

УДК 593.4 : 591.341

ФОРМИРОВАНИЕ ЛИЧИНКИ *IOPHON PICEUS*  
(DEMOSPONGIAE, POECILOSCLERIDA)

А. В. ЕРЕСКОВСКИЙ

Проведено морфологическое исследование личиночного развития беломорской губки *I. piceus* (Muxillidae). Дифференциация личиночных структур начинается со стадии морулы. Поверхностный личиночный эпителий развивается из периферических клеток зародыша. Во время развития личинки формируются многочисленные складки, которые исчезают к концу личиночного развития. Спиккулы появляются на стадии морулы. Микросклеры (бипоциллы и анизохелы) секретируются раньше, чем макросклеры (акантостили). Сформированный личиночный скелет состоит из пучка акантостилей и беспорядочно рассеянных вокруг него микросклер. Зрелая личинка — паренхимула имеет яйцевидную или овальную форму, размеры ее 200×260 мкм. У личинки отсутствуют каналы и жгутиковые камеры.

В настоящее время известно, что у представителей одного и того же класса губок могут наблюдаться существенно разные типы полового эмбриогенеза. Так, например, у известковых губок резко отличается развитие *Calcinea* и *Calcaronea*. Несколько типов эмбриогенеза выделено и среди Demospongiae. Короткова (1981) предполагает, что эти различия в половом эмбриогенезе коррелированы с особенностями организации и спецификой blastогенеза представителей близкородственных групп губок. Для дальнейшей разработки сравнительной эмбриологии Spongia необходимо накопление новых данных по развитию представителей отдельных отрядов, семейств и родов.

К числу отрядов со слабо изученным эмбриогенезом относится отряд Poecilosclerida. По данным Мааса (Maas, 1893), у *Myxilla rosacea* и *Clathria coralloides* развиваются яйцеклетки телолецитального типа, которые дробятся тотально и неравномерно, в результате чего возникает морула, содержащая микромеры и макромеры. При формировании паренхимулы микромеры обрастают макромеры. Из микромеров развиваются поверхностные клетки, несущие жгутик, а из макромеров — амебоциты, склероциты и другие типы клеток. Задний полюс личинки отличается тем, что содержит на поверхности округлые клетки, лишенные жгутика.

Эмбриональное развитие других представителей этого отряда практически не исследовано, если не считать описаний формирования скелета в ходе развития личинки *Iophon radiatus* Бертоном (Burton, 1931) и отдельных стадий развития *Tedania charcoti* и *T. tenuicapitata*, которые даны в сводке того же автора по антарктическим губкам (Burton, 1932), а также кратких сведений Симпсона (Simpson, 1968) о половом размножении *Microciona prolifera*.

В настоящей статье представлены результаты изучения процесса формирования личинки беломорской губки *Iophon piceus* (Vosmaer, 1882) (семейство Muxillidae) на разных стадиях ее развития внутри материнского организма.

На рисунках даны следующие буквенные обозначения: *a* — акантостиль; *b* — бипоцилла; *ж.г* — желточные гранулы; *кол* — коллаген; *к.э.к* — клетки эмбриональной капсулы; *м* — митоз; *о.э.к* — оболочка

