

ФОРМИРОВАНИЕ ПЛАСТОВ ПОЛЯРИЗОВАННЫХ КЛЕТОК (ЭПИТЕЛИЗАЦИЯ) В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ ГУБОК

Представители *Porifera* характеризуются большим разнообразием типов эмбрионального развития и неоднократно предпринимались попытки их классификации (Levi, 1956; Borojevic, 1970; Короткова, 1981; Ivanova-Kazas, 1997; Maldonado, Bergquist, 2002; Ересковский, 2005). Различия между паттернами развития обуславливают создавшуюся в настоящее время мозаичную картину, отображающую особенности раннего онтогенеза этой группы многоклеточных (Короткова, 1981; Bergquist, Maldonado, 2004; Leys, Ereskovsky, 2006; Ereskovsky, Dondua, 2006). Ситуация осложняется тем, что термины, используемые при описании развития многоклеточных, такие как *гастрюляция*, *зародышевые листки (эктодерма, энтодерма)*, *ткань*, приобретают двусмысленное толкование, когда их применяют при описании развития губок.

Одним из первых морфогенетических событий в эмбриогенезе многоклеточных является обособление и формирование пластов поляризованных клеток — эпителиев. В. В. Исаева в своей книге «Клетка в морфогенезе» (1994) пишет: «При всех различиях такого перехода, перелома в развитии животных разных таксономических групп, общность и глобальность событий заключается в координированности изменений морфофункциональной организации клеток зародыша, десинхронизации ранее синхронных делений дробления и превращения бластомеров в клетки интегрированного эпителиального пласта. Такого рода координированный, “фазовый” переход в развитии различных животных уже давно был охарактеризован П. П. Ивановым (1937) как переход от цитотипического периода к органотипическому». Формирование пластов поляризованных клеток часто предшествует морфогенетическим перемещениям клеток (гастрюляции) и определяет характер этих морфогенетических процессов (эпителиальные морфогенезы и/или эпителио-мезенхимные трансформации).

Разделение клеток на эпителиальную и мезенхимную составляющие — один из важнейших признаков развития многоклеточных и необходимое условие для создания плана строения организма, его органов и тканей. Объединение клеток в эпителиальные пласты является одной из определяющих особенностей многоклеточной организации (Заварзин, 2000; Tyler, 2003).

Основные признаки эпителиев, обуславливающие их роль в морфогенетических процессах развития, — полярная структура клеток и, соответственно, полярное распределение органелл, цитоскелета и мембранных рецепторов, а также специализированные межклеточные контакты, связывающие клетки в интегрированный пласт.

Апикальный комплекс специализированных контактов у беспозвоночных животных состоит из зоны опоясывающей адгезии (*zonula adhaerens*) и подлежащим ей

септированным контактом, гомологичным по своим функциям и молекулярному составу в разных таксономических группах (Knust, Bossinger, 2002; Tyler, 2003). Зоны опоясывающей адгезии связывают актиновый цитоскелет клеток (кадгерин-катениновый комплекс), их появление является необходимым и достаточным условием возникновения полярной структуры эпителиальных клеток. Кроме того, зоны адгезии связаны с межклеточным сигналингом и играют важную роль в поддержании ориентации веретен и симметрии клеточных делений (Terpass et al., 2001). Молекулярные и морфогенетические механизмы становления полярной структуры клеток при формировании эпителиев в развитии у наиболее детально исследованных модельных объектов (*Drosophila*, *Caenorhabditis elegans*, мышь) имеют удивительное сходство (Knust, Bossinger, 2002; Tyler, 2003).

У губок имеются следующие типы организованных в поляризованные пласты клеток: пинакоциты (экзо-, эндо-, и базо-пинакодерма), клетки эмбриональных капсул и стенок сперматоцит, хоаноциты, наружные клетки плавающих личинок. Три основных типа специализированных межклеточных контактов выявлены у губок. **Септированные контакты** присутствуют у известковых губок между склероцитами и хоаноцитами (Ledger, 1975; Green, Bergquist, 1979). У представителей класса Demospongiae септированные контакты выявлены между хоаноцитами (Alves de Matos et al., 2002). **Специализированные зоны адгезии** связывают хоаноциты и пинакоциты у *Sycon* (Calcaronea) (Eerkes-Medrano, Leys, 2006). У демоспонгий они присутствуют между клетками эмбриональных капсул (Green, Bergquist, 1979; собств. неопубл. данные), пинакоцитами (Feige, 1969; Pavans de Ceccatty, 1966; Pavans de Ceccatty et al., 1970), хоаноцитами (собственные неопубл. данные). У стеклянных губок выявлены так называемые **plug-junction**, формирование которых происходит в эмбриогенезе (Pavans de Ceccatty, Mackie, 1982; Boury-Esnault, Vacelet, 1994; Leys et al., 2006).

У представителей класса Demospongiae продемонстрировано, что зоны адгезии связывают актиновый цитоскелет клеток (Masuda et al., 1998; Pavans de Ceccatty, 1981, 1986). Опыты с цитохалазином Д показывают прямую зависимость между целостностью актиновых микрофиламентов и сохранением поляризованной структуры клеток в составе эпителиев губок (Wachtmann et al., 1990).

Специализированные апикальные контакты обнаружены в пластах наружных клеток плавающих личинок класса Demospongia и п/класса Homoscleromorpha (Evans, 1977; Gonobobleva, Ereskovsky, 2002, 2004; Boury-Esnault et al., 2003; Ereskovsky, Tokina, 2004).

Современные спонгиологические исследования имеют тенденцию выявлять и обосновывать фундаментальное сходство организации и функционирования клеточных систем губок и других многоклеточных. Молекулярно-биологические исследования губок продемонстрировали, что у них экспрессируются коровые компоненты сигнальных путей Wnt, TGF β , тирозинкиназный рецептор, Notch, Hedgehog, Jak/Stat. Идентифицированы гомологи почти всех семейств молекул клеточной адгезии многоклеточных (Nichols et al., 2006). Показано, что в эмбриональном развитии губок имеет место экспрессия генов различных классов транскрипционных факторов, **многие из которых** являются специфичными для высокоорганизованных многоклеточных (Larroux et al., 2006). Все эти данные ни в коем случае не изменяют общепринятого положения об уникальности плана строения губок, но показывают, что механизмы его создания те же, что и у прочих многоклеточных организмов.

