе с лежащими в латеральном направлении от них совершенными мезентериями

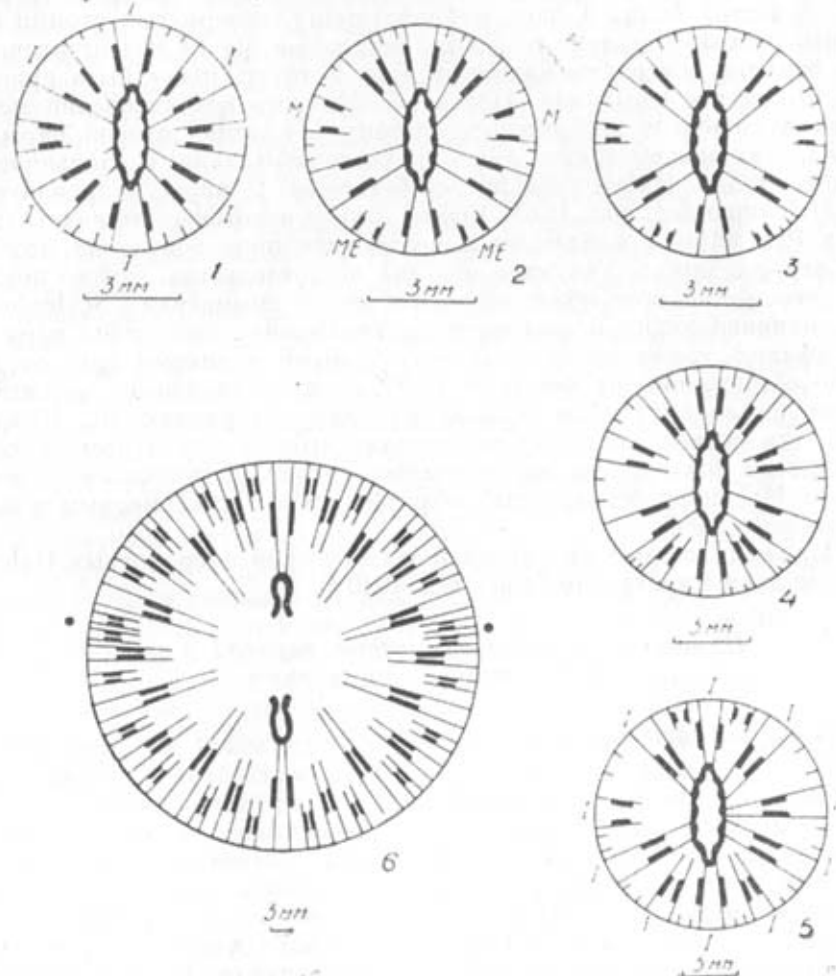


Рис. 2. Формирование декамерной симметрии в онтогенезе *Tealia asiatica*: 1—5 — молодые актинии; 6 — взрослая материнская особь; М и МЕ — дополнительные мезентериальные пары, встраивающиеся в первый цикл. Черными кружками указаны экзоцели с удвоенными парами третьего цикла

(Со) составят вентролатеральные пары протомезентериев. В таком случае расположенные ближе к сифоноглифу мезентерии нельзя интерпретировать иначе как вентральную пару направляющих мезентериев с нормальной для них ориентацией мускульных валиков — наружу, в экзоцель. Таким образом, полип имеет в развитой или зачаточной форме все 12 протомезентериев, организованных в 6 пар (первый цикл), и 4 метамезентериальные пары второго цикла. Заметным нарушением гексамерной симметрии остается только меньшая ширина экзоцелей, прилежащих к вентральной паре направляющих, и отсутствие в них 2 пар второго цикла. Однако замедленное развитие некоторых экзоцелей и более позднее появление в них молодых мезентериев представляет собой отнюдь не редкое явление, которое мы можем наблюдать также на примере *Gealia* (рис. 2: 1—6).

Другой представитель *Halcampoididae* — *Scytophorus striatus* R. Hertwig, 1882 — имеет 14 мезентериев, что соответствует 7 парам, послужившим поводом к описанию гептамерной симметрии (рис. 1: 10). Все мезентерии прирастают к глотке, все развиты приблизительно в равной мере и разделены равными промежутками. На срезе (в верхней его части) видна 1 пара направляющих, повернутых своими мускульными валиками друг от друга, остальные же 12 мезентериев, будучи попарно повернуты валиками друг к другу, могут быть приняты за 6 мезентериальных пар. Последовательность возникновения мезентериев *Scytophorus* не известна, поэтому о наличии второй пары направляющих можно судить лишь по косвенным данным. Большинству представителей *Halcampoididae* свойственны 2 пары направляющих (см. *Halcampoides*, рис. 1: 6). Кроме того, у некоторых из них (например у *Pentactinia*) наблюдается неодновременное появление мезентериев второго цикла. Учитывая эти два обстоятельства, можно предложить весьма простое объяснение необычной симметрии *Scytophorus*. Пары направляющих мезентериев противостоит еще одна пара направляющих, также повернутых мускульными валиками друг от друга. По обе стороны от нее (рис. 1: 9) лежат одиночные мезентерии второго цикла (Св). Они «маскируют» пару направляющих. В отсутствие этих первых непарных мезентериев второго цикла расположение мезентериев *Scytophorus* не отличалось бы от расположения, свойственного *Halcampoides*, который обладает только гексамерным циклом протомезентериев.

Изложенная здесь интерпретация симметрии аберрантных *Halcampoididae* дана Карлгреном [Carlgrén, 1949].

Изменение порядка симметрии, переход к окто- и декамерной симметрии

Достигнув на стадии халькампулы правильной радиальной симметрии, все актинии имеют 6 пар протомезентериев. Следовательно, гексамерный план строения может рассматриваться не только как наиболее обычный, но и как исходный. Он преобладает у представителей большинства семейств. Пента- и гептамерная симметрии возникают, как было показано, из гексамерной в результате неодновременного появления мезентериев одного цикла. Гораздо шире распространены окто- и декамерная симметрии. Они возникают также путем нарушения синхронности закладки мезентериев очередного цикла. Но в дальнейшем синхронность восстанавливается, что приводит к правильному, радиально-симметричному расположению мезентериев последующих, уже не гексамерных, а окто- или декамерных циклов.

Примеры правильной октомерной симметрии актиний встречаются среди *Actinostolidae* (*Stomphia*, *Sicyonis*), *Phymanthidae* (некоторые

виды *Phymanthus*), *Isophelliidae* (*Litophellia octoradiata* Carlgren, 1938), *Aiptasiidae* (некоторые виды *Bartholomaea*), *Actiniidae* (*Bunodactis octoradiata* Carlgren, 1899) и *Haloclavidae* (*Metapeachia tropica* (Pannikar, 1938)). Декамерная симметрия свойственна *Minyadidae*, а из *Actiniidae* — *Tealia* и *Cribrinopsis*. Кроме того, встречаются роды, виды которых отличаются разным порядком симметрии: так, к *Sagarliogelton* (*Sagartiidae*) принадлежат виды, характеризующиеся гекса-, окто- либо декамерным расположением мезентериев. Наконец, описан вид, полипы которого дважды меняют порядок симметрии: *Parantheopsis cruentata* (Couthouy in Dana, 1849) (*Actiniidae*) при развитии от гексамерной стадии с 12 мезентериальными парами до гексамерной стадии с 24 парами проходит октомерное состояние [Carlgren, 1924]. Перечень мог бы быть продолжен, но уже приведенные здесь примеры дают представление о весьма частых отклонениях от гексамерной симметрии у видов разных семейств отряда *Actiniaria*.