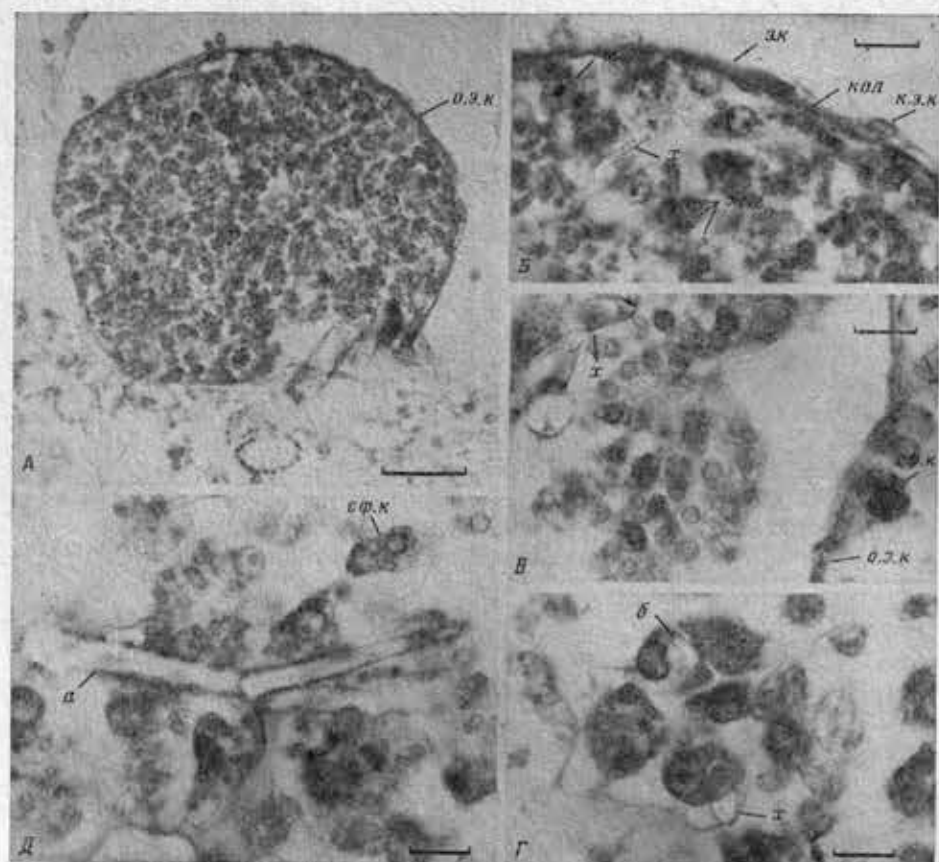


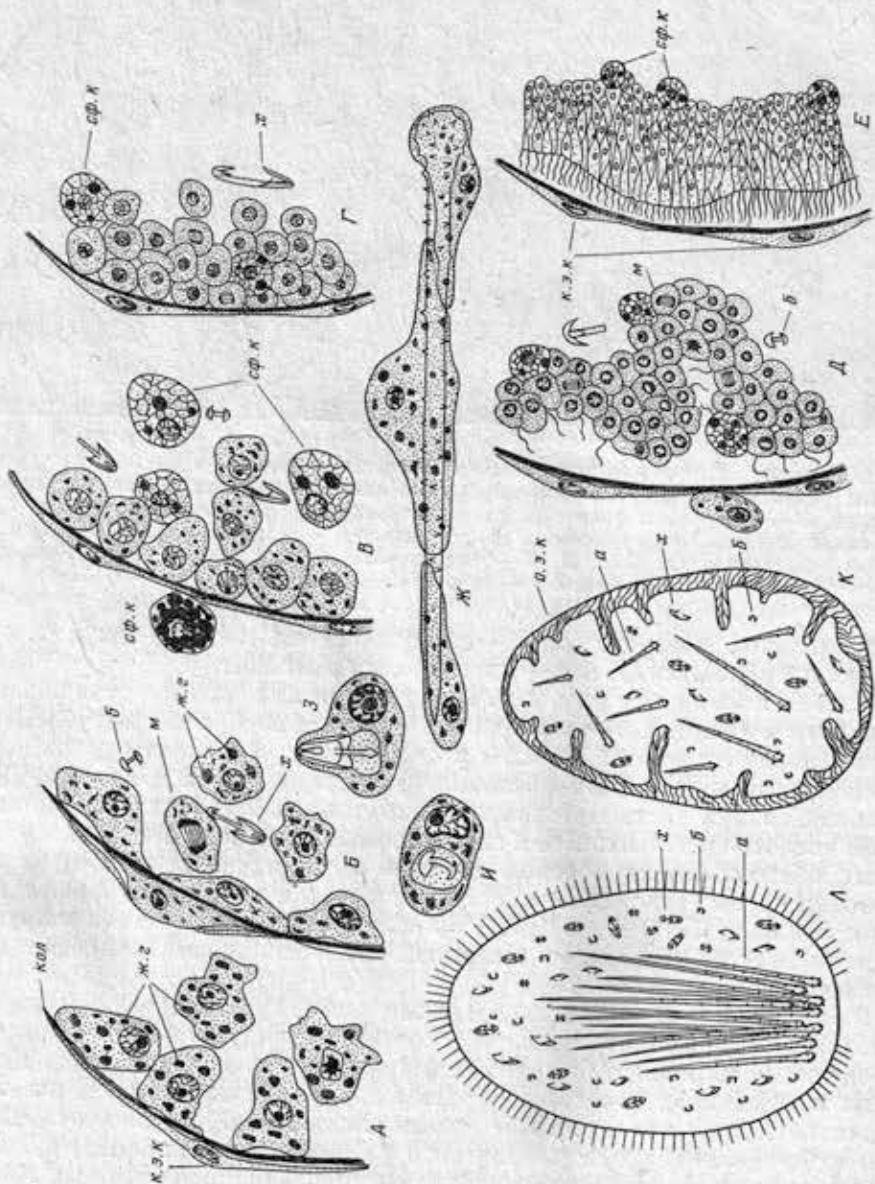
Рис. 1. Срез морулообразного зародыша (А) и срезы фрагментов зародыша на разных стадиях развития (Б—Д): Б—периферические клетки зародыша на ранней стадии развития; В—поперечный разрез через формирующийся личиночный эпителий; Г—склерциты личинки, секретирующие микросклеры; Д—склерциты личинки, секретирующие акантостиль. Окраска: А, Б—гематоксилин Майера; В—Д—смесь Маллори. Масштаб: А—50 мкм, Б—Д—10 мкм

