

УДК 593.46

© 1999 г. А.В. ЕРЕСКОВСКИЙ, Г.П. КОРОТКОВА

### О ПРИЧИНАХ СВОЕОБРАЗИЯ ОНТОГЕНЕЗА У ГУБОК (PORIFERA)

Проанализированы особенности индивидуального развития у губок (Porifera) и выделены основные причины варибельности их жизненных циклов. Обоснована необходимость сравнительного анализа всех видов морфогенетических процессов у представителей разных классов губок. Проведена оценка критериев примитивности и продвинутости морфогенезов при половом размножении (гаметогенеза, дробления, формирования личинки, метаморфоза). Рассмотрены тесные корреляции этих процессов с соматическими морфогенезами (рост, бластогенез, регенерация и др.), на примере изменения жизненных циклов у популяций одних и тех же видов губок. Своеобразие онтогенеза у губок связано с сохранением у них низкого уровня специализации и дифференциации клеток, тканей, анатомических систем и низкого уровня специализации морфогенетических процессов.

#### ВВЕДЕНИЕ

Губки (Porifera) относятся к низкоинтегрированным и низкоорганизованным многоклеточным животным, для которых характерна пластичность как морфологических структур, так и различных морфогенетических процессов. Неоднократно делались попытки понять причины своеобразия организации и биологии губок (Rasmont, 1979; Короткова, 1981а, б, 1988а; Серавин, 1986, 1992; Колтун, 1988; Малахов, 1990; Gaino et al., 1995, и др.). В этих работах показано, что специфика гаметогенеза, эмбриогенеза, личиночного развития, метаморфоза и других стадий полового развития губок тесно связаны с низким уровнем развития многоклеточной организации этих животных, с особенностями морфофункциональной организации их тканей, с высокими адаптивными возможностями и другими чертами их биологии.

Разнообразие характера развития у различных представителей типа Porifera неоднократно привлекало внимание исследователей с целью систематизации типов развития Porifera и понимания причин их своеобразия (Brien, 1967, 1972; Borojevic, 1970; Короткова, 1981а, б, 1988а; Серавин, 1992; Efremova, 1997; Ereskovsky, Korotkova, 1997; Ivanova-Kazas, 1997).

Эволюция онтогенеза губок в одних работах (Brien, 1967, 1972; Ivanova-Kazas, 1997) представляется в виде постепенного ряда анаболических усложнений эмбриогенеза, коррелирующих с усложнением ирригационной системы. Бороевич (Borojevic, 1970) обращает внимание на взаимоотношение и баланс жгутиковой и амебодной клеточных линий, в морфогенетических процессах у губок. Эти взаимоотношения называются существенно различными при половом развитии у губок различных таксономических групп. Высокую степень "текучести" структур губок, отсутствие стабилизации дифференцированных клеточных пластов и отдельных клеток, их легкую трансдифференцировку отмечает Л.Н. Серавин (1992).

Во всех перечисленных работах анализ особенности индивидуального развития губок ограничивается сопоставлением лишь морфогенезов при половом размножении.

Хотя известно, что соматические клетки играют большую роль в реализации различных стадий гамето- и эмбриогенеза и одновременно, эти же клетки участвуют и в бесполом размножении, росте, восстановительных морфогенезах.

Наши представления о причинах своеобразия индивидуального развития у губок основаны на гипотезе фазной эволюции онтогенеза (Короткова, 1979, 1991). Она разработана с учетом целостного характера всех морфогенетических процессов, происходящих в жизненном цикле особи. Согласно этой гипотезе, эволюция онтогенеза — многоуровневый и нелинейный (не надставочный) процесс, базирующийся на коррелятивной изменчивости различных групп морфогенезов. Он осуществляется благодаря регулятивным механизмам и приводит к переключению морфогенезов на новые пути, что позволяет изменять интенсивность либо половой, либо соматической репродукции.

Адаптивная изменчивость онтогенеза реализуется через интегративные механизмы, существующие на всех структурных уровнях организации (от геномного, клеточного, организменного до популяционного и ценотического). Коррелятивная изменчивость различных стадий онтогенеза (гаметогенеза, эмбриогенеза, ростовых процессов, бластогенеза, восстановительных морфогенезов и др.) обусловлена их неоднотипным реагированием на стимулы, исходящие от интегрирующих систем (Korotkova 1987; Короткова, 1988а). В связи с этим между морфогенетическими процессами, проходящими на разных стадиях жизненного цикла, постоянно возникают не только положительные, но и конкурентные отношения (Короткова, 1988б).