Преобразование исходно гексамерного молодого полипа *Tealia* (*Actiniidae*) в декамерную взрослую актинию впервые показано Форо [Faurot, 1895], а затем Джеммиллом [Gemmill, 1919]. Тот же процесс перехода гексамерной молодежи в дефинитивное декамерное состояние мне удалось проследить на другом виде. Рисунок 2: 1—6 показывает расположение мезентериев у взрослой особи *Tealia asiatica* Averincev, 1967* (экз. № 10015) и у 5 молодых полипов, выброшенных из ее гастральной полости при содержании в аквариуме. Схемы расположения по возрастанию общего числа мезентериев. «Самой молодой», точнее, находящийся на более ранней онтогенетической стадии полип (рис. 2: 1) обладает 6 парами совершенных протомезентериев. Помимо них, в латеральных экзоцелях присутствуют 2 мезентериальные пары, не достигающие глотки и явно уступающие протомезентериям в размерах. В экзоцелях, прилежащих к направляющим парам, на этой стадии имеются лишь слабые зачатки мезентериальных пар. На следующей стадии (рис. 2: 2) к первым 2 крупным парам мезентериев (М) присоединяются еще 2 (Ме), лежащие возле одного из сифоноглифов. Начиная от противоположного сифоноглифа, в экзоцелях между 6 парами протомезентериев и 6 крупными парами метамезентериев последовательно закладываются молодые мезентериальные пары, образующие у четвертого полипа (рис. 2: 4) полный второй декамерный цикл. У самой крупной, пятой молодой актинии (рис. 2: 5) 4 первых пары метамезентериев почти достигают размеров протомезентериев, 1 из этих пар прирастает к глотке. Наконец, последняя схема (рис. 2: 6) показывает расположение мезентериев зрелой, материнской, особи. Десять наиболее крупных, образующих первый цикл, пар равны по величине и разделены правильно чередующимися мезентериальными парами второго и третьего циклов. Декамерная симметрия нарушается лишь наличием 2 излишних пар третьего цикла. Подобное удвоение некоторых мезентериальных пар второго и третьего цикла мне приходилось наблюдать у нескольких особей также декамерной *Tealia felina crassicornis* (Müller, 1776) из Охотского моря.

У полипов *Stomphia coccinea* (Müller, 1776) при наличии правильного первого цикла, состоящего из 6 самых крупных мезентериальных пар, второй цикл обычно включает 10 пар, причем в двух первичных экзоцелях лежит по 1 паре второго цикла, а в четырех — по 2. Такое расположение мезентериальных пар явно нарушает радиальную гексамерную симметрию. Мезентерии последующих циклов закладываются

* Этот вид предварительно отнесен В. Г. Аверинцевым к роду *Tealia*, но, учитывая фертильность первого цикла мезентериев (выявленную при просмотре новых материалов из Охотского моря), его, на мой взгляд, правильнее было бы отнести к роду *Cribrinopsis*.

в 16 экзоцелях между парами первого и второго циклов в числе, кратном восьми, поэтому в теле взрослых актиний этого вида чаще всего преобладает октомерная симметрия. Изредка встречаются особи *Stomphia coccinea*, у которых имеется не 10, а 12 пар мезентериев второго цикла — по 2 пары во всех первичных экзоцелях [Carligen, 1921: text-fig. 210]. Такие животные сохраняют гексамерную симметрию, так как число вторичных экзоцелей (18 экзоцелей), а следовательно, и число мезентериальных пар последующих циклов остается кратным шести.

Как было показано, изменение порядка симметрии происходит позже полного формирования цикла протомезентериев и осуществляется путем вставки в этот первый или во второй мезентериальный цикл добавочных мезентериальных пар. Тенденция к образованию дополнительных мезентериальных пар нередко проявляется и на более поздних стадиях развития, при формировании третьего и более поздних циклов; тогда в отдельных экзоцелях появляются излишние пары.

Все рассмотренные выше случаи расположения мезентериев у актиний несомненно должны быть отнесены к наиболее широко распространенному гексамерному типу. Упомянутые отклонения могут рассматриваться как необычные варианты того же гексамерного способа развития мезентериальных циклов, искаженного неодновременным появлением мезентериев первого, второго или более поздних циклов. Порядок симметрии исходно задан наличием 6 пар протомезентериев и закладкой метамезентериальных пар в постоянно удваивающихся меристематических зонах, лежащих в экзоцелях. Но не все полипы, ныне относимые к отряду Actiniaria, обладают таким способом формирования мезентериальных циклов. Среди них есть животные с принципиально иной закладкой метамезентериев; таковы *Exocoelactiidae*, *Halcuriidae* и *Actinernidae*.

Симметрия Exocoelactiidae

Необычным способом роста отличаются актинии сем. *Exocoelactiidae*, хотя, подобно всем рассмотренным выше, они имеют строгую радиальную симметрию и закладка метамезентериальных пар у них также происходит в экзоцелях (рис. 4: 1, 2).

Формирование протомезентериев не прослежено, предположительно их 6 пар, как обычно. Исходя из этого, 12 самых крупных, имеющихся у взрослого полипа, мезентериальных пар проще всего интерпретировать как два гексамерных цикла. Все последующие мезентерии закладываются по середине экзоцелей, разделяющих пары первого и второго циклов, следовательно, имеется только 12 меристематических зон. На рис. 4: 2 изображен узкий сектор, включающий одну такую зону. В ней одновременно закладывается по 2 молодые мезентериальные пары каждого вновь появляющегося цикла. Пары состоят из неравно развитых мезентериев, причем более крупный всегда повернут своим мускульным валikom к ближайшей паре первого или второго цикла. Благодаря этому создается поверхностное сходство с расположением мезентериев по правилу актиностолы. Но поскольку число меристематических зон фиксировано и равно двенадцати, третий, четвертый и все последующие циклы включают по 24 мезентериальные пары. Увеличение числа мезентериев у *Exocoelactis tuberosa* [Hertwig, 1882] может быть описано так: 6 пар первого + 6 второго + 24 третьего цикла + 24 + 24 + 24..., а у *Actinostola* — 6 + 6 + 12 + 24 + 48...

Симметрия Halcuriidae и Actinernidae

Своеобразным расположением мезентериев замечательны *Halcuriidae* и *Actinernidae*. Их сходство с остальными актиниями ограничивает-

ся наличием 6 самых крупных пар мезентериев, по-видимому соответствующих протомезентериям. Все последующие мезентерии развиваются в 4 латеральных эндоцелях, причем мускульные валики мезентериев второго, третьего и дальнейших циклов направлены врозь, т. е. лежат