Несомненно, что в настоящее время недостаточно морфологических и молекулярно-биологических данных о структуре и функционировании пластов поляризованных клеток у губок. Кроме того, если выявление септированных контактов не вызывает двойственных терминологических толкований, то зоны адгезии при выявлении их на электрограммах с осторожностью называются: *зона контакта* (junctional region (Evans, 1977)), *клеточные контакты* (cell junction (Boury-Esnault et al., 2003)), *простые контакты* (simple junction (Degnan et al., 2005)), *опоясывающие (замыкающие) контакты* (sealing junction (Eerkes-Medrano, Leys, 2006)). Лишь в некоторых работах апикальные контакты были названы *zonula adhaerens* или десмосомами (Pavans de Ceccatty, 1966; Pavans de Ceccatty et al., 1970; Boury-Esnault et al., 2003; Ereskovsky, Tokina, 2004). У губок до сих пор не удалось выявить Е-кадгеринов, хотя Са-зависимая клеточная адгезия у них присутствует. Высказано предположение, что в контактах у губок может присутствовать β -катенин, выполняющий адгезивную функцию, как это имеет место у Dictyostelium (применительно к зонам адгезии у которого используют термин *zonula adhaerens*) (Grimson et al., 2000; Coates, Harwood, 2001; Nichols et al., 2006).

Наружный клеточный слой плавающих личинок губок представлен пластом поляризованных клеток, разделенным на различные клеточные территории относительно переднезадней оси личинки. Жгутиковые клетки выполняют локомоторную функцию, их скоординированная работа обуславливает движение личинок в толще воды. У многих личинок паренхимульного типа на заднем полюсе имеется кольцо пигментных жгутиковых клеток, выполняющих светочувствительную функцию и вызывающих направленные перемещения личинок (Leys, Degnan, 2001; Leys et al., 2002; Maldonado et al., 2003). Наружные клетки заднего полюса у многих личинок морфологически отличаются от прочих покровных клеток и могут играть важную роль при метаморфозе, образуя покровы ювенильной губки, как это показано у известковых губок Calcaegonea и Halisarca (Amamo, Hori, 1993; Gonobobleva, Ereskovsky, 2004). Ультраструктурные исследования показали, что наружные клетки плавающих личинок связаны специализированными апикальными контактами (Evans, 1977; Gonobobleva, Ereskovsky, 2002; Boury-Esnault et al., 2003; Gonobobleva, Ereskovsky, 2004; Ereskovsky, Tokina, 2004). Наружные мембраны соседних клеток в этой зоне характеризуются строго параллельной ориентацией, расстояние между мембранами соседних клеток составляет ~ 12 нм (*H. dujardini*, собств. данные), 14–22 нм у губок п/класса Nonioscleromorpha (Boury-Esnault et al., 2003). Протяженность области адгезии в среднем составляет $\sim 0,5$ мкм, но этот показатель может варьировать, если в зоне контакта образуются интердигитации мембран соседних клеток, как это имеет место, например, у *Halisarca* (рис. 2). К внутренним поверхностям наружных мембран в зоне адгезии подходит электроноплотный тонкофибрилярный материал (рис. 1). При использовании электроноплотных трейсеров в межклеточном пространстве также может выявляться электроноплотный материал, имеющий вид поперечных фибрилл (рис. 2).

Сегрегация и дифференцировка наружного слоя клеток личинок происходит в ходе эмбрионального развития. Наши исследования эмбрионального развития *Halisarca* (Demospongiae, Halisarcida) показали, что формирование поляризованного пласта наружных клеток у этого вида происходит на 5–6 клеточных циклах (32–64 кл. зародыши) (рис. 1). Морфологическими характеристиками процесса являются установление полярного распределения цитоплазматических оргanelл и образование специализированного контакта апико-латеральных участков мембран наружных