эмбриональной капсулы; сф.к—сферульная клетка; х—хела; э.к—эмбриональная капсула; я.а—ядрышковый амёбоцит.

Материал и методы. Репродуцирующие губки, содержащие зародыши и личинки, были собраны в районе о-ва Среднего (губа Чупа Белого моря) с глубины 16—22 м в июле 1983 г. Фрагменты губок фиксировали для световой микроскопии растворами Буэна и Карнуа. Для удаления спикул часть материала обрабатывали 25-процентной плавиковой кислотой в течение 2 ч, а затем промывали в воде в течение суток. После обезвоживания в серии спиртов возрастающей концентрации, проводки через целлоидин—касторовое масло и хлороформ фрагменты губок заливали в парафин. Срезы толщиной 5 мкм окрашивали гематоксилином Майера с эозином, железным гематоксилином Гейденгайна и смесью Маллори.

Результаты. Все исследованные нами представители *I. piceus* оказались гермафродитами, в теле которых наряду с развивающимися зародышами и личинками находятся мужские и женские половые клетки на всех стадиях гаметогенеза. Половые продукты в период размножения занимают значительный объем хоаносомы. Можно отметить, однако, тенденцию поздних ооцитов и развивающихся личинок к локализации рядом с выносящими каналами ирригационной системы. Вблизи зрелых ооцитов и зародышей происходит дезинтеграция хоаноцитных

Рис. 2. Схемы формирования жгутикового личиночного эпителия (А — на поздних стадиях дробления; В — на стадии морулы; В, Г — в процессе шитодифференцировки клеток личинки; Д — во время формирования складок эпителия; Е — сформированный жгутиковый эпителий), спикул личинки (Ж — акантоцили, З — хвлы, И — бипоцилы) и личиночного скелета (К — стадия предличинки, Л — сформированная личинка)



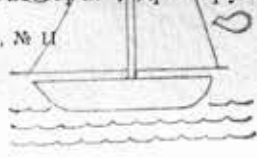
камер. Богатое желтком яйцо дробится тотально, неравномерно и асинхронно. В результате этого процесса формируется многоклеточный морулообразный зародыш. Его размеры не превышают таковых дробящегося зародыша ( $160 \times 200$  мкм) (рис. 1, А). Полярность эмбриона выражена слабо. В его внутренней части, ближе к бывшему вегетативному полюсу яйца, располагаются более крупные клетки (18 мкм), чем на анимальном полюсе и в периферических частях (10 мкм). Цитоплазма клеток заполнена округлыми желточными включениями различного диаметра (от 1 до 6 мкм) (рис. 1, Б).