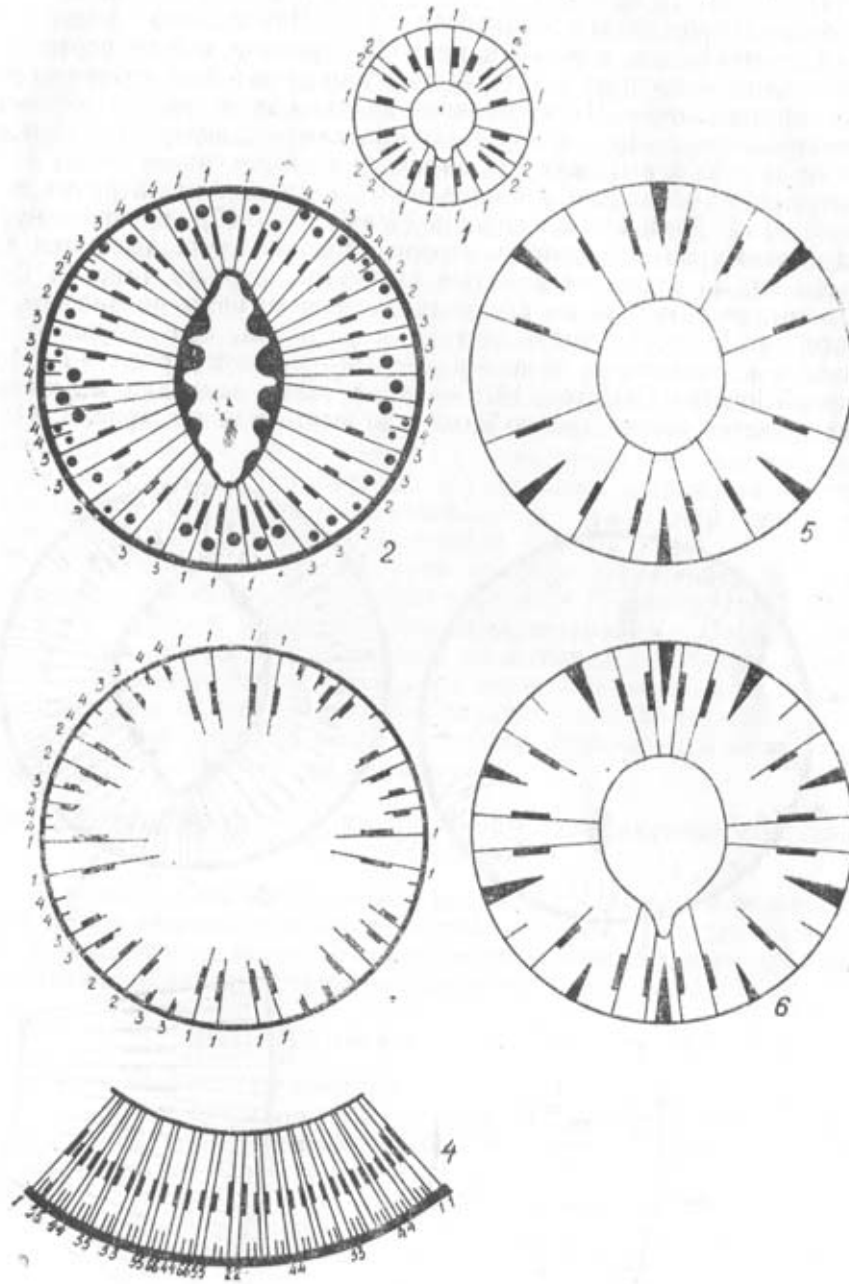


Рис. 3. Расположение мезентериев Halcuriidae, Actinernidae и Rugosa: 1 — *Carligenia desiderata* (по: [Stephenson, 1918]); 2, 3 — молодой полип *Synhalcurias elegans* (2 — верхняя, 3 — нижняя части тела, ниже глотки); черными кружками показаны относительные размеры и расположение щупалец; 4 — *Isactinernus quadrilobatus*, шесть правильных перемежающихся мезентерияльных циклов в одном первичном эндоцеле; 5, 6 — взаимное расположение мезентериев и склеросепт у ругоз (5 — один цикл, 6 — два цикла; (2—6 по: [Carlgren, 1918]). Мезентерии 1—6-го циклов обозначены арабскими цифрами

на наружной стороне мезентериев, составляющих пару. Обе эти особенности резко выделяют Halcuriidae и Actinernidae среди всех характеризующихся парной закладкой мезентериев коралловых полипов (Zoantharia, Corallimorpharia, Ptychodactiaria, типичных Actiniaria и Madreporaria).

Carlgrenia desiderata Stephenson, 1918 (Halcuriidae) имеет 6 пар крупных мезентериев первого цикла. По середине между первичными мезентериями каждой из 4 латеральных пар лежат 2 мезентерия следующего, второго цикла. Их мускульные валики ориентированы необычно: они направлены не друг к другу (внутри камеры, ограниченной мезентериями данной пары), как это бывает у всех других актиний, а друг от друга, т. е. обращены к ближайшим мезентериям первого цикла (рис. 3: 1). У *Synhalcurias elegans* (Wasilieff, 1908) в промежутках между мезентериями первого и второго циклов закладываются пары третьего цикла, также повернутые валиками наружу (рис. 3: 2—3). Как нетрудно заметить на рисунках, некоторые пары последнего, четвертого, цикла *Synhalcurias* отстают в развитии, чем нарушают правильность в симметрии. У полипа другого близкого рода — *Isactinernus quadrilobatus* Carlgren, 1918 — та же схема закладки мезентериев выдерживается более стройно вплоть до шестого цикла (рис. 3: 4).

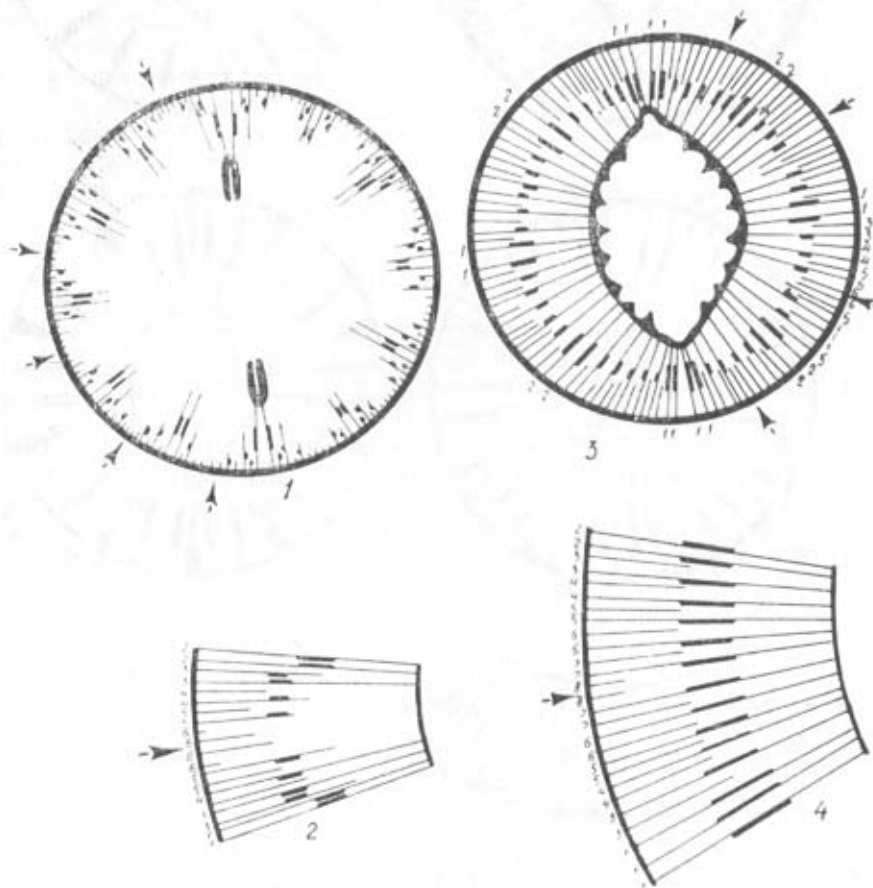


Рис. 4. Расположение мезентериев Euscoelactidae и Actinernidae с ограниченным числом меристематических зон: 1, 2 — *Euscoelactis tuberosa*, в нижней части тела — 1; сектор, включающий одну из 12 меристематических зон, в верхней части тела — 2; 3 — *Actinernus nobilis*, верхняя часть тела; 4 — *Actinernus robustus*, сектор, включающий одну из 8 меристематических зон (по: [Cargren, 1918])

Большинство представителей обсуждаемых семейств, среди них *Halcurias* (*Halcuriidae*), *Synhalcurias* и *Isactinernus* (*Actinernidae*), обладает постоянно умножающимися зонами закладки мезентериев, в то время как *Actinernus* имеет ограниченное число меристематических зон. *Actinernus nobilis* Verrill, 1879 и другие виды этого рода имеют, подобно остальным *Halcuriidae* и *Actinernidae*, 10 пар самых крупных мезентериев (6 пар первого и 4 пары второго цикла). Но так как все последующие мезентериальные пары возникают в меристематических зонах, лежащих по середине между парами первого и второго циклов, число меристематических зон ограничено. Оно зависит от числа пар второго цикла и при наличии четырех пар второго цикла равно восьми (рис. 4: 3). Описанное выше на примере *Actiniidae* и *Actinostolidae* образование дополнительных пар старших циклов и в этом случае неизбежно вызывает изменение порядка симметрии. Вставка во второй цикл каждой излишней мезентериальной пары приводит к увеличению числа меристематических зон на единицу: при 4 вторичных парах у *Actinopernus nobilis* наблюдается 8 меристематических зон, при 6—10 [Carlgren, 1918, fig. 10]. В некоторых особенно быстро развивающихся эндоцелях первого порядка встречается до 4 меристематические зоны; это вызывает нарушение радиальной симметрии полипа. Отсюда ясно, что расположение мезентериев *Actinernus* (с фиксированным числом меристематических зон) — лишь частный случай более широко распространенного типа (с постоянно увеличивающимся числом зон), свойственного всем прочим *Halcuriidae* и *Actinernidae*.