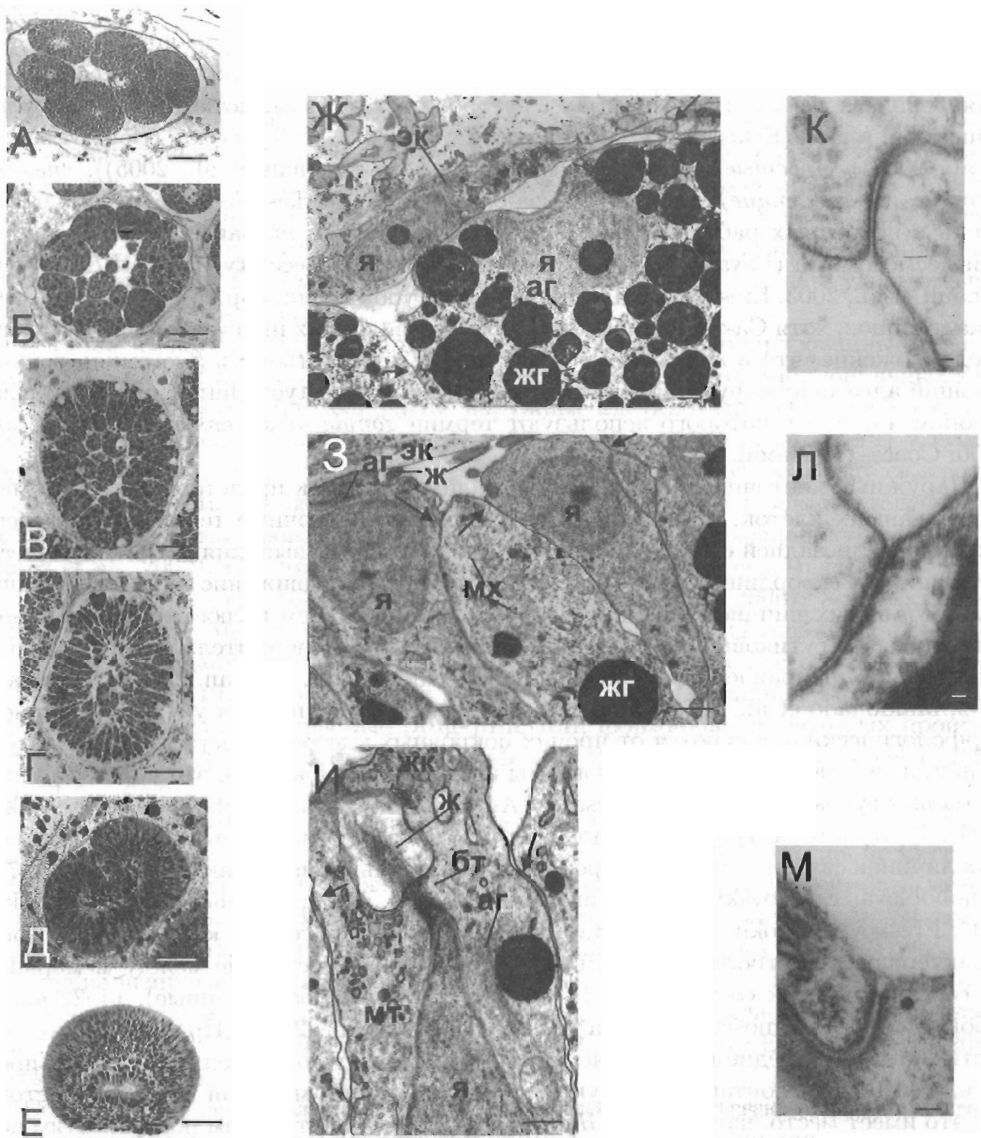


Рис. 1. Наружные клетки зародышей *Halisarca dujardini* на последовательных этапах эмбриогенеза и у плавающей личинки.

А-Е — поперечные срезы зародышей на стадиях ~32 кл. (А), ~128 кл. (Б), ~512 кл. (В), ~1000 кл. (Г), предличинки (Д) и плавающей личинки (Е). Шкала: 30 мкм. Ж-И — электронограммы апикальных контактов наружных клеток зародышей на стадиях ~128 кл. (Ж), ~1000 кл. (З) и у предличинки (И). Шкала: Ж, З — 2 мкм; И — 0,4 мкм. К-М — электронограммы области апикальных контактов между наружными клетками зародышей на стадиях 128 кл. (К), ~1000 кл. (Л) и предличинки (М). Шкала: 0,30 мкм. Фиксация без добавления электроноплотных трейсеров. Стрелками указаны зоны апикальных контактов. аг — аппарат Гольджи; бт — базальное тело; ж — жгутик; жг — желточная гранула; жк — жгутиковый карман; эк — эмбриональная капсула; я — ядро.

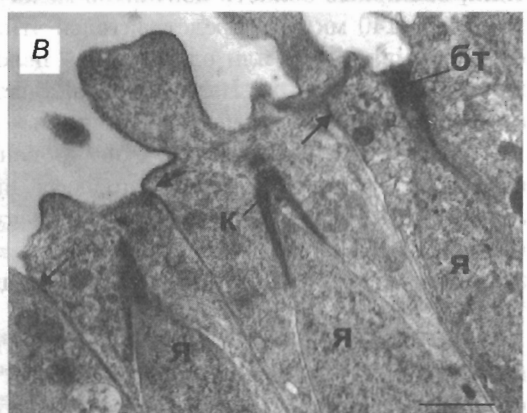
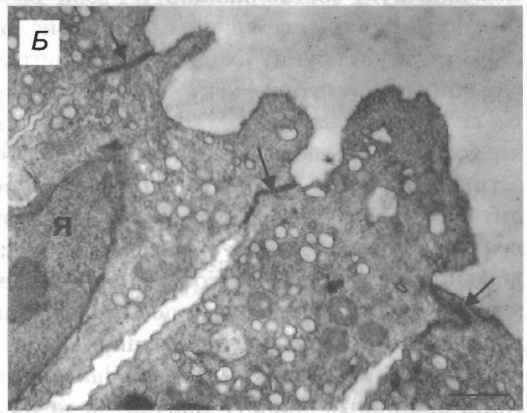
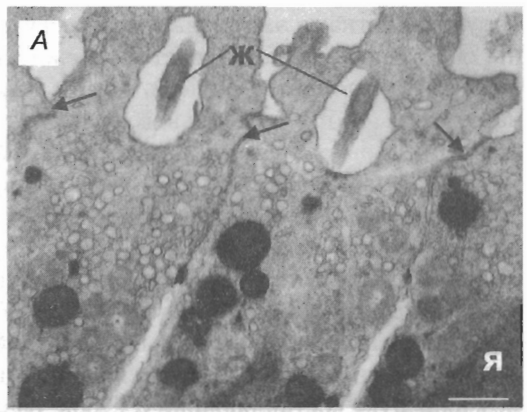


Рис. 2. Электронограммы апикальных компарментов наружных жгутиковых клеток плавающей личинки.

А, Б — фиксация с добавлением альцианового синего; *В* — фиксация с добавлением рутениевого красного. Шкала: 1 мкм. Стрелками указаны зоны апикальных контактов.

клеток. В клетках появляются цитоплазматические компарменты — апикальный и базальный. В апикальном компарimente формируется характерное для жгутиковых клеток взаиморасположение ядра, аппарата Гольджи и базального аппарата жгутика. В базальном компарimente локализованы желточные гранулы и цистерны эндоплазматического ретикулума (рис. 1, *Ж-И*). Наружная мембрана клеток подразделяется на три домена — апикальный, латеральный и базальный. Апикальный домен наружной мембраны формирует жгутиковый карман и в ходе эмбриогенеза контак-

тирует с клетками эмбриональной капсулы. Латеральный домен наружной мембраны обеспечивает взаимодействия между клетками зародыша, и в его апикальной области формируется область специализированного межклеточного контакта. На наружной мембране базальной части клетки формируются многочисленные филоподии, которые образуют сложную трехмерную сеть и, по-видимому, могут обеспечивать взаимодействия наружных и внутренних клеток зародыша. Апикальные контакты выявляются на всех последующих этапах эмбриогенеза, присутствуют у плавающей личинки и сохраняются при трансдифференцировке наружных клеток задней полусферы личинки в экзопинакоциты при метаморфозе (рис. 1, 2; Gonobobleva, Ereskovsky, 2004).

Пространственно-временные и событийные особенности формирования пластов поляризованных клеток (эпителизации) и разделение клеток на эпителиальную и мезенхимную составляющие у губок различны. Основываясь на этом критерии, можно выделить две группы губок (рис. 3, 4).