### ЧЕРТЫ СВОЕОБРАЗИЯ ОНТОГЕНЕЗА У ГУБОК

Сначала рассмотрим некоторые черты полового развития, которые присущи Porifera и не наблюдаются у других животных. Половое развитие у губок представлено гаметогенезом, эмбриогенезом и личиночным метаморфозом.

Гонады у губок отсутствуют, а гаметогенез имеет чаще всего диффузный характер. Одной из особенностей этого процесса у губок можно считать то, что гонии возникают путем прямой трансформации из ядрышковых амебоцитов или хоаноцитов. Основные же стадии формирования гамет сходны у губок с аналогичным процессом у других животных (Fell, 1983; Reiswig, 1983; Simpson, 1984; Ефремова, 1988).

Во время сперматогенеза у Demospongiae и Sclerospongiae формируются временные сферические образования (сперматоциты, ограниченные уплощенными соматическими клетками), в которых происходит сперматогенез, а у Calcareonea сперматозоиды одиночные (Анакина, 1981; Reiswig, 1983; Simpson, 1984; Анакина, Короткова, 1989). Женские половые клетки развиваются в хоаносоме диффузно или иногда мелкими группами. Такое распределение ооцитов описано как у яйцекладущих, так и у живородящих губок (см. обзор: Короткова, 1981б; Fell, 1983; Simpson, 1984).

В оогенезе большинства губок отсутствует процесс типичного желткообразования (Айзенштадт, 1984). Исключение составляет *Oscarella lobularis* (Demospongiae, Homoscleromorpha), у которой вителлогенез осуществляется за счет эндогенного синтеза (Gaino et al., 1986). У остальных губок на этой стадии оогенеза преобладают различные формы передачи питательного материала от вспомогательных клеток вплоть до фагоцитоза целых клеток или их фрагментов (рис. 1). Фагоцитируются не специализированные трофоциты, которые отсутствуют у губок, а обычные соматические клетки (хоаноциты, клетки мезохила) (Fell, 1983; Simpson, 1984). Однако для Haplosclerida характерно появление в период вителлогенеза особой популяции ядрышковых амебоцитов, богатых включениями, которые мигрируют к ооциту и фагоцитируются им, что свидетельствует о большей специализации оогенеза у Haplosclerida по сравнению с другими отрядами Демоспонгий. Эти клетки часто называют "питающими клетками" (trophocytes, nurse cells) (Fell, 1983; Simpson, 1984; Weissenfels, 1989), что неточно, поскольку в эмбриологии трофоцитами принято называть клетки, развивающиеся в процессе оогенеза из оогониев. Ооциты и трофоциты соединены цитоплазматическими

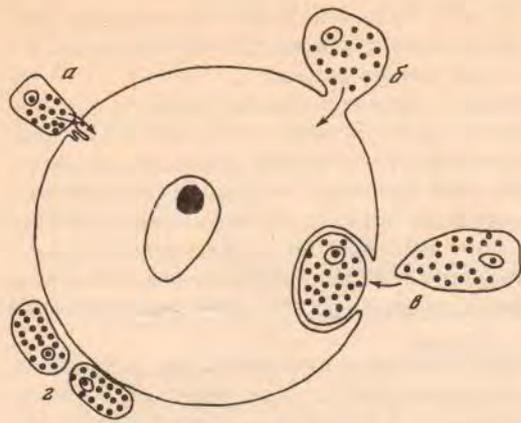


Рис. 1. Схема взаимоотношений ооцитов губок в период вителлогенеза со вспомогательными клетками (по: Fell, 1983). *a* – экзоцитоз в периооцитарное пространство питательного материала вспомогательными клетками с последующим его поглощением ооцитом; *b* – передача материала от вспомогательных клеток ооциту через цитоплазматические мостики; *в* – фагоцитоз вспомогательных клеток ооцитом; *z* – вспомогательные клетки остаются плотно ассоциированными с ооцитом, передача питательного материала осуществляется в ходе эмбриогенеза

мостики и окружены фолликулярным эпителием, чего у губок не наблюдается (Айзенштадт, 1984).