На рисунке 4: 4 показано расположение мезентериев в одной из 8 меристематических зон *Actinernus robustus* [Hertwig, 1882]. Этот вид обладает наиболее многочисленными мезентериями. Пары третьего — седьмого циклов состоят из неравно развитых мезентериев. Более крупный из них лежит ближе к середине меристематической зоны. В самой середине зоны видны 2 маленьких зачатка — это более крупные мезентерии из 2 пар восьмого цикла. 2 других, отстающих в росте, мезентерия восьмого цикла еще не появились.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ СИММЕТРИЮ КОРАЛЛОВОГО ПОЛИПА

Как было показано в первом разделе, симметрия кораллового полипа в ходе индивидуального развития меняется. Попытаемся выделить стадии, на которых происходит изменение симметрии, и указать признаки влияющие на симметрию взрослого полипа (рис. 5).

Билатеральная закладка мезентериев

У всех коралловых полипов первые 6 или 8 протомезентериев не образуют мезентериальных пар (pairs), состоящих из сближенных по 2 мезентериев, а располагаются «билатеральными парами» (couples), т. е. билатерально симметрично плоскости глотки. При этом ориентация мускульных валиков может быть самой разной. У *Octocorallia* все валики повернуты в одну сторону — к одному из направляющих эндоцелей. Этот эндоцель условно считают вентральным. Так же ориентированы и протомезентерии личинки *Seriantharia* (имеющей, по мнению разных авторов, 6 или 8 протомезентериев). У *Zoantharia*, *Madreporaria* и подавляющего большинства *Actiniaria* вентральные направляющие повернуты навстречу всем остальным протомезентериям и несут мускульные валики на наружной стороне. У *Antipatharia* мускульные валики обеих направляющих пар могут лежать либо на наружной, либо на внутренней стороне мезентериев. Во всех перечисленных случаях положение валиков 2 или 4 латеральных мезентериев делает симметрию молодого

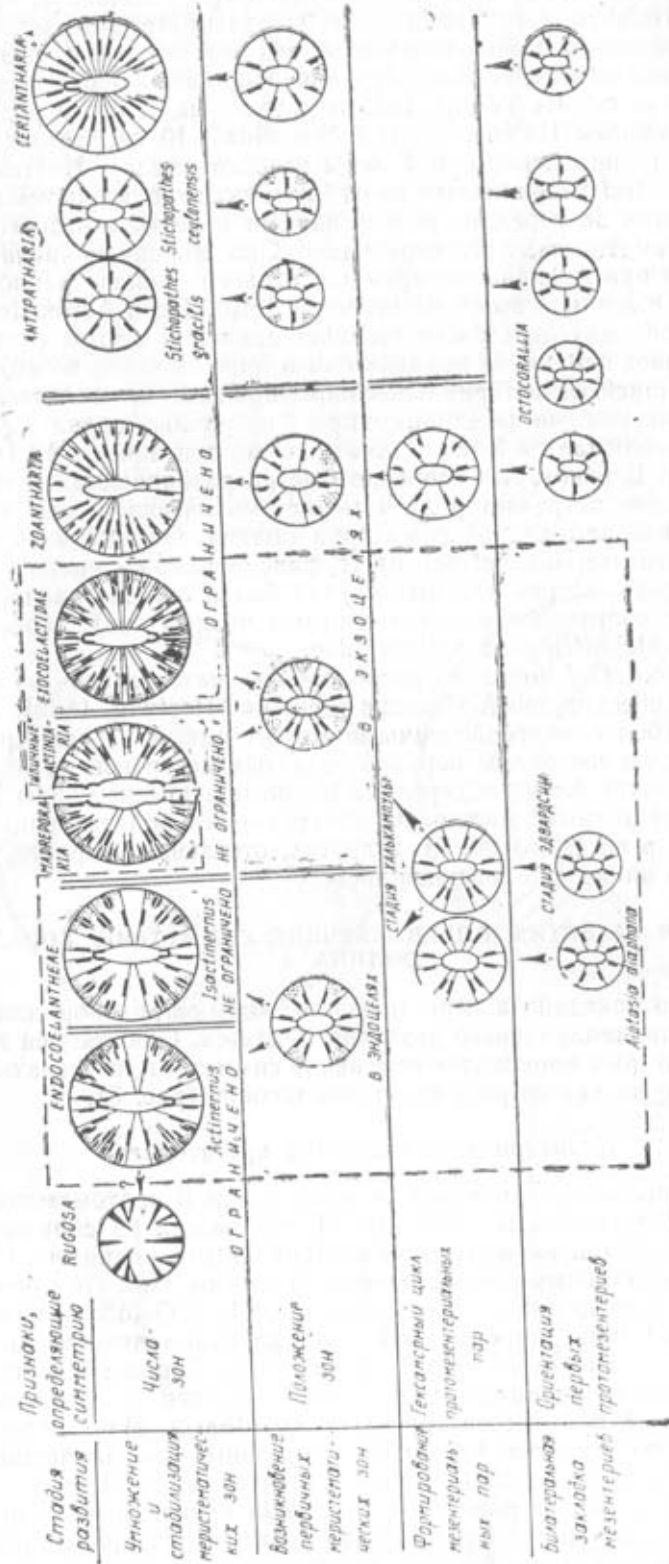


Рис. 5. Особенности развития, определяющие симметрию коралового полипа

полипа билатеральной. Единственное исключение — *Aiptasia diaphana*. У этого вида актиний 4 латеральных протомезентерия попарно повернуты мускульными валиками навстречу друг другу, поэтому вентральную и дорзальную стороны выделить невозможно, и полип уже на стадии 8 протомезентериев имеет бирадиальную симметрию.

На стадии билатеральной закладки мезентериев признаком, определяющим симметрию полипа, служит ориентация первых протомезентериев. Сам характер их закладки допускает только билатеральную и бирадиальную симметрию, причем, как мы видели, оба варианта представлены среди *Actiniaria*. Казалось бы, ориентация самых первых мезентериев должна оказывать большое влияние на симметрию взрослого полипа, но из билатерально-симметричной молодежи большинства *Actiniaria*, развивающихся по типу *Edwardsia*, вырастают такие же радиально-симметричные актинии, как из бирадиально-симметричной молодежи *Aiptasia*.

Полипы *Octocorallia* (*Stolonifera*, *Telestacea*, *Xeniidea*, *Alcyonacea*, *Tubiporidae*, *Helioporidea*, *Gorgonacea*, *Pennatulacea*), заканчивающие развитие на стадии 8 первых протомезентериев, сохраняют признаки билатеральной симметрии в дефинитивном состоянии. Дефинитивная симметрия остальных коралловых полипов не зависит от ориентации первых мезентериев и определяется на более поздних стадиях.

Формирование мезентериальных пар

При дальнейшем развитии признаком, определяющим симметрию молодого полипа, оказывается наличие или отсутствие мезентериальных пар: животные, формирующие мезентериальные пары, приобретают строгую радиальную симметрию (которая, однако, может утрачиваться вторично); животные, не образующие мезентериальных пар, сохраняют билатеральную закладку и расположение мезентериев.

У *Actiniaria* и *Madreporaria* возле каждого из латеральных протомезентериев развивается еще один. Так образуется правильный гексамерный цикл протомезентериев. Обычно 4 последних протомезентерия вырастают с вентральной стороны от уже имеющихся латеральных мезентериев и несут мускульные валики на своей дорзальной поверхности. Только у *Aiptasia diaphana* они встраиваются между латеральными протомезентериями, будучи повернуты мускульными валиками дорзальные — в дорзальном, вентральные — в вентральном направлении. На стадии халькампулы, после того как вновь возникшие протомезентерии достигнут глотки, прежние различия в расположении мезентериев (по типу *Edwardsia* и по типу *Adamsia*) полностью исчезают. Молодь *Zoantharia* не отличается от типичной халькампулы расположением и ориентацией мезентериев, но дорзальная пара направляющих возникает позже, одновременно с достраиванием латеральных протомезентериальных пар.

Именно на стадии формирования мезентериальных пар устанавливается радиальная симметрия мускулатуры и всего тела, весьма характерная для крупных одиночных полипов. Все развивающиеся в дальнейшем мезентерии — метамезентерии — закладываются у актиний, мадрепоровых кораллов и зоантарий всегда парами, состоящими из 2 сближенных мезентериев, повернутых мускульными валиками друг к другу либо в противоположные стороны.