В первую группу входят представители классов Известковые губки (*Calcarea*) и Обыкновенные губки (*Demospongiae*): *Halisarca* (*Demospongiae*, *Halisarcida*) и *Vaceletia cripta* (*Demospongiae*, *Verticillitida*; Vacelet, 1979), некоторые яйцекладущие губки (отряда *Chondrosida*, отряда *Hadromerida*) и стеклянные губки (класса *Hexactinellida*) (рис. 3). У них формирование наружного слоя бластомеров происходит в ходе дробления и является результатом ориентации веретен клеточных делений и фиксированного (более или менее выраженного в разных группах) положения бластомеров в составе зародышей. Их дробление характеризуется следующими особенностями: полное, более или менее равномерное, тип дробления радиальный или с элементами спиральности (у стеклянных губок и некоторых известковых), полиаксиальный (у *Halisarca* по: Ересковский, 2002) или палинтомический, обширные области контактов между бластомерами, диаметр яйца не превышает 120–140 мкм. У представителей этих групп результатом эмбриогенеза является формирование или однослойной целобластулы (типы личинок амфибластула и кальцибластула, по: Bergquist, Maldonado, 2002), состоящей лишь из наружного слоя клеток, или двухслойной личинки — дисферулы или паренхимулы (*Halisarca*, *Tethya* и стеклянные губки). Формирование внутреннего слоя (если таковой имеется) происходит в результате процесса иммиграции (мультиполярной или униполярной) и интерфазной подвижности бластомеров в ходе первых клеточных циклов (у *Halisarca*). У стеклянных губок внутренний слой бластомеров образуется в результате клеточной деламинации на стадии 64 бластомеров (Boury-Esnault et al., 1999).

Вторую группу составляют большинство представителей класса *Demospongiae* и п/класса *Nomoscleromorpha* (рис. 4). Для этих губок характерно полное, равномерное или неравномерное, неправильное дробление. Положение веретен митотических делений и бластомеров варьирует. Часто наблюдаются незначительные области контактов между бластомерами в ходе первых клеточных циклов. В результате дробления формируется многоклеточная морула. Сегрегация наружного слоя клеток происходит по разным данным или на стадии 64–128 бластомеров или на поздних этапах эмбриогенеза — на стадии 1000–2000 клеточной морулы. Формирование наружного слоя осуществляется в процессе морульной деламинации. Эпителизация осуществляется на стадии ~1000–2000 класса зародышей. В результате эмбрионального развития образуются или двухслойные (паренхимульные) личинки, или однослойные цинктобластулы (п/класса *Nomoscleromorpha*).

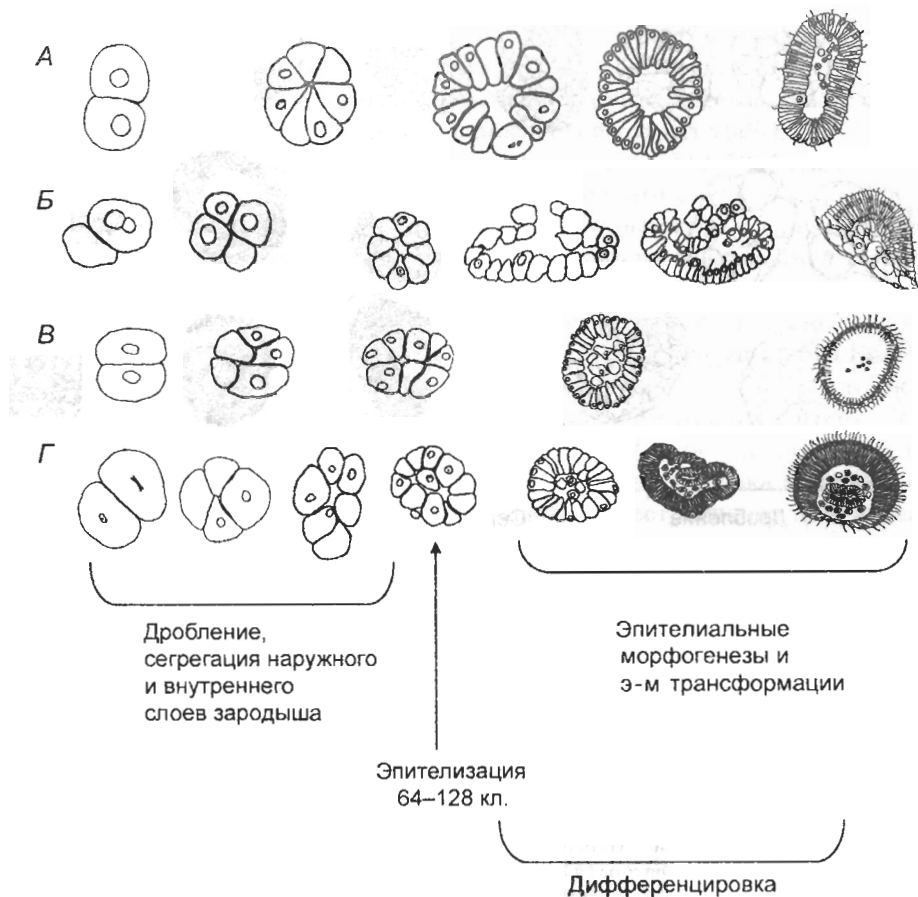


Рис. 3. Эмбриональное развитие *Ascandra minchini* (Calcarea, Calcinea) (по: Borojevic, 1969) и личинка — *Leucosolenia* (?) *laxa* (Calcarea, Calcinea) (по: Amano, Hori, 2001) (A), эмбриональное развитие *Scypha ciliata* (Calcarea, Calcaronea) (по: Franzen, 1988) (B), эмбриональное развитие и личинка *Tethya aurantium* (Demospongiae, Hadromerida) (по: Lévi, 1956) (B), эмбриональное развитие и личинка *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Halisarcida) (Г) (собств. данные).

Сегрегация и дифференцировка наружного слоя клеток в **первой** группе имеет следующие основные характеристики: объединение бластомеров в интегрированный пласт проявляется в поляризации цитоплазматических компонентов и возникновении специализированных контактных зон между ними. Этот процесс осуществляется на 4–5–6 клеточных циклах и к ~128 классу пласт наружных клеток можно считать сформированным. Дифференцировка клеток происходит в составе интегрированного пласта на протяжении всего последующего развития. Такой тип образования эпителиев можно отнести к *эпителиальной агрегации* (по: Черданцев, 2003), которая характерна для животных с упорядоченным дроблением. У губок с таким типом развития период эмбриогенеза, следующий за эпителизацией, может включать эпителио-мезенхимные трансформации (мультиполярная иммиграция) (п/класса Calcinea; *Halisarca*), инвагинации или экскурваии (эпителиальные морфогенезы) (*Halisarca*; п/класса Calcaronea).