Развитие зародыша и личинки происходит внутри эмбриональной капсулы, состоящей из одного слоя пинакоцитоподобных клеток и подстилающей его прослойки коллагена. Эти клетки происходят от ядрышков амебоцитов (рис. 1, Б). У всех клеток морулы ядро (4,5 мкм в диаметре) содержит ядрышко. Мелкие периферические клетки зародыша, являющиеся, по-видимому, производными микромеров, менее загружены желточными гранулами и интенсивно делятся (рис. 1, Б). В результате делений поверхностные клетки прогрессивно уменьшаются в размерах, желточные гранулы в их цитоплазме исчезают. Ядро и ядрышко уменьшаются соответственно до 3 и 1 мкм в диаметре (рис. 1, В; 2, А—Е). Наиболее активно этот процесс идет на одном из полюсов зародыша — будущем переднем полюсе личинки. В периферической зоне зародыша присутствуют округлые (8,6 мкм в диаметре) эозинофильные клетки с сетчатой цитоплазмой, в которой иногда видны сферульные включения. В дальнейшем их можно видеть среди жгутиковых клеток поверхности личинки (рис. 2, А—Е). По морфологическим характеристикам эти клетки ничем не отличаются от подобных им клеток материнской губки. Уже на поздних стадиях дробления отдельные клетки периферической зоны дифференцируются в склероциты, секретирующие микросклеры.

На более продвинутой стадии развития поверхностные клетки располагаются очень плотно, в несколько слоев. Цитоплазма их становится светлой, бедной включениями. Ядра уменьшаются до 2,5 мкм в диаметре (рис. 1, В; 2 А—Е). За счет активной пролиферации эпителиальных клеток поверхность зародыша увеличивается. Так как процесс этот происходит в замкнутом пространстве эмбриональной капсулы, то поверхностный эпителий образует многочисленные складки и впячивания (рис. 2, К). В центральной части такого зародыша располагаются крупные ( $13 \times 15$  мкм), богатые желтком клетки. Ядра их светлые, округлые (до 5 мкм в диаметре). Из дифференцированных клеток здесь видны склероциты и сферульные клетки.

В составе поверхностного эпителия клетки лежат настолько плотно, что без использования методов электронной микроскопии границы их увидеть не удастся. Они вытягиваются в направлении, перпендикулярном поверхности личинки, и на их апикальном полюсе появляется жгутик. Ядра уменьшаются до 1,8 мкм в диаметре и располагаются на разных уровнях, что создает впечатление многорядности (рис. 2, А—Е). За счет апико-базального вытягивания эпителиальных клеток площадь поверхности личинки уменьшается, и она принимает овальную или чаще яйцевидную форму (рис. 2, Л).

Во время дифференциации поверхностных клеток личинки внутренние богатые желтком клетки активно делятся, и часть из них превращается в склероциты, спонгициты и колленциты. Другие внутренние клетки сохраняют желточные включения и затем становятся ядрышковыми амебоцитами и базальными клетками (рис. 1, Г, Д). Склероциты — подвижные клетки округлой формы (около 12 мкм в диаметре) с крупной, до 5 мкм в диаметре вакуолью, внутри которой формируется спикула (рис. 1, Г, Д; 2, Ж—И). Цитоплазма их содержит базофильные включения различного размера. Ядро крупное, до 5,7 мкм в диаметре, с яд-



рышком (2 мкм) и пристеночным гетерохроматином. Иногда из-за наличия в клетке спикулы ядро деформируется. Спонгициты — амебоидные клетки с гетерогенной, богатой включениями цитоплазмой и крупным пузыревидным ядром (5 мкм в диаметре) с ядрышком диаметром 2 мкм, смещенным к одному из полюсов. Средний размер спонгицитов  $6,5 \times 9$  мкм. Колленциты — отростчатые клетки. Они имеют тонкогранулированную цитоплазму, ядро (4,8 мкм в диаметре) с маленьким ядрышком (0,9 мкм в диаметре).