Резко отличаются от актиний, мадрепоровых и зоантарий полипы *Ceriantharia* и *Antipatharia*: стадия достройки протомезентериальных пар у них отсутствует. Их мезентерии на любом этапе онтогенеза располагаются только билатеральными парами. Метамезентерии возникают по одному с каждой стороны от плоскости глотки, так же, как закла-

дывались протомезентерии, причем симметрия тела полипа существенно не меняется и в течение всей жизни сохраняет явные признаки билатеральности.

Возникновение первичных меристематических зон

У растущего полипа образование новых мезентериев происходит не по всему периметру тела, а только в меристематических зонах. Симметрия мезентериальных циклов, а именно положение плоскостей симметрии, зависит от положения меристематических зон и определяется на стадии возникновения первичных меристематических зон.

Молодой полип на стадии халькампулы поделен 12 мезентериями на 6 эндо- и 6 экзоцелей. Числом их и ограничено число первичных (первого порядка) меристематических зон, причем зоны функционируют либо только в экзо-, либо только в эндоцелях. В первом случае могут действовать 6 первичных меристематических зон, по числу экзоцелей первого порядка (актинии, мадрепоровые кораллы). Во втором случае образуется всего 4 зоны, лежащие в эндоцеле каждой из латеральных протомезентериальных пар* (Halcuriidae и Actinernidae).

В соответствии с этим большинство Actiniaria и Madreporaria сохраняет гексамерную симметрию, возникшую уже на стадии халькампулы, в то время как в теле Halcuriidae и Actinernidae по мере развития метамезентериев преобладает тетрамерная симметрия. Необходимо подчеркнуть, что в обоих случаях сохраняются также возникшие на стадии халькампулы элементы бирадиальной симметрии (2 пары направляющих мезентериев, щелевидная глотка, сифоноглифы).

Умножение и стабилизация меристематических зон

Позднее, по мере роста полипа, меристематические зоны способны неограниченно увеличиваться в числе, постоянно разделяясь надвое. Это наблюдается как у Isactinernus (Actinernidae) при расположении зон в эндоцелях, так и у большинства актиний и мадрепоровых кораллов, имеющих меристематические зоны в экзоцелях. Но неограниченное умножение зон даже у крупных полипов встречается не всегда. В разных группах, безусловно независимо, проявляется тенденция к стабилизации меристематических зон. Число их уменьшается, и площадь этих, вероятно, наиболее уязвимых участков сокращается.

Наличие немногих постоянно действующих в определенных местах зон закладки мезентериев изменяет общую картину расположения мезентериев. Молодые пары уже не перемежаются со старыми, а сдвигаются в сторону от середины зоны, уступая место вновь и вновь возникающим (рис. 4: 2, 4). Ограничение числа меристематических зон, в которых возникают мезентериальные пары, накладывает отпечаток на организацию самих пар. В каждой паре более сильно развит один из мезентериев, снабженный более крупным мускульным валиком. Так устанавливается симметрия мускулатуры относительно меристематической зоны взамен симметрии мускулов каждой мезентериальной пары относительно ее эндоцеля.

Само по себе ограничение числа зон, как и неизменное их умножение, не исключает радиальной симметрии мезентериев и всего тела по-

* В эндоцелях направляющих мезентериальных пар, поддерживающих сифоноглифы, меристематические зоны, как правило, не возникают, но Хайман [Huyan, 1940, p. 601, 608] упоминает об образовании несовершенных склеросепт (а следовательно, и мезентериев) в вентральном или в вентральном и дорзальном направляющих эндоцелях у Acropora и Porites (Madreporaria). К сожалению, источник этих сведений не указан.

липа. В принципе радиальная симметрия могла бы сохраняться при сокращении числа зон до двух, но у крупного, постоянно растущего полипа их все же бывает больше: Exocoelactiidae имеют 12 зон, Actinernus (Actinernidae) — 8.

Билатеральное расположение меристематических зон вызывает билатеральное же расположение мезентериев. 4 билатерально расположенные зоны имеют многие Rugosa, происходящие, если верна гипотеза Карлгрена [Carlgren, 1914, 1918], от форм, близких к Actinernidae. Утрата радиальной симметрии у них связана с боковым прикреплением к субстрату [Яковлев, 1910]. Зоантарии обладают всего 2 сближенными меристематическими зонами, лежащими в 2 соседних экзоцелях по сторонам от вентральной пары направляющих, но билатеральность полипов зоантарий, вероятно, не связана с условиями обитания (подробнее этот вопрос будет рассмотрен в следующем разделе).

Билатеральная симметрия мускулатуры делает ее непригодной для правильного сокращения внешне радиально-симметричного тела полипа независимо от того, возникла ли она в результате закладки мезентериев билатеральными парами, как у цериантарий и антипатарий, или в результате закладки истинных мезентериальных пар в билатерально-симметричных меристематических зонах, как у зоантарий. Поэтому билатерально-симметричные мускулы мезентериев встречаются только у тех животных, которые мало ими пользуются. Некрупные полипы преимущественно колониальных зоантарий не имеют толстых мускульных валиков. У антипатарий валики развиты так слабо, что не у всех видов удается рассмотреть их ориентацию. Что же касается цериантарий, то они, хотя и способны сильно сокращаться в длину, используют для этого мощный слой эктодермальных мускулов, тогда как мезентериальные мускулы рудиментарны.

Итак, на последнем этапе развития коралловые полипы могут сохранять способность к правильному умножению меристематических зон, число которых часто лимитировано только размерами тела, но может наблюдаться и стабилизация зон роста. При этом ограничение числа зон резко влияет не только на число антимеров, но и на характер расположения мезентериев в каждом из радиально-симметричных секторов, совмещающихся при повороте вокруг оси тела. Поэтому ограниченное и не ограниченное число зон — признак, вызывающий наиболее яркие различия в симметрии взрослых полипов.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ВЫВОДЫ

Значение числа антимеров

Мезентериальные пары

При построении системы актиний (Actiniaria, syn. Malacodermata) Рихард Гертвиг [Hertwig, 1882] поделил все разнообразие известных ему одиночных бесскелетных коралловых полипов на шесть триб: Hexactiniae, Paractiniae, Monactiniae, Edwardsiae, Zoantheae, Ceriantheae. В основу таксономического деления Гертвигом положены тип симметрии (билатеральная, радиальная) и число антимеров (щупалец, мезентериев).

К Hexactiniae были отнесены полипы с гексамерно расположенными и организованными в пары мезентериями, мускульные валики которых обращены в эндоцель на всех парах, кроме двух направляющих, где ориентация мускулов обратная.

Paractiniae, т. е. «близкие к актиниям», были выделены в самостоятельную группу из-за отклонения порядка симметрии от свойственной гексактиниям симметрии шестого порядка. Обнаружение у представителя этой группы *Sicyonis crassa* Hertwig, 1882 октомерной симметрии

(кратной четырем) послужило для Гертвига поводом к обсуждению их сходства с *Tetracorallia* (= *Rugosa*). Однако теперь *Sicyonis* относят к сем. *Actinostolidae*, многие представители которого имеют октомерное расположение мезентериев, формирующееся все же из гексамерного. Описание второго помещенного в эту трибу вида — *Polyoripis striata* Hertwig, 1882, — не позволяет точно установить его систематическую принадлежность, но и не содержит признаков, которые бы не допускали отнесения этого вида к типичным актиниям (к гексактиниям Гертвига).

Гертвиг предполагал наличие у *Edwardsiae* только 8 мезентериев, в связи с чем считал их октомерными с элементами билатеральной симметрии животными, сходными в этом отношении с *Alcyonaria*. В действительности же не только *Edwardsiidae*, но все гексактинии на стадии эдвардсии имеют октомерное расположение мезентериев, которое затем неизменно преобразуется в гексамерное.

Основанием для выделения трибы *Monauleae* послужило наличие у их единственного представителя *Scytophorus striatus* 7 «пар» мезентериев. Однако сравнение с *Pentactinia* и *Halcampoides* позволило Карлгрену отнести *Scytophorus* к сем. *Halcampoididae*, большинство представителей которого имеет типичную симметрию гексактиний.

Две последние трибы — *Zoantheae* и *Ceriantheae* — благодаря нециклическому, а у цериантарий и непарному [Hartog, 1977] расположению мезентериев ныне выделены из состава *Actiniaria* и рассматриваются как самостоятельные отряды: *Zoantharia* и *Ceriantharia*.