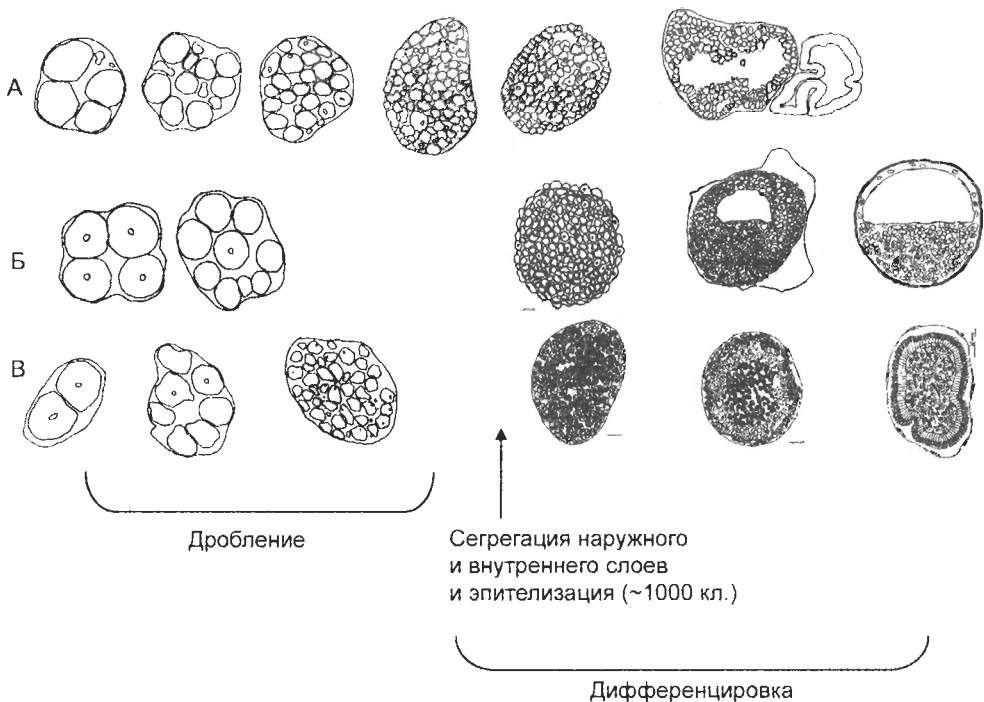


Рис. 4. Эмбриональное развитие *Oscarella tuberculata* (Demospongiae, Homoscleromorpha) (по: Ereskovsky, Boury-Esnault, 2002; Boury-Esnault et al, 2003) (A), эмбриональное развитие *Spongilla lacustris* (Demospongiae, Haplosclerida) (по: Saller, Weissenfels, 1985) и личинка (по: Иванова, 1997) (B), эмбриональное развитие *Halichondria* sp. (Demospongiae, Halichondrida) (дробление, морула по: Fell, Jacob, 1979; эпителизация и формирование переднезадней полярности *H. coalita* (Demospongiae, Halichondrida) (из: Meewis, 1941) и личинка *H. panicea* (из: Иванова, 1981, с разрешения автора) (B).

Ко **второй** группе губок относятся виды, у которых в эмбриональном развитии формируется морульный зародыш. Формирование пласта поляризованных клеток происходит в ходе эмбриогенеза, и его сегрегация связана с преобразованием морульного зародыша. По имеющимся литературным данным невозможно однозначно определить ни стадию, ни детали процесса эпителизации у этой группы губок. У представителей п/класса Homoscleromorpha сегрегация наружных blastomeres начинается у 64–128 класса зародышей (Meewis, 1938; Ereskovsky, Boury-Esnault, 2002). Внутренние клетки морулы мигрируют к периферии и встраиваются в уже начавший эпителизоваться наружный слой клеток. Этот процесс был назван мультиполярной эмиграцией (Ereskovsky, Boury-Esnault, 2002), результатом его является формирование однослойной личинки — цинктобластулы. Механизм эпителизации в этом случае соответствует *планарной или радиальной интеркаляции* (по: Черданцев, 2003). Рассмотрение срезов зародышей, представленных в статье по развитию рода *Oscarella* (Ereskovsky, Boury-Esnault, 2002; Boury-Esnault et al., 2003, p. 189, fig. 4), дает основание предположить, что эпителизация наружного слоя происходит на стадии ~512–1024 класса. В этот период в эпителизацию могут вовлекаться не только наружные клетки морулы, но и внутренние клетки. В таком случае фор-

мирование эпителия личинки осуществляется в ходе *развертки эпителизации* (по: Черданцев, 2003), которая охватывает все клетки морульного зародыша, с последующим объединением эпителиальных фрагментов в единый пласт (рис. 4, А).

У ряда пресноводных губок (отряд Haplosclerida (Brien, Meewis, 1938; Saller, Weisenfels, 1985)) и у некоторых морских демоспонгий (отряд Halichondrida; Meewis, 1941) сегрегация наружного слоя клеток происходит у ~512–1024 классов зародышей и клетки этого слоя претерпевают ускоренные митотические деления. Механизм формирования эпителия не вполне понятен, с некоторыми допущениями его также можно назвать *разверткой эпителизации* в сочетании с *контактной сегрегацией клеток* (по: Черданцев, 2003) (рис. 4, Б, В). Удивительную картину эпителизации описывают для видов *Reniera* sp. (отряд Haplosclerida; Leys, Degnan, 2002), *Haliclona limbata* (отряд Haplosclerida; Meewis, 1939) и *Adocia cinerea* (отряд Haplosclerida; Meewis, 1941). На стадии ~2000 клеток асимметричные деления клеток, составляющих морулу, дают популяцию микромеров, локализованных во всех участках морульного зародыша. Эти клетки мигрируют к периферии, где формируют псевдомногорядный эпителий. Предполагается, что дифференцировка полярной структуры этих клеток (появление жгутика) начинается до встраивания их в интегрированный пласт (Leys, Degnan, 2002). Механизм разнонаправленной миграции клеток и их сортировки в пределах плотного клеточного агрегата, каким является морульный зародыш на этой стадии, остается невыясненным. Картины эпителизации уже сегрегированного слоя наружных клеток более всего соответствуют сочетанию *развертки эпителизации и контактной сегрегации клеток* и последующего объединения фрагментов эпителиальных пластов (по: Черданцев, 2003) – процесса, детально описанного у кишечнополостных (Краус, Черданцев, 1995; Cherdantsev, Kraus, 1996; Krauss, Rodimov, 1999).