Богатые включениями крупные амебоидноподвижные ядрышковые амебоциты, или полибласты, являются источником специализированных личиночных клеток. Их средние размеры  $12 \times 14$  мкм, ядро округлое, до 5,5 мкм в диаметре с ядрышком (2 мкм в диаметре). Хроматин диффузно распределен по всему объему ядра (рис. 1, Д). Цитоплазма заполнена крупными желточными гранулами (до 4 мкм в диаметре) и плотными базофильными включениями (до 1,5 мкм).

В процессе выравнивания поверхности личинки в ее задней части концентрируются округлые клетки размером около  $7 \times 10$  мкм с гомогенной эозинофильной цитоплазмой, в которой видны немногочисленные базофильные включения размером от 2 до 5 мкм. Ядро диаметром 3,3 мкм лишено ядрышка, гетерохроматин пристеночный. Интересно, что на ранних стадиях формирования зародыша и личинки через эмбриональную капсулу проникают зернистые клетки материнской природы, которые затем оказываются в составе зародыша. В процессе развития личинки они не резорбируются и остаются в ее составе до вылупления личинки.

Личинки *I. piceus* содержат спикулы лишь трех типов, характерных для взрослой губки: макросклеры — акантостилы и микросклеры, представленные бипоциллами и разноконечными пальматовидными хелами. Отсутствуют присущие дермальному скелету губки тилоты. Микросклеры формируются в цитоплазме склероцита (рис. 1, Г; 2, З-И). Сначала в вакуоли образуется один из концов спикулы, затем — остальная ее часть. Личиночные микросклеры отличаются от дефинитивных лишь размерами: бипоциллы имеют среднюю длину 6 мкм, хелы — 18 мкм (соответственно 11 и 30 мкм у взрослой губки). Макросклеры образуются в результате секреторной деятельности нескольких склероцитов, более или менее равномерно распределяющихся по их поверхности (рис. 1, Д; 2, Ж). Акантостилы личинки отличаются от дефинитивных меньшими размерами (70—170 мкм против 180—450 мкм), большей шиповатостью и более отчетливо выраженной головкой.

Первые спикулы — микросклеры формируются, как уже говорилось, на самых поздних стадиях дробления в периферических частях зародыша. Акантостилы образуются в период формирования жгутикового эпителия, т. е. когда поверхность личинки выравнивается (рис. 2, К). Сформированный личиночный скелет представлен пучком акантостилей (около 30 спикул), занимающим задние две трети личинки, и разбросанными по периферии микросклерами (рис. 2, Л). Головки акантостилей обращены к заднему полюсу, а острые концы — к переднему. Спикулы в пучке объединены спонгином.

С полным исчезновением складок на поверхности зародыша можно говорить о завершении формирования личинки, которая становится типичной паренхимой. Форма ее яйцевидная или овальная, передний полюс уже заднего, средние размеры  $200 \times 260$  мкм. Жгутиковый эпителий толщиной около 20—25 мкм равномерно покрывает всю личинку, за исключением заднего полюса, где расположены округлые базальные клетки. В составе паренхимы отсутствуют полости и каналы, выстланные пинакодермой, и хоаноцитные камеры. Свободную от спикул часть личинки составляют тяжи основного вещества и различные перечисленные выше клетки, характерные для взрослой губки.

После того, как личинка окончательно сформировалась, полости эмбриональной капсулы и близлежащего выносящего канала сливаются, в результате чего паренхимула получает возможность выйти наружу через оскулум.