Изучение не только геометрических картин симметрии тела животного, но и способа их формирования в онтогенезе полипа позволяет более полно оценить сходство и различие между животными. По мере развития систематики все группы актиний, выделенные только по числу радиально-симметричных органов, были объединены с основным ядром — гексактиниями. Поэтому необычное число антимеров можно считать верным признаком отклонений от наиболее широко распространенного типа развития, свойственного гексактиниям, но надежным основанием для выделения таксонов оно служить не может.

Меристематические зоны

Для полипов отряда *Actiniaria* (в современном, более узком, чем у Гертвигов, понимании) характерны многочисленные, постоянно удваивающиеся меристематические зоны. Число зон у типичных гексактиний ограничено величиной животного, хотя некоторое влияние, вероятно, могут оказывать условия обитания. Так, червеобразные актинии, которые зарываются в грунт, при значительной длине тела (5—10 см) имеют немного мезентериев — один-два цикла. В противоположность им виды, селящиеся на твердом субстрате и в зрелом состоянии достигающие больших размеров (иногда до 1 м), уже в раннем возрасте развивают 3—4 мезентериальных цикла, а меристематические зоны возникают между каждыми двумя соседними парами мезентериев (рис. 1: 11). Такое же неограниченное возрастание числа зон наблюдается среди *Halcuriidae* и *Actinernidae* (рис. 3: 3, 4). Однако как при закладке мезентериев в экзоцелях (*Exocoelactiidae*), так и в эндоцелях (*Actinernidae*) возможна стабилизация меристематических зон. *Exocoelactiidae* обладают 12 постоянно действующими, не меняющими своего положения зонами. Такой способ роста не находит аналогий среди ближайших к ним семейств с экзоцельной закладкой мезентериев, поэтому симметрия *Exocoelactiidae* представляется совершенно своеобразной. Тем не менее, сравнив их с *Halcuriidae* и *Actinernidae*, среди которых обнаруживается ряд переходов от неограниченного (*Isactinernus quadrilobatus* — рис. 3: 4) до стабилизированного числа

меристематических зон (*Actinernus* — рис. 4: 3), нужно признать, что расположение мезентериев, специфичное для *Exocoelactiidae*, легко может возникнуть при ограничении числа зон типичных гексактиний. Необычное строение зон (две серии расходящихся от места закладки последовательно увеличивающихся в размерах мезентериев — рис. 4: 1, 2) — результат простого сокращения их числа. Сходным образом выглядит единственная меристематическая зона полипа цериантарий, а две располагающиеся рядом зоны зоантарий, каждая из которых наращивает мезентеринальные пары только в одну сторону, подобны половинкам меристематической зоны *Exocoelactiidae*.

Таким образом, тенденция к стабилизации зон роста служит одной из причин появления aberrантных форм симметрии, но малое число меристематических зон и усложненная структура самой зоны, обнаруженные в разных группах коралловых полипов, не должны истолковываться как исходные и таксономически важные признаки. В полном соответствии с этим заключением представители *Actinernidae*, четко различающиеся по симметрии, но сходные по многим прочим признакам, еще в начале века были объединены Карлгреном в одно семейство [Carlgrén, 1918].

Предлагаемые изменения в системе Anthozoa

Симметрия коралловых полипов, как уже говорилось, со времен Геккеля и братьев Гертвигов лежит в основе классификации этой группы. Первоначальная схема Геккеля базировалась на представлении о большой значимости числа антимеров. Класс *Anthozoa* был поделен на три подкласса: *Tetracorallia* (= *Rugosa*) — четырехлучевых, *Hexacorallia* — шестилучевых и *Octocorallia* — восьмилучевых кораллов. Затем Р. Гертвигом, также на основании числа антимеров, все бесскелетные неколонизальные кораллы (*Actiniaria* в понимании Гертвига, т. е. все *Hexacorallia*, кроме антипатарий и мадрепоровых) были поделены на трибы. Позднее, без теоретической оценки важности числа антимеров, *Rugosa* были признаны одним из отрядов *Hexacorallia*, и подкласс *Tetracorallia* ныне исключен из системы. Трибы Гертвига были отчасти объединены, отчасти стали рассматриваться в качестве самостоятельных отрядов *Zoantharia* и *Ceriantaria*. Причиной тому послужили новые данные о разнообразии симметрии коралловых полипов. Изложенные выше соображения о взаимной связи форм симметрии позволяют понять некоторые морфологические закономерности развития группы и послужат усовершенствованию системы *Anthozoa*.

Предлагаемая классификация *Anthozoa* (см. схему) не соответствует общепринятым представлениям. Обычно *Ceriantharia* и *Antipatharia* объединяют вместе с *Actiniaria*, *Madreporaria* и *Zoantharia* в подклассе *Hexacorallia* [Human, 1940; Pax, 1940; Догель, 1975; и др.], но, как было показано выше, к этому нет никаких оснований. По расположению мезентериев цериантарии и антипатарии принципиально отличаются от других коралловых полипов. В. Н. Беклемишев [1952] в «Системе животного царства», предпосланной его книге, впервые выделил их в самостоятельные подклассы, что, на мой взгляд, наилучшим образом отражает степень их филогенетического родства с остальными коралловыми полипами. Придерживаясь этой точки зрения, ныне живущих *Anthozoa* необходимо делить не на два (*Hexacorallia* и *Octocorallia*), как это делал Геккель, а на четыре подкласса: 1 — *Hexacorallia*, 2 — *Ceriantharia*, 3 — *Octocorallia*, 4 — *Antipatharia*.

1. Наиболее ярким признаком *Hexacorallia* может служить наличие 6 пар протомезентериев, определяющее их радиальную, первоначально гексамерную симметрию.

Схема классификации Anthozoa

Мезентерии расположены парами	Имеется 6 пар протомезентериев, вслед за ними развиваются метамезентерии... — подкласс Hexacorallia	Закладка метамезентериев в экзоцелях — надотряд Hexactiniidae отряд Actinaria Madreporaria Zoantharia Ptychodactylaria Corallimorpharia
Мезентерии не образуют истинных пар	Имеется 6 или 8 протомезентериев, вслед за ними развиваются метамезентерии... Колонии. Развитие полипа подавлено. Закладка метамезентериев не локализована на одной зоне — подкласс Antipatharia Одиночные крупные полипы с единственной зоной закладки мезентериев — подкласс Ceriantharia	Закладка метамезентериев в эндоцелях — надотряд Endocoelanthida отряд Endocoelantharia
	Имеется 8 протомезентериев, метамезентерии отсутствуют... — подкласс Octocorallia	

2. Главное отличие Ceriantharia в том, что их метамезентерии закладываются совершенно так же, как протомезентерии. Фаза достройки протомезентерияльных пар, по всей видимости, исходно отсутствует, полип на всех стадиях онтогенеза остается билатерально-симметричным.

3. Развитие полипа Octocorallia заканчивается до того, как наступает стадия закладки метамезентериев, парной или непарной. По числу и расположению мезентериев зрелые полипы восьмилучевых кораллов вполне соответствуют полипам шестилучевых, находящимся на стадии эдвардсии. Единственная черта, указывающая на близость восьмилучевых скорее к цериантариям, чем к шестилучевым кораллам, — это ориентация двух вентральных мезентериев, повернутых своими мускульными валиками друг к другу. Такое расположение мускулов исключает правильную радиальную симметрию полипа даже при условии достройки латеральных протомезентерияльных пар и, очевидно, свидетельствует о том, что билатеральная симметрия полипов Octocorallia соответствует их первичному состоянию, а не приобретена в результате образования колоний.

4. Расположение мезентериев Antipatharia допускает два толкования их происхождения. Если непарная, билатеральная, закладка мезентериев — результат уменьшения размеров полипа и вытягивания его тела вдоль ветви колонии, то антипатарий можно сблизить с шестилучевыми кораллами. Основной аргумент в пользу этой точки зрения — положение мускульных валиков на дорзальных и вентральных протомезентериях, допускающее (в отличие от восьмилучевых кораллов) приобретение радиальной симметрии в случае достройки латеральных пар. Если же билатеральная закладка мезентериев соответствует исходному для антипатарий состоянию, они безусловно весьма близки к цериантариям. Современный способ наращивания мезентериев у антипатарий и цериантарий настолько сходен, что их отнесение к самостоятельным

подклассам представляется оправданным только ввиду резких различий по другим признакам, не связанным прямо с симметрией тела (колониальность, скелет и пр.).