Примитивными чертами оогенеза и организации ооцитов губок помимо невыраженности процессов типичного желткообразования следует считать отсутствие сегрегации ооплазмы (во всяком случае таких данных нет) и, по-видимому, цитоплазматических детерминант, а как следствие и механизмов детерминации осей будущей личинки или молодой губки (при прямом развитии). К примитивному признаку следует отнести и отсутствие яйцевых оболочек (Brien, 1973; Bergquist, 1978; Короткова, 1981б; Fell, 1983).

Эмбриональное развитие живородящих губок происходит в особых капсулах, формирующихся в конце вителлогенеза уплощенными клетками хоаноцитной природы, как у *Halisarca dujardini* (Demospongiae) или известковых губок, либо амебоцитами, как, например, у *Naplosclerida* (Fell, 1983; Simpson, 1984). Окружающие яйцо и зародыш уплощенные клетки не являются настоящими фолликулярными клетками, как их называют многие авторы (Fell, 1974, 1983, 1989; Bergquist, 1978; Simpson, 1984, и др.), поскольку эти клетки не образуют эпителиального слоя, не имеют базальной мембраны и не участвуют в синтезе материала яйцевых оболочек, но становятся позднее выстилкой эмбриональных капсул, а у ряда видов участвуют в построении каналов водоносной системы. Ультраструктура капсул и характер их формирования имеют видовые особенности.

Примитивные черты дробления губок в первую очередь связаны с низкой специализацией яйцеклетки. У Демоспонгий дробление обычно не обладает чертами устойчивости пространственного расположения blastomeres (Levi, 1956; Brien, 1973; Короткова, Ересковский, 1984; Saller, Weissenfels, 1985; Saller, 1988), синхронность делений отсутствует (Короткова, Ересковский, 1984). Однако у известковых губок с амфибластульной личинкой (подкласс *Calcaronea*) дробление может быть более упорядоченным и более синхронным. Это связано с ранней специализацией макромеров на выполнение ими питающей функции и с особым палинтотическим типом дробления (Апакіна, 1997). Признаком слабой специализации дробления губок можно считать присутствие в ядрах blastomeres пронуклеолярных тел – неактивных ядрышек, отмечаемых в литературе как обычные ядрышки (Ересковский, Сизова, 1996; Sizova, Ereskovsky, 1997). Во время дробления у некоторых видов обнаружено проникновение из мезохила в состав зародыша эндосимбионтных бактерий (Kaye, 1991; Sizova, Ereskovsky, 1997).

Необычной чертой эмбриогенеза у *Porifera* можно считать активное участие как в дроблении, так и в процессе формирования личинки соматических клеток материнского происхождения, что также свидетельствует о низком уровне специализации эмбриогенеза. Дробящийся зародыш получает дополнительные питательные вещества через

клетки эмбриональной капсулы, или через клетки, выполняющие питающие функции, вследствие чего его размеры могут существенно увеличиваться (Simpson, 1984; Fell, 1989). На более поздних стадиях развития отмечено проникновение сквозь эмбриональную капсулу и личиночный эпителий гранулярных клеток с эозинофильными включениями в формирующуюся личинку, как, например, у живородящих демоспонгий *Microciona prolifera* (Simpson, 1968), *Halisarca nahatensis* (Chen, 1976), *H. dujardini* (Короткова, Ермолина, 1982), *Iophon piceus* (Ересковский, 1986) и др. У яйцекладущих демоспонгий в состав развивающейся личинки проникают материнские клетки, выметанные вместе с ооцитами, например, *Cliona celata* (Warburton, 1961), *Hemectyon ferox* (Reiswig, 1976), *Chondrosia reniformis* (Levi, Levi, 1976). Наконец, у *Calcaronea* в полость амфибластулы во время ее экскурвации также попадают различные соматические клетки: вспомогательные клетки у *Leucosolenia botrioides* и *L. complicata* (Tuzet, 1948; Анакина, 1981), амебоциты с гетерогенными включениями и сферульные клетки у *Grantia compressa* (Gallissian, 1983), амебоидные микрогранулярные клетки у *Scypha ciliata* (Franzen, 1988). Однако роль этих клеток не исследована.