**Обсуждение.** Процесс формирования личинки *I. piceus* в своих общих чертах сходен с таковым у *Myxilla rosacea* и *Clathria coralloides* (см. Maas, 1893). Так же, как у этих двух видов, у *I. piceus* в результате неравномерного дробления теллецитального яйца формируется морулообразный зародыш, содержащий микромеры и макромеры. В обоих случаях микромеры дают жгутиковый эпителий личинки, а потомки макромеров — остальные типы клеток. Однако мы не смогли окончательно установить источник происхождения склероцитов. То, что они появляются на поздних стадиях дробления зародыша в его периферической зоне, когда внутренние бластомеры еще переполнены желтком, может служить косвенным доказательством микромерного происхождения этих клеток. Такая ранняя дифференциация склероцитов отмечалась у *Ephydatia fluviatilis*, *Adocia cinerea*, *A. simulans*, *Potamolepis stendalli*, *Haliclona ecbasis* (Brien, Meewis, 1938; Meewis, 1941; Levi, 1956; Brien, 1967; Fell, 1969). Для представителей отряда Poecilosclerida этот факт отмечен нами впервые. Как у *Myxilla rosacea* и *Clathria coralloides* (по Maas, 1893), в процессе личиночного развития *I. piceus*, вероятно, сохраняется преемственность между анимально-вегетативной осью яйца и передне-задней осью личинки.

Личинка *I. piceus* — паренхимула, обладает всеми признаками, характерными для личинок других представителей отряда Poecilosclerida (Maas, 1893; Lundbeck, 1905; Burton, 1931, 1932; Levi, 1956; Bergquist et al., 1979 и др.). Такие признаки личинок, как форма тела, характер покровного эпителия и скелет, некоторые спонгиологи рассматривают как имеющие таксономическое значение. Большинство личинок отряда характеризуется овальной или яйцевидной формой. Жгутиковый эпителий равномерно покрывает всю личинку, на заднем полюсе (за редкими исключениями) жгутиковые клетки отсутствуют. Спикулы формируются на ранних стадиях развития личинок. Личиночные спикулы мало отличаются от спикул взрослых губок. Скелет личинок представлен пучком макросклер, расположенным ближе к заднему полюсу личинки, и диффузно разбросанными микросклерами. Последовательность формирования спикул у *I. piceus* такая же, как и у большинства представителей этого отряда. Сначала образуются микро-, а затем макросклеры.

Однако формирование личиночного скелета у *I. piceus* во многом отличается от описанного ранее для *I. radiatus*. Так, у зародыша *I. radiatus* акантостили появляются раньше микросклер, бипоциллы в процессе эмбрионального развития отмечаются крайне редко и даже могут отсутствовать, хелы на заднем полюсе предличинки собираются в фигуры, напоминающие розетки, а перед вылуплением они образуют кольцо вокруг базальной части собранных в пучок акантостилей (Burton, 1931).

Так же, как у других морских губок, за исключением *Haliclona limbata* (см. Meewis, 1941), личинка исследованной нами губки перед вылуплением не имеет ни полости, выстланной пинакоцитами, ни хоаноцитов, ни хоаноцитных камер. Особенностью личинки *I. piceus* является образование многочисленных складок и впячиваний на ее поверхности в процессе формирования жгутикового эпителия. Не зная природы таких образований, их поперечные срезы можно принять за образующиеся хоаноцитные камеры, а продольные — за картины инвагинации. Однако эти явления, как и у *Halisarca dujardini* (Короткова, Ермолина, 1982), не имеют ничего общего с гастрულიей. За счет такой складчатости увеличивается площадь поверхности личинки в замкнутой полости эмбриональной капсулы. Подобные явления описаны у *Hypospongia*

*communis* (Tuzet, Pavans de Ceccatty, 1958) и у *Halichondria panicea* (Иванова, 1981).

Особый интерес представляет тот факт, что в составе формирующегося личиночного эпителия появляются эозинофильные клетки с зернистыми включениями. Такие же клетки обнаруживаются в тканях материнского организма и внутри эмбриональной капсулы растущего ооцита. Можно предположить, что это — материнские клетки, проникающие в зародыш, однако для окончательного решения этого вопроса необходимы добавочные наблюдения.

В отличие от представителей различных отрядов Demospongiae, в том числе и в отряде Poecilosclerida у *Microciona prolifera* (см. Simpson, 1968), половая репродукция *I. piceus* не сопровождается глубокой деструкцией материнских тканей. По-видимому, это может быть объяснено особенностями развития гамет, интенсивностью гаметогенеза, участием или неучастием хоаноцитов в образовании питающих клеток и другими особенностями взаимоотношений половых и соматических клеток.