В пределах подкл. *Hexacoellia* наиболее важным признаком, определяющим симметрию полипа, служит положение первичных меристематических зон, т. е. экзоцельная или эндоцельная закладка мезентериев. После появления 6 пар протомезентериев, свойственных всем шестилучевым кораллам без исключения, метамезентериальные пары в подавляющем большинстве случаев возникают в экзоцелях. В составе только двух семейств — *Halcuriidae* и *Actinernidae* — объединены полипы, мезентериальные пары которых развиваются в эндоцелях. Другая своеобразная черта этих животных, возможно связанная с необычным положением меристематических зон, состоит в том, что мускульные валки мезентериев всех, кроме первого, циклов повернуты врозь. Основываясь на этих признаках, Карлгрен выделил *Halcuriidae* и *Actinernidae* в самостоятельную группу *Endocoelanthae* (подотряд в составе отряда *Actiniaria* [Carlgrén, 1936, 1949]). В таблице, посвященной особенностям развития, определяющим симметрию (рис. 5), пунктирной линией очерчены те формы симметрии полипа, которые наблюдаются у групп, ныне объединяемых в отряд *Actiniaria*. В составе отряда оказались животные с принципиально различными типами расположения мезентериев — *Endocoelanthae* и «типичные» актинии (*Hexactiniae* Гертвига). Ни один из этих двух типов нельзя считать более совершенным, происходящим от другого. Видимо, они возникли независимо, как два варианта парной закладки метамезентериев, и характеризуют два обособленных таксона.

В работах Карлгрена [1914, 1918], специально посвященных анатомии *Endocoelanthae*, высказаны интересные соображения об их возможном родстве с ископаемыми кораллами отряда *Rugosa*. Схемы Карлгрена (рис. 3: 5, 6) показывают, каким образом задержка в развитии мезентериев и склеросепт с дорзальной стороны полипа приводит к формированию характерного для одиночных ругоз типа из изученного Карлгренем расположения мезентериев *Actinernus*. Не обсуждая надежности этих построений, необходимо отметить (на что обращает внимание и сам автор гипотезы), что симметрия *Rugosa* исследована по склеросептам, а бесскелетных *Halcuriidae* и *Actinernidae* — по мезентериям. Следовательно, родство этих групп остается сомнительным до тех пор, пока среди современных скелетообразующих кораллов не будет обнаружена группа, сходная с *Halcuriidae* и *Actinernidae* строением мягкого тела полипа. Главный аргумент в пользу сближения ругоз с *Endocoelanthae* — это действительно большое сходство симметрии *Actinernidae* (с ограниченным числом меристематических зон) с симметрией некоторых одиночных четырехлучевых кораллов, имевших 4, иногда 8 (*Goniophillum*), билатерально расположенных меристематических зон [Carlgrén, 1918].

Однако сокращение числа зон наблюдается как при эндоцельной, так и при экзоцельной закладке мезентериев, поэтому возникновение специфичной для ругоз картины расположения склеросепт принципиально возможно и при закладке метамезентериев в экзоцелях, характерной для современных мадрепоровых кораллов.

Если *Endocoelanthae* немногочисленны, то полипы с экзоцельной закладкой составляют весьма обширную группу, дальнейшее разделение которой проводится по признакам скелета, мускулатуры, колониальности и пр. К этой группе принадлежат прежде всего наиболее «типичные» гексамерные *Actiniaria*, которые были выделены Гертвигом в трибу *Hexactiniae*. Современные представления о формировании мезентериальных циклов позволяют объединить с гексактиниями также

окто-, декамерных и всех других Actiniaria, обладающих экзоцельной закладкой мезентериев. Даже Exocoelactiidae с их 12 неделяющимися меристематическими зонами, видимо, могут быть отнесены к гексактиниям, поскольку отличаются от них лишь ограниченным числом зон.

Необходимо подчеркнуть, что в отношении симметрии полипы отряда Madreporaria не отличаются от гексактиний. Развитие мягких тканей у особей обеих групп происходит совершенно сходным образом. Скелет мадрепоровых строго следует за мягким телом, заполняя каждый возникающий эндоцель новой склеросептой. Поскольку характер закладки мезентериев у изученных в этом отношении мадрепоровых тот же, что и у гексактиний, естественно ожидать, что и нарушения в расположении склеросепт будут подобны тем, которые подробно рассмотрены на материале актиний. Действительно, в сем. Stylinidae встречаются гекса-, окто-, и декамерные представители, такие же, как среди Actiniidae и Actinostolidae. Причина изменения порядка симметрии несомненно заключается во вставке в первый цикл дополнительных мезентериальных пар и лежащих между ними склеросепт.

Еще одним важным признаком, сближающим мадрепоровых кораллов и актиний, можно назвать тонкое строение их тканей. Ван-Прает [Van-Praët, 1977] на основании электронно-микроскопического исследования *Harplangia durotrix* (Madreporaria) констатирует, что гистологическое строение щупалец, книдогландулярного тракта, мезентериальных филламентов и энтодермы указывает на связь актиний и склерактиний (т. е. мадрепоровых кораллов).

Близки к гексактиниям также Corallimorpharia и Ptychodactiaria, выделенные Карлгреном в самостоятельные отряды [Carlgren, 1941, 1949]. Основанием для их обособления от Actinaria послужило своеобразное строение верхней части мезентериальных филламентов птиходактиарий, наличие акросфер на щупальцах кораллиморфарий, отсутствие ресничного тракта на филламентах и базилярных мышцах у полипов обоих отрядов, крайне слабое развитие всей мускулатуры. Расположение мезентериев, однако, отличается только частыми нарушениями правильной радиальной симметрии. Новые данные о книдоме — наборе стрекательных капсул — кораллиморфарий также указывают на их близость к крупным мадрепоровым полипам Balanophyllia (Dendrophylliidae), Caryophyllia (Caryophylliidae) и др. [Schmidt, 1972]. Шмидт находит, что книдом кораллиморфарий *Corynactis viridis* [Allman, 1846] из сем. Corallimorphidae совершенно сходен с книдомом изученных им мадрепоровых, отличаясь лишь несколькими свойственными только кораллиморфариям специфическими холотрихами. Студенистые полипы кораллиморфарий напоминают сравнимых с ними по размерам особей крупных мадрепоровых кораллов, часто снабженных на концах крупных несократимых щупалец акросферами (головчатыми вздутиями с многочисленными нематоцистами). Обладающий толстой, упругой мезоглеей *Corallimorphus antarcticus* Carlgren et Stephenson, 1929 (Corallimorphidae), по-видимому, представляет ту же жизненную форму, что и скелетообразующие одиночные кораллы. Опорную функцию вместо известковых склеросепт у него выполняет мезоглея. Кораллиморфарии плотно приклеиваются к камням и, вероятно, совершенно не передвигаются. Отсутствие сфинктера не дает этим животным возможности прятать ротовой диск. Таким образом, многие черты организации кораллиморфарий позволяют видеть в них своеобразных «бесскелетных мадрепоровых кораллов», утративших известковый скелет или исходно решающих задачу поддержания тела над субстратом не с помощью известковых пластин, а посредством упругой мезоглеи. Уместно отметить, что глубоководные Halcuriidae и Actinernidae тоже лишены сфинктера и защищают щупальца, складывая пирамидкой доли, на которые раз-

делен ротовой диск. Не исключено, что эта особенность, так же как слабо развитая мускулатура мезентериев и мощная мезоглея, указывает на происхождение *Endocoelanthae* от снабженных скелетом кораллов.