Межклеточная адгезия, системы межклеточного сигналинга, специфические взаимодействия между клетками и межклеточным матриксом, клеточная дифференцировка представлены и в царстве Protista. Однако морфогенетически схожие процессы у протистов и губок протекают на принципиально разных структурных уровнях. Ярким примером является эмбриональное развитие губок II/класса *Calcarea* и колониальных одноклеточных водорослей рода *Volvox*. Экскурвация зародышей некоторых вольвоксов протекает сходно с процессом экскурвации стомобластулы у известковых губок этого подкласса. Показано, что в ходе экскурвации у вольвоксов происходит изменение формы клеток, которое обеспечивается перестройками микротрубочек и актомиозиновой системы микрофиламентов (Nishii, Ogiwara, 1999; Hallmann, 2006). Но если у вольвоксов интеграция морфогенеза структурно обеспечивается синцитиальной структурой зародыша (все клетки у них связаны цитоплазматическими мостиками), то у губок присутствует система специализированных межклеточных контактов. Таким образом, сходные паттерны процесса экскурвации, на уровне цитоскелета реализующегося, вероятно, одноклеточными механизмами, у многоклеточных (губок) и колониальных одноклеточных (вольвоксов) реализуются на разных структурных уровнях. Помимо клеточного механизма инверсии эти процессы у губок и водорослей имеют и принципиально разные морфогенетические функции. У водорослей отсутствует предопределенная полярность процесса, результатом чего является формирование радиально симметричной колонии. У губок зародыш имеет морфогенетическую ось, и результатом процесса инверсии является создание векторизованной личинки с различными типами клеток вдоль переднезадней оси.

Выделенные на основании различий в процессе формирования первичных эпителиальных пластов две группы губок представлены и у книдарий (Краус, 2002). Формирование надклеточного уровня организации при этих двух типах развития имеет сходные событийные и пространственно-временные характеристики. Существенное отличие эмбриогенезов этих групп заключается в том, что если у книдарий морфогенетические процессы эквивифинальны (формирование паренхимулы и планулы), то у губок их можно назвать дифипальными — личинки губок разделяются на два основных типа — бластульные и паренхимульные.

Соотношение жгутиковой (эпителиальной) и амебоидной клеточных линий в развитии было принято важным признаком эмбриогенеза губок (Vogojevic, 1970), т. е. у губок мы наблюдаем различное соотношение формирующихся в эмбриогенезе пограничных тканей и тканей внутренней среды. Возможно, что это соотношение в развитии соответствует таковому у дефинитивного организма. Это утверждение может быть приложимо к бесклеточным губкам п/класса *Homoscleromorpha*, у которых из морулы формируется однослойная бластульная личинка, и дефинитивные губки характеризуются существенным количественным доминированием пограничных клеточных пластов над мезохилом.

Еще одним важным вопросом, связанным с эпителизацией, является установление полярности зародыша. В экспериментальных работах с морскими гидроидами (*Dinamena pumila* (Hydrozoa, Thecaphora, Sertulariidae)) продемонстрировано, что становление переднезадней полярности связано с эпителизацией эктобласта и задний конец планулы соответствует эпителизирующемуся последним участку эктобласта (Краус, Черданцев, 2003). У губок также отмечена связь между эпителизацией и формированием переднезадней полярности личинки. Генриетта Меве (Meewis, 1938) описывает эпителизацию зародышей *Oscarella lobularis* (*Homoscleromorpha*) и утверждает, что на заднем полюсе зародыша формирование столбчатого эпителия замедлено, т. е. этот участок эпителизуется последним. В детальных работах по развитию различных видов демоспонгий Г. Меве рассматривает вопрос о спецификации переднезадней полярности. Обобщая эти данные, можно заключить, что у исследованных представителей класса Демоспонгий (это развитие второй группы губок по нашей классификации) переднезадняя полярность или совпадает с началом эпителизации, или предшествует ей. У губок из первой группы полярность зародыша может соответствовать первичной полярности яйцеклетки (как это имеет место у известковых губок, см. обзор Tuzet, 1970) или формироваться в ходе дифференцировки наружных клеток, т. е. после формирования наружного пласта поляризованных клеток (по данным, имеющимся к настоящему времени).

«Чем проще эмбриональный план строения, тем большим числом способов он может получаться» (Черданцев, 2003, с. 146). Типы эмбрионального развития губок демонстрируют исследователям это удивительное разнообразие способов формирования их плана строения. Набор клеточных механизмов, реализующих эти способы развития, строго ограничен. Рассмотрение процесса эпителизации в разных группах губок подтверждает этот основной вывод данного обзора.

Глубокую благодарность за помощь в написании этой статьи и бесценные советы я выражаю Софье Михайловне Ефремовой (Биологический институт СПбГУ), Юрию Викторовичу Мамкаеву (Зоологический институт РАН) и Виктору Васильевичу Семенову.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 03-04-49773).