У яйцекладущих четырехлучевых губок рода *Tetilla*, для которых характерно прямое развитие, вслед за дроблением сразу же наступает стадия дифференцировки клеток молодой губки и ее роста (Watanabe, 1978; Watanabe, Masuda, 1990).

В отличие от эмбриогенеза сложноорганизованных животных, в котором различают стадии дробления, бластуляции, гастрюляции, гистогенеза и органогенеза при развитии личинки или дефинитивных структур, у губок фактически отсутствует завершающая стадия бластуляции и формирование зародышевых листков (гастрюляция). Это прежде всего связано с тем, что у *Porifera* не выработались механизмы ранней детерминации клеток в составе тканей дефинитивных губок (пограничных и тканей внутренней среды). Кроме того, у них нет эмбриональных закладок типа эктодермы и энтодермы или гомологичных им групп клеток, детерминированных на развитие кишки и покровов, поскольку такие тканевые системы у губок отсутствуют (Salvini-Plawen, Splechna, 1979; Rasmont, 1979; Короткова, 1981а, б, 1988а, 1997; Анакина, 1981; Серавин, 1986, 1992; Малахов, 1990; Gaino, Burlando, 1990). Фактически на поздних стадиях дробления, которые обычно называются стадией бластулы или морулы, у губок начинаются процессы дифференциации личиночных клеток (пограничных жгутиковых клеток и склероцитов). Происходит прямой переход от бластомеров к личиночным клеткам, т.е. у губок отсутствует типичная стадия гастрюлы, которая представляет собой у сложноорганизованных животных, согласно классическим представлениям, эти становления зародышевых листков – эктодермы и энтодермы (см. Иванова-Казас, 1995). Судьба специализированных личиночных клеток (покровных, скелетогенных и др.), различна, но она не связана с судьбой зародышевых листков. Дробление у губок плавно переходит в процесс дифференциации либо личиночных (при личиночном развитии), либо дефинитивных тканевых систем (при прямом развитии).

Следующая стадия полового развития – постэмбриогенез. Он начинается после выхода личинки из материнского организма при живорождении, включает метаморфоз и заканчивается формированием молодой губки с функционирующей ирригационной системой.

У губок описаны четыре основных формы личинок: целобластула, амфибластула, паренхимула и трихимелла (рис. 2). Наиболее просто устроена целобластульная личинка (рис. 2, а). Она имеет однорядный жгутиковый покров и обширную внутреннюю полость (бластоцель), заполненную либо жидким бесструктурным веществом, либо отдельными соматическими клетками материнского происхождения. В составе личиночного эпителия могут выделяться крупные безжгутиковые клетки. Целобластульная личинка описана у известковых губок подкласса *Calcinea*, и у некоторых демоспонгий из подклассов *Homoscleromorpha* и *Tetractinomorpha*, причем последние являются яйцекладущими.