Труднее всего найти правильное положение в системе коралловых полипов для отряда *Zoantharia*. По характеру симметрии всего тела и по способу роста зоантарии наиболее близки к полипам подкласса *Ceriantharia*. Метамезентерии цериантарий закладываются в одной меристематической зоне, а зоантарий — в двух. Но каждая из двух зеркально-симметричных зон зоантарий, подобно половинкам единственной зоны цериантарий, формирует серию молодых мезентериев справа и слева от плоскости глотки. Поскольку все крупные метамезентерии зоантарий ориентированы, как и мезентерии цериантарий, мускульными валиками в одну сторону, сходство очень яркое. Однако все мезентерии зоантарий организованы в пары: возле каждого крупного мезентерия — макромезентерия — лежит недоразвитый мезентерий — микромезентерий. Наличие мезентериальных пар («истинных» пар — *pairs*, а не «билатеральных» пар — *couples*) свидетельствует о принадлежности зоантарий к подклассу *Hexacorallia*, а сходство с цериантариями вызвано только малым числом меристематических зон. Неравное развитие мезентериев в паре, как было показано выше (*Actinernus*, *Exocoelactis*), связано с локализацией закладки мезентериев в постоянно действующих, неделимых меристематических зонах. Поскольку у зоантарий зоны лежат в экзоцелях, их не может быть меньше двух. Заданная глоткой плоскость симметрии проходит через направляющие эндоцели, и единственная зона неизбежно располагалась бы асимметрично. Билатеральная симметрия зоантарий может рассматриваться либо как исходный, первичный признак группы, либо как результат сокращения числа меристематических зон гексактиний от неограниченно большого числа до двух. В пользу первого предположения, казалось бы, говорит строение эмбриона на стадии халькампулы: в то время как полипы других шестилучевых кораллов, заканчивая формирование первого гексамерного цикла мезентериев, приобретают радиальную симметрию, полипы зоантарий на этой и на всех последующих стадиях остаются билатеральными (дорзальная пара направляющих и 4 из 8 латеральных протомезентериев остаются недоразвитыми). Отказ от радиальной симметрии может произойти под влиянием условий обитания, как это наблюдается у ругоз (при боковом прикреплении к субстрату), но в таком случае расположение мускулатуры не может быть безразличным и мускульные валики всех макромезентериев (на микромезентериях мускулы рудиментарны) должны быть повернуты в вентральном либо дорзальном направлении. Кроме того, мускулатура зоантарий вообще развита слабо, и влияние на ее устройство способа прикрепления полипов или их поведенческих реакций сомнительно. Если же воздействие внешних факторов отсутствует и билатеральное расположение макромезентериев возникло вследствие особенностей развития мезентериальных пар при малом числе меристематических зон, то ориентация мускульных валиков может быть произвольной: у *Actinernus* мы наблюдаем макромезентерии, повернутые к середине меристематической зоны, а у *Exocoelactis* — к краям. Среди зоантарий «макропротомезентерии» и закладывающиеся в меристематических зонах «макрометамезентерии» направлены мускульными валиками навстречу друг другу (рис. 5). Этот факт, на мой взгляд, доказывает, что билатеральная симметрия зоантарий — не следствие условий обитания, а результат механики развития полипа при сокращенном до минимума числе меристематических зон. Если это так, то наличие 12 (*Exocoelactis*), 8 (*Actinernus*, *Goniophyllum*), 4 (одиночные ругозы) и 2 зон (зоанта-

рии) — ступени одного процесса, процесса закономерной стабилизации зон роста. Следовательно, присутствие у зоантарий всего 2 зон не препятствует их отнесению к гексактиниям, имеющим в основе своей симметрии неограниченно умножающиеся, гексамерно расположенные метриематические зоны.

Итак, гексактинии, т. е. исходно гексамерные коралловые полипы, обладающие 6 парами протомезентериев и лежащими в экзоцелях метамезентериальными парами, состоящими из мезентериев, повернутых мускульными валиками друг к другу, представляют собой группу гораздо более высокого ранга, чем полагал Гертвиг. К ним должны быть отнесены почти все шестилучевые кораллы, за исключением *Endocoelanthaeae* (и, возможно, также ругоз — *Rugosa*), составляющих таксон равного гексактиниям ранга. Чтобы сохранить привычный ранг отряда за общеизвестными группами — актиниями (собственно), madreporовыми кораллами и зоантариями — два крупных подразделения подкласса *Hexacorallia* целесообразно рассматривать как надотряды *Endocoelanthida* с единственным отрядом *Endocoelantharia* и *Hexactiniida* с пятью отрядами: *Actiniaria*, *Madreporaria*, *Zoantharia*, *Corallimorpharia*, *Ptychodactiaria*.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев В. Г. Новые формы актиний (Coelenterata, Anthozoa) из района Курильских островов. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1967, т. 43, с. 53—58.
- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: АН СССР, 1952. 698 с.
- Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1975. 559 с.
- Яковлев Н. Н. О происхождении характерных особенностей *Rugosa*. — Тр. Геол. ком., 1910, нов. сер., вып. 66, с. 1—16.
- Carlgren O. Ober *Pentactinia californica* n. g., n. sp. — Öfvers. Vet. — Akad. Förh., 1900, v. 57, S. 277—287.
- Carlgren O. On the genus *Porponia* and related genera. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 1914, v. 50, pt. 1, N 4, p. 49—71.
- Carlgren O. Die mesenterienanordnung der Halcuriiden. — Lunds Univ. Årsskrift. Lund — Leipzig, 1918, Bd 14, N 29. 38 S.
- Carlgren O. Actiniaria. Part I. — The Danish Ingolf-Exped. Copenhagen, 1921, v. 5, pt. 9. 241 p.
- Carlgren O. Actiniaria from New Zealand and its Subantarctic Islands. — Vid. Medd. Dansk Naturh. Foren. KØbenhavn, 1924, Bd 77, s. 179—261.
- Carlgren O. Some west American sea anemones. — J. Washington Acad. Sci., 1936, v. 26, N 1, p. 16—23.
- Carlgren O. Corallimorpharia, Actiniaria and Zoantharia. — Results Norwegian Sci. Exped. to Tristan da Cunha 1937—1938. Oslo, 1941, N 8, 12 p.
- Carlgren O. A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria. — K. Svenska Vet. Akad. Handl. Stockholm, 1949, Ser. 4, Bd 1, N 1, 121 S.
- Ehrenberg C. G. Die Corallienthiere des Rothen Meeres. Berlin, 1834, 156 S.
- Faurot L. Etudes sur l'anatomie, l'histologie, et le developement des Actinies. — Arch. Zool. exp. gen. Paris, 1895, ser. 3, t. 3, p. 43—262.
- Gemmill J. F. The development of the mesenteries in the Actinian *Urticina crassicornis*. — Proc. Zool. Soc. London, 1919, p. 453—457.
- Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Berlin, 1866, Bd 2. CLX+462S.
- Hartog J. C., den. Descriptions of two new Ceriantharia from the Caribbean region, *Pachycerianthus curacaoensis* n. sp. and *Arachnanthus nocturnus* n. sp., with a discussion of the cnidom and of the classification of the Ceriantharia. — Zool. Med. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden, 1977, Deel 51, N 14, p. 211—242.
- Hertwig O., Hertwig R. Die Actinien. Studien zur Blättertheorie. Jena, 1879, H. 1, VIII+224 S.
- Hertwig R. Report on the Actiniaria dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. — Rep. Sci. Results... London, 1882, Zool., v. 6, Pt. 1. 134 p.
- Hyman L. H. The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. New York and London, 1940, 726 p.
- Pax F. Unterklasse: Hexacorallia. — In: Kükenthal W., Krumbach T. Handbuch der Zoologie. Berlin und Leipzig, 1923—1925, Bd 1, 1925, S. 770—901.
- Pax F. Anthozoa. — In Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1940, Bd 2, S. 177—336.

- Schmidt H.** Die nesselkapseln der Anthozoen und ihre Bedeutung für die phylogenetische Systematik. — Helgoländer wiss. Meeresuntersuch., 1972, Bd 23, N 4, S. 422—458.
- Stephenson T. A.** On the certain Actiniaria collected off Ireland by the Irish Fisheries Department, during the years 1899—1913. — Proc. Roy. Irish Acad. Dublin, 1918, v. 34, section B, N 7, p. 106—164.
- Van-Praët M.** Etude histocytologique d'*Hoplantia durolrix* Gosse (Anthozoa, Scleractiniaria). — Ann. Sci. Nat., Zoologie. Paris, 1977, ser. 12, t. 19, p. 279—299.