Литература

- Ересковский А. В. Полиаксиальное дробление губок (Porifera) — новый тип дробления многоклеточных животных // Докл. АН. 2002. Т. 386, № 5. С. 472–474.
- Ересковский А. В. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005.
- Заварзин А. А. Сравнительная гистология. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000.
- Иванова Л. В. Жизненный цикл баренцевоморской губки *Halichondria panicea* (Pallas) // Морфогенезы у губок. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. С. 59–74.
- Исаева В. В. Клетки в морфогенезе. М.: Наука, 1994.
- Короткова Г. П. Общая характеристика организации губок // Морфогенезы у губок. Л.: Изд. ЛГУ, 1981. С. 5–91.
- Краус Ю. А. Консервативность формы и вариабельность морфогенеза. Сравнительный анализ раннего развития Hydrozoa и Scyphozoa // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63, № 4. С. 326–334.
- Краус Ю. А., Черданцев В. Г. Первичная эпителизация клеток в раннем онтогенезе морского гидроида *Dyapomene pumila* L. // Онтогенез. 1995. Т. 26, № 3. С. 223–231.
- Краус Ю. А., Черданцев В. Г. Экспериментальное изучение формирования переднезадней полярности в раннем развитии морского гидроида *Dyapomene pumila* // Онтогенез. 2003. Т. 34, № 6. С. 1–16.
- Черданцев В. Г. Морфогенез и эволюция. М.: КМК, 2003.
- Alves de Matos A. P., Lopes M. T., Almeida M., Leitao J. G. M. Ultrastructural features of the choanocytes of *Thymosia guernei* Topsent, 1895 (Demospongiae, Chondrosida) // Boll. Mus. Ist. Boil. Univ. Genova, 2002. Vol. 66–67. P. 12.
- Amano S., Hori I. Metamorphosis of calcareous sponges II. Cell rearrangement and differentiation in metamorphosis // Invertebr. Reprod. Dev. 1993. Vol. 24. P. 13–26.
- Amano S., Hori I. Metamorphosis of coeloblastula performed by multipotential larval flagellated cell in the calcareous sponge *Leucosolenia laxa* // Biol. Bull. 2001. Vol. 200. P. 20–32.
- Borojevic R. La ponte et le developement de *Polymastia robusta* (Demosponges) // Cah. Biol. Mar. 1967. Vol. 8. P. 1–6.
- Borojevic R. Étude du développement et de la differentiation cellulaire d'éponges calcaires Calcinées (genres Clathrina et Ascandra) // Ann. Embryol. Morph. 1969. Vol. 2. P. 15–36.
- Borojevic R. Différenciation cellulaires dans l'embryogenèse et la morphogenèse chez les Spongiaires. The biology of the Porifera // Symp. Zool. Soc. / Ed. W. G. Fry. London, 1970. Vol. 25. P. 267–290.
- Boury-Esnault N., Vacelet J. Preliminary studies on the organization and development of a hexactinellid sponge from a Mediterranean cave, *Oopsacas minuta* // Sponges in Time and Space / Eds R. van Soest, T. van Kempen, J. Braekman. Rotterdam; Amsterdam: Balkema Press, 1994. P. 407–415.
- Boury-Esnault N., Efremova S. M., Bézac C., Vacelet J. Reproduction of a hexactinellid sponge: first description of gastrulation by cellular delamination in the Porifera // Invert. Reprod. Dev. 1999. Vol. 35. P. 187–201.
- Boury-Esnault N., Ereskovsky A., Bézac C., Tokina D. Larval development in the Homoscleromorpha (Porifera, Demospongiae) // Invertebrate Biology. 2003. Vol. 122(3). P. 187–202.

- Brien P., Mecwis H. Contribution à l'étude de l'Embryogénèse des Spongillidae // Arch. Biol. Liège. 1938. T. 49. P. 177-250.
- Burger M. M. Mechanism of cell-cell recognition: some comparisons between Lower organisms and vertebrates // Cell interactions in differentiation / Eds. M. Karkinen, L. Saxen and L. Weiss. London, 1977. G. B. P. 357-376.
- Cherdantsev V. G., Kraus Y. A. Gastrulation in the marine hydroid *Dynamena pumila*: an example of evolutionary anticipation based on developmental self-organization // Evol. Theory and Review. 1996. Vol. 11. P. 89-98.
- Coates J. C., Harwood A. J. Cell-cell adhesion and signal transduction during *Dictyostelium* development // J. Cell. Sc. 2001. Vol. 114. P. 4349-4358.
- Degnan B. M., Leys S. P., Larroux C. Sponge development and antiquity of animal pattern formation // Integr. Comp. Biol. 2005. Vol. 45. P. 335-341.
- Eerkes-Medrano D., Leys S. Ultrastructure and embryonic development of a syconoid calcareous sponge // Invertebrate Biology. 2006. Vol. 125(3). P. 177-194.
- Ereskovsky A. V., Boury-Esnault N. Cleavage pattern in *Oscarella* species (Porifera, Demospongiae, Homoscleromorpha), transmission of maternal cells and symbiotic bacteria // J. Nat. Hist. 2002. Vol. 36. P. 1761-1775.
- Ereskovsky A. V., Dondua A. K. The problem of germ layers in sponges (Porifera) and some issues concerning early metazoan evolution // Zool. Anzeiger. 2006. Vol. 245. P. 65-76.
- Ereskovsky A. V., Tokina D. B. Morphology and fine structure of the swimming larvae of *Ircinia oros* (Porifera, Demospongiae, Dictyoceratida) // IRD. 2004. Vol. 45:2. P. 137-150.
- Evans C. W. The ultrastructure of larvae from the marine sponge *Halichondria moorei* Bergquist (Porifera, Demospongiae) // Cah. Biol. Mar. 1977. T. 18. P. 427-433.
- Fell P. E., Jacob W. F. Reproduction and development of *Halichondria* sp. in the Mystic Estuary, Connecticut // Biol. Bull. 1979. Vol. 155. P. 62-75.
- Feige W. Die Feinstruktur der Epithelien von *Ephydatia fluviatilis* // Zool. Jb. Anat. 1969. Bd 86. S. 177-237.
- Franzen W. Oogenesis and larval development of *Scypha ciliata* (Porifera, Calcarea) // Zoomorphology. 1988. Vol. 107. P. 349-357.
- Gonobobleva E. L., Ereskovsky A. V. Intercellular junctions in marine demosponge larvae // 5 Larval Biology Meeting. 2002. Vigo, Spain. P. 43-44.
- Gonobobleva E. L., Ereskovsky A. V. Metamorphosis of the larva of *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Halisarcida) // Bull. Mus. Ist. R. Sci. nat. Belg. Biol. 2004. Vol. 74. P. 101-115.
- Green C. R., Bergquist P. R. Cell membrane specialisation in the Porifera. Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique // Biologie des Spongiaires. Editions du CNRS. Paris, 1979. N 291. P. 153-159.
- Grimson M. J., Coates J. C., Reynolds J. P., Shipman M., Blanton R. L., Harwood A. J. Adherens junctions and β -catenin-mediated cell signalling in a non-metazoan organism. 2000. Vol. 408. P. 727-731.
- Hallmann A. Morphogenesis in the family Volvocaceae: different tactics for turning an embryo right-side out // Protist. 2006. Vol. 157. P. 445-461.
- Ivanova L. V. New data about morphology and metamorphosis of the spongillid larvae (Porifera, Spongillida). 1. Morphology of the free-swimming larvae // Modern problems of the Poriferan biology / Eds. A. V. Ereskovsky, H. Keupp, R. Kohring. Berlin: Freie Univ., 1997. T. 20. P. 55-71.

Ivanova-Kazas O. M. Analysis of the sponge ontogeny at sexual reproduction // Modern problems of Poriferan biology / Eds. A. V. Ereskovsky, H. Keupp, R. Kohring, Berlin: Freie Univ., 1997. P. 35–43.

Knust E., Bossinger O. Composition and formation of intercellular junctions in epithelial cells // Science. 2002. Vol. 298, N 5600. P. 1955–1959.