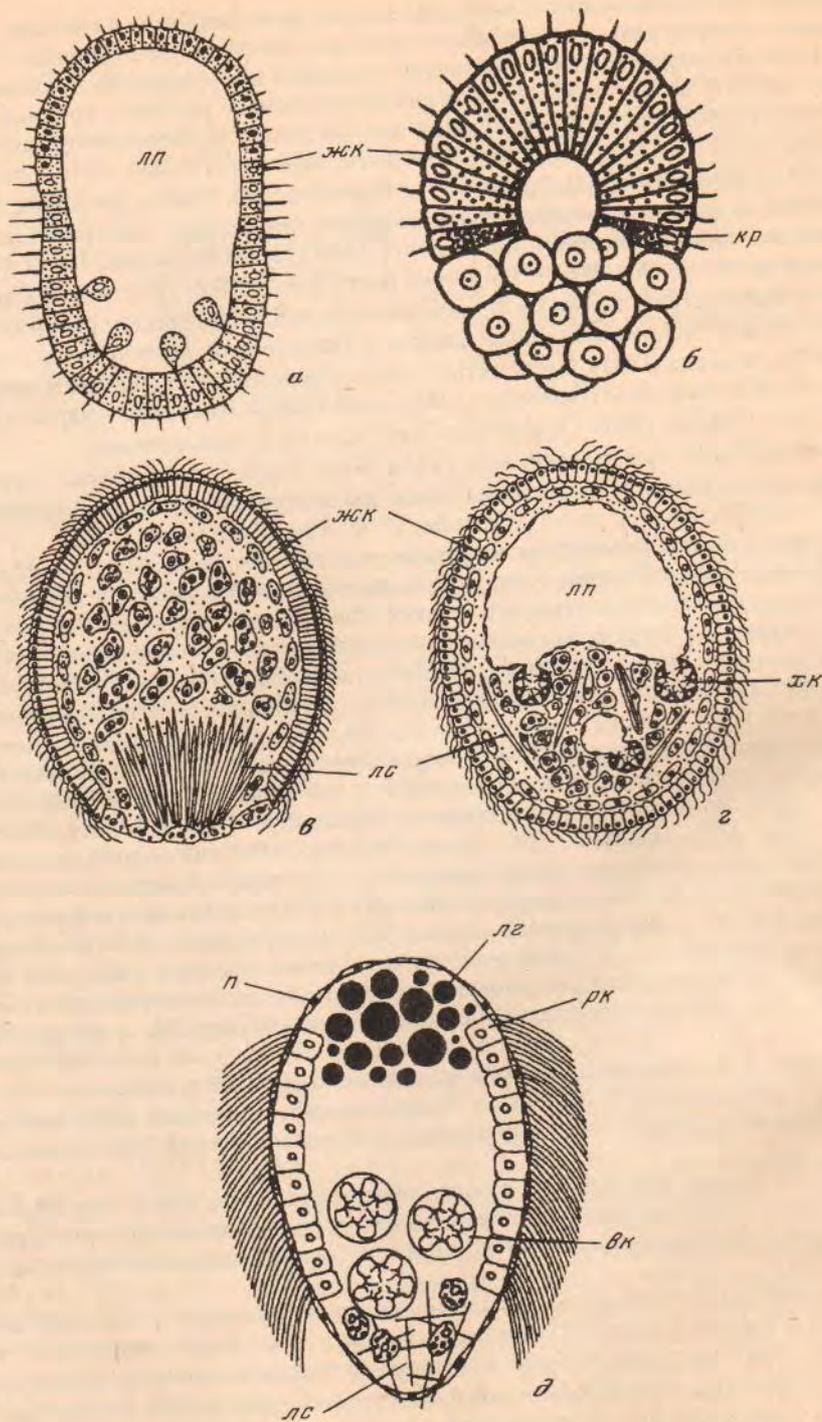


Рис. 2. Схема строения основных типов личинок губок. а – бластульная личинка, б – амфибластульная личинка, в – паренхимульная личинка, г – паренхимульная личинка пресноводных Narplosclerida, д – трихемелла. вк – воротничковая камера; жк – жгутиковые клетки; жкк – клетки "креста"; лп – личиночная полость; лг – липидные глобулы; лс – личиночные спикулы; п – личиночная пинакодерма; рк – ресничные клетки; хк – личиночная хоаноцитная камера

Более сложное строение имеет амфибластульная личинка (рис. 2, б). Она однослойная; ее переднее полушарие образовано жгутиковыми клетками небольшого размера, а заднее – безжгутиковыми крупными клетками с зернистой цитоплазмой. В области экватора располагаются четыре крупные клетки "креста", имеющие в цитоплазме светопреломляющее тело. Небольшая внутренняя полость лишена спикул и дифференцированных личиночных клеток в ней располагаются различные материнские клетки и симбионтные бактерии. Личинки амфибластульного типа развиваются внутри материнской губки и описаны у известковых губок подклассов *Calcaronea* и *Pharetronida*.

Паренхимульные личинки наиболее сложно организованы и могут варьировать по своей организации в пределах одного вида губки (рис. 2, в, г). Они имеют однослойный многорядный или однорядный покровный жгутиковый эпителий, состоящий из сильно удлинённых, поляризованных, одножгутиковых клеток, покрывающих всю или большую часть поверхности личинки. Внутренняя часть личинки заполнена клетками, которые дифференцируются в склероциты, колленциты, иногда (у *Naplosclerida*) хоанобласты и эндопинакоциты, а также содержит личиночный скелет. Паренхимулы развиваются внутри материнского организма и выходят во внешнюю среду с различной степенью развитости как личиночных, так иногда и дефинитивных клеток. Они описаны у всех демоспонгий подкласса *Ceractinomorpha* и у многих *Sclerospongia*.