Автор благодарит старшего научного сотрудника кафедры эмбриологии Ленинградского университета С. М. Ефремову за помощь в обсуждении результатов работы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Иванова Л. В., 1981. Жизненный цикл баренцевоморской губки *Halichondria panicea* (Pallas). — В кн.: Морфогенез у губок. Л.: Изд-во ЛГУ, 59—73.
- Короткова Г. П., 1981. Половой эмбриогенез губок и закономерности его эволюции. — Там же, 108—136.
- Короткова Г. П., Ермолина Н. О., 1982. Период развития личинки *Halisarca dujardini* (Demospongiae). — Зоол. ж., 61, 10, 1472—1480.
- Bergquist P. R., Sinclair M. E., Green C. R., Silyn-Roberts H., 1979. Comparative morphology and behaviour of larvae of Demospongiae. — Colloques internationaux du CNRS, 291, 103—111.
- Brien P., 1967. Embryogénèse de *Potamolepis stendalli* et de *Spongilla mooret*. Polyphylétisme des Éponges d'eau douce. — Bull. Acad. Roy. de Belgique, 53, 752—777.
- Bryen P., Meewis H., 1938. Contribution à l'étude de l'embryogénèse des Spongillidae. — Arch. Biol., 69, 177—250.
- Burton M., 1931. The interpretation of the embryonic and postlarval characters of certain Tetraxonid sponges with observation on post-larval growth-stages in some species. — Proc. Zool. Soc. London, 1—2, 511—527. — 1932. Sponges. — Discovery Reports, Cambridge, 6, 237—392.
- Fell P. E., 1969. The involvement of nurse cells in oogenesis and embryonic development in the marine sponge *Haliclona ecbasis*. — J. Morphol., 127, 2, 133—149.
- Levi Cl., 1956. Etude des *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et systématique des Démospouges. — Arch. Zool. exper. gen., 93, 1—184.
- Lundbeck W., 1905. Porifera. Part 2: Desmacidonidae (pars.). — The Danish Igolf-Expedition, 6, 1—219.
- Maas O., 1893. Die Embryonal-Entwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. — Zool. Jahrb. Abth. Anat., 7, 331—448.
- Meewis H., 1941. Contribution à l'étude de l'embryogénèse des éponges siliceuses. Développement de l'oeuf chez *Adocia cinerea* (Grant) et *Halichondria colliata* (Bow.). — Ann. Soc. Zool. Belgique, 72, 1, 126—149.
- Simpson T., 1968. The biology of the marine sponge *Microciona prolifera* (Ellis and Solander). 2. Temperature-related, annual changes in functional and reproductive elements with a description of larval metamorphosis. — J. Exptl. marine Biol. Ecol. Amsterdam, 2, 252—277.
- Tuzet O., Pavans de Ceccatty M., 1958. La spermatogénèse, l'ovogénèse, la fécondation et les premiers stades du développement de *Hypospongia communis* L. — Bull. Biol., 92, 331—348.

LARVAL FORMATION IN *IOPHON PICEUS*  
(DEMOSPONGIAE, POECILOSCLERIDA)

A. V. ERESCOWSKY

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

S u m m a r y

The morphological investigation of the larval development in a White-Sea sponge, *Iophon piceus* (Vosmaer, 1882) (the family Myxillidae), was carried out. The differentiation of larval structures begins with the morula stage. The larval surface epithelium develops from the embryo peripheral cells. Numerous folds of epithelium are formed during the larval development, and they disappear by the end of the formation of the larva. The spicules appear at the morula stage. Microscleras (bipocills and anisohels) are secreted earlier than macroscleras (acanthostyls). The completely formed larval skeleton consists of an acanthostyls bundle and of microscleras disorganized and spread around. The adult larva, a parenchymula, is of egg-shaped or oval form, 200×260 micrometers in size; flagellated chambers and channels are absent in the larva.