Krauss Y. A., Rodimov A. A. The embryonic development of the *Obelia* species with sessile gonophores // Zoosystematica Rossica. 1999. Suppl. N 1. P. 145–153.

Larroux C., Fahey B., Liubicich D., Hinman V. F., Gauthier M., Gongora M., Green K., Wörheide G., Leus S. P., Degnan B. M. Developmental expression of transcription factor genes in a demosponge: insights into the origin of metazoan multicellularity // Evol. Dev. 2006. N 8. P. 150–173.

Ledger Ph. W. Septate junctions in the calcareous sponge *Sycon ciliatum* // Tiss. Cell. 1975. Vol. 7. P. 13–18.

Leys S. P., Degnan B. M. Cytological basis of photoresponsive behaviour in a sponge larva // Biol. Bull. 2001. N 201. P. 323–338.

Leys S. P., Degnan B. M. Embryogenesis and metamorphosis in a haplosclerid demosponge: gastrulation and transdifferentiation of larval ciliated cells to choanocytes // Invertebrate Biology. 2002. Vol. 121(3). P. 171–189.

Leys S., Cheung E., Boury-Esnault N. Integrative and Comparative Biology. 2006. Vol. 46, N 2. P. 104–117.

Leys S. P., Cronin T. W., Degnan B. M., Marshall J. N. Spectral sensitivity in a sponge larva // J. Comp. Physiol. A. 2002. N 188. P. 199–202.

Leys S., Ereskovsky A. V. Embryogenesis and larval differentiation in sponge // Can. J. Zool. 2006. Vol. 84. P. 262–287.

Lévi C. Étude des *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et Systematique des Démones // Travaux de la Station Biol. Roscoff N.S. 1956. Vol. 7. P. 3–181.

Maldonado M. Choanoflagellates, choanocytes and animal multicellularity // Invert Biol. Vol. 123. 2004. P. 1–22.

Maldonado M., Bergquist P. Chapter 2. Phylum Polifera // Atlas of Marine Invertebrate Larvae / Ed. by C. M. Yong. London: Acad. Press, 2002.

Maldonado M., Durfort M., Mc Carthy D. A., Young C. M. The cellular basis of photobehavior in the tufted parenchymella larva of demosponges // Mar. Biol. 2003. N 143. P. 427–441.

Masuda Y., Kuroda M., Matsuno A. An ultrastructural study of the contractile filament in the pinacocyte of a freshwater sponge // Sponge Sciences: multidisciplinary perspectives / Eds. Y. Watanabe, N. Fusetani. Tokio: Springer-Verlag, 1998. P. 249–258.

Meeuwis H. Contribution à l'étude de l'Embryogénèse des Myxospongidae: *Halisarca lobularis* (Schmidt) // Archives de Biologie de Liège. 1938. T. 59. P. 1–66.

Meeuwis H. Contribution à l'étude de l'Embryogénèse Chalinidae: *Haliclona limbata* (Mont.) // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1939. T. 70. P. 202–243.

Meeuwis H. Contribution à l'étude de l'Embryogénèse des éponges siliceuses // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1941. T. 72. P. 126–149.

Nichols S. A., Dirks W., Pearse J. S., King N. Early evolution of animal cell signalling and adhesion genes // Proc. Natl. Acad. Sci. 2006. Vol. 103, N 33. P. 12451–12456.

Nishii I., Ogihara S. Actomyosin contraction of the posterior hemisphere is required for inversion of the *Volvox* embryo // Development. 1999. Vol. 126. P. 2117–2127.

- Pavans de Ceccatty M.* Connexions cellulaires et junctions polarisées du réseau intramésenchymateux, chez l'Éponge *Hippospongia communis* C.R. // Acad. Sc. Paris. 1966. T. 263. P. 145-147.
- Pavans de Ceccatty M.* Demonstration of actin filaments in sponge cells // Cell. Biol. Int. Rep. 1981. N 5. P. 945-952.
- Pavans de Ceccatty M.* Cytoskeletal organization and tissue patterns of epithelia in the sponge *Ephydatia mulleri* // J. Morphol. 1986. N 189. P. 45-65.
- Pavans de Ceccatty M., Mackie G.* Genèse et evolution des interconnexions syncytiales et cellulaires chez une Éponge Hexactinellide en cours de réagrégation après dissociation *in vitro*. C.R. // Acad. Sc. Paris, 1982. T. 294. P. 939-944.
- Pavans de Ceccatty M., Thiney Y., Garrone R.* Les bases ultrastructurales des communications intercellulaires dans les oscules de quelques éponges // Symp. Zool. Soc. London, 1970. N 25. P. 449-466.
- Saller U., Weissenfels N.* The development of *Spongilla lacustris* from the oocyte to the free larva (Porifera, Spongillidae) // Zoomorphology. 1985. Vol. 105. P. 367-374.
- Tepass U., Tanentzapf G., Ward R., Fehon R.* Epithelial cell polarity and cell junctions in *Drosophila* // Annu. Rev. Genet. 2001. Vol. 35. P. 747-784.
- Tyler S.* Epithelium -- the primary building block for metazoan complexity // Integr. Comp. Biol. 2003. Vol. 43. P. 55-63.
- Tuzet O.* La polarité de l'oeuf et la symétrie de la larve des éponges calcaires // The biology of the Porifera / Ed. W. G. Fry. London: Acad. Press, 1970. P. 437-448.
- Vacelet J.* Quelques stades de la reproduction sexuée d'une éponge sphinctozoaire actuelle. Biologie des Spongiaires // Colloques internationaux du CNRS / Eds. C. Levi, N. Boury-Esnault. 1979. P. 95-111.
- Viamontes G. I., Kirk D. L.* Cell shape changes and the mechanism of inversion in *Volvox* // J. Cell. Biol. 1977. Vol. 75. P. 719-730.
- Wachtmann D., Stockem W., Weissenfels N.* Cytoskeletal organisation and cell organelle transport in basal epithelial cells of the freshwater sponge *Spongilla lacustris* // Cell. Tissue Res. 1990. Vol. 261. P. 145-154.

ТРУДЫ
СПЕТЕРБУРГСКОГО
ОБЩЕСТВА
ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ

СЕРИЯ 1
ТОМ 97

ЭВОЛЮЦИОННАЯ
МОРФОЛОГИЯ
ЖИВОТНЫХ

*К столетию со дня рождения
академика А. В. Иванова*

2

САНКТ – ПЕТЕРБУРГ, 2009