И, наконец, недавно открыта трихимелла – личинка стеклянной губки *Oopsacas minuta* (Boury-Esnault, Vacelet, 1994) (рис. 2, д). Принципиальные отличия трихимеллы от паренхимул следующие: развитие на ее поверхности клеток, несущих до 50 жгутиков; особого слоя пинакоцитов, покрывающего ресничные клетки; внутри личинки располагаются хоаноцитные камеры, образованные безъядерными воротничковыми телами, которые, в отличие от дефинитивной губки, не собраны в ретикулум.

Все личинки губок независимо от их морфологии относятся к лецитотрофному типу, так как энергетическим источником для них служат неизрасходованные в процессе эмбриогенеза желточные гранулы. Обычно гранулы располагаются в базальных частях жгутиковых клеток или во внутренних клетках личинки. Однако недавно у паренхимул некоторых демоспонгий (*Halichondria panicea* и *Spongilla lacustris*) был описан фагоцитоз органических частичек из внешней среды, осуществляемый жгутиковыми клетками (Иванова, Семенов, 1996).

Обычно жизнь личинки в воде продолжается от нескольких часов до нескольких суток. В течение этого периода личинка претерпевает существенные морфологические изменения, связанные главным образом с подготовкой к оседанию и метаморфозу (Wapstra, Soest van, 1987; Ivanova, 1997).

Провизорными органами личинок губок (амфибластул и паренхимул) является жгутиковый эпителий, выполняющий локомоторную (в период плавания), прикрепительную (при оседании) и, возможно, питающую функции, а также личиночный скелет, играющий опорную (каркасную) роль в начальные фазы метаморфоза. При метаморфозе амфибластул и паренхимул локомоторный эпителий частично или полностью фагоцитируется внутренними клетками. Основную морфогенетическую роль у этих личинок играют внутренние полипотентные клетки, безжгутиковые клетки заднего полюса и отчасти жгутиковые клетки, оставшиеся на поверхности или погружившиеся внутрь. Для метаморфоза целобластульных личинок вследствие простоты их организации не характерны некробиотические процессы. Молодая губка формируется в результате редифференцировки жгутиковых полипотентных клеток в разные типы клеток молодой губки.

Период роста и развития губки начинается с момента формирования оскулула и начала функционирования ирригационной системы, а заканчивается половой репродукцией или бластогенезом. Известно, что половое и бесполое размножение чаще всего чередуются, а ростовые процессы губок прекращаются или замедляются с началом гаметогенеза (Короткова, 1988а, б). В период роста происходит увеличение размеров тела, его биомассы и количества модулей ирригационной системы (оскулулов с прилегающими каналами).

Продолжительность фазы роста и увеличение размеров губок до начала половой репродукции могут существенно варьировать даже в пределах одного вида. Так, молодые особи нового поколения литоральной популяции баренцевоморских *H. panicea* приступают к активному росту в середине–конце гидрологической зимы (февраль–апрель). Сливаясь между собой, они разрастаются на площади до 1–1,5 м<sup>2</sup>. В конце гидрологической весны – начале гидрологического лета (июнь) эти губки фрагментируются, частично подвергаются редукции и в таком состоянии приступают к половому размножению (Ересковский, 1994). У *H. panicea*, обитающих в Балтийском море (Кильская бухта), период роста занимает около одного года, причем форма и размеры губок в период роста и перед половой репродукцией существенно не меняются, а жестко зависят от локальных гидрологических условий (Barthel, 1986; Whitte, Barthel, 1994). У эстуарной популяции *Halichondria sp.*, обитающей в Mystic Estuary (Connecticut, USA), репродуктивный цикл включает две генерации губок, имеющих половое размножение. К первой генерации относятся перезимовавшие губки, прошедшие фазу роста и достигшие нормальных для данной популяции размеров тела, а ко второй – молодые постларвальные особи, у которых практически отсутствует фаза роста (Fell, Jacob, 1979; Fell et al., 1979).

В качестве особого периода жизненного цикла можно выделить бесполое размножение. Известно, что оно по своей природе не однородно, одни типы бластогенеза близки к регенерации, другие – к редукционным явлениям (Иванова-Казас, 1977). Обязательный бластогенез отмечен лишь у представителей двух отрядов Demospongiae: 1) отр. *Harposclerida* (п/кл *Ceractinomorpha*) – у пресноводных губок семейств *Spongillidae* и *Potamolepidae* и у морских *Halicionidae* формируются геммулы (Brien, 1973; Fell, 1974; Simpson, 1984); 2) отр. *Nadromerida* (п/кл *Tetractinomorpha*) – у представителей сем. *Suberitiidae* и *Clionidae* происходит геммулогенез (Topsent, 1888; Herlant-Meewis, 1948; Hartman, 1958; Garrone, 1974; Connes, 1977; Connes et al., 1978), а у сем. *Polymastiidae* и *Tethyidae* наружное почкование (Merejkowsky, 1878; Connes, 1967; Battershill, Bergquist, 1990; Plotkin, Ereskovsky, 1997).

Бесполое размножение в форме наружного почкования изредка встречается практически у всех групп губок независимо от их таксономического положения или местообитания (Fell, 1974; Simpson, 1984). Однако в этих случаях бластогенез представляет собой случайное явление, т.е. он является факультативным процессом. Жизненный цикл с обязательным бесполом размножением характерен для популяций губок с *r*-стратегией.

Геммулы и яйцеклетки у всех изученных губок развиваются из одних и тех же клеточных источников – полипотентных ядрышковых амебоцитов (археоцитов) (Simpson, 1984; Wessenfels, 1989). Обычно геммулогенез в пределах одной особи начинается не раньше, чем пройдет вителлогенез ооцитов. Та же закономерность характерна и для других форм бесполого размножения. Так, почкование у особей беломорской циркумлиторальной (15–25 м) популяции *Polymastia mammillaris* наиболее интенсивно в весенне-летние месяцы (в период начала гаметогенеза), тогда как оно ослабевает в период вителлогенеза (Ересковский, Плоткин, 1996; Plotkin, Ereskovsky, 1997).

Обычно усиление бесполого размножения следует за половым и завершает активную фазу жизненного цикла популяций губок, обитающих в нестабильных условиях, подготавливая их к переживанию стрессовых или летальных для дефинитивной губки периодов. В высоких широтах такими периодами являются осенне-зимние месяцы с отрицательными температурами и ледовым покровом водоемов. В южных широтах эти периоды связаны с пересыханиями водоемов, осенними штормами или сезонами тропических ливней.

Репродуктивные элементы, формирующиеся в результате бесполого размножения (геммулы, наружные почки), проходят фазы, аналогичные метаморфозу и росту губки. Однако в ходе бластогенеза никогда не наблюдается дробления и формирования личинок, так как исходным состоянием для бластогенеза оказывается всегда многоклеточный зачаток, состоящий из соматических клеток различной природы.

## ЗАВИСИМОСТЬ СТРУКТУРЫ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Рассмотрим примеры взаимозависимой изменчивости разных стадий онтогенеза у представителей одних и тех же видов губок при адаптации их к различным экологическим условиям.

В жизненном цикле *H. panicea* (Demospongiae, Halichondriida) в зависимости от условий обитания наблюдается неодинаковая интенсивность гаметогенеза и эмбриогенеза. С этим связана также различная степень деградации соматического тела материнской губки, наступающая после выметывания личинок. В качестве примера рассмотрим жизненный цикл популяций *H. panicea*, обитающих на литорали Баренцева моря и на мелководье Белого и Балтийского морей (Иванова, 1978, 1981; Barthel, 1986; White, Barthel, 1994; Ересковский, устное сообщ.). После интенсивного гаметогенеза и эмбриогенеза мезохил этих губок преобразуется почти полностью в "гонаду", а затем заполняется камерами, содержащими личинок. Этот период жизненного цикла характеризуется интенсивным расходом соматических клеток на образование желточного типа включений в ооцитах и на формирование камер сначала вокруг ооцитов, а затем личинок. Указанные процессы проходят в конце гидрологического лета и завершаются деградацией тела материнской губки, часто сопровождающейся ее фрагментацией. Образовавшиеся на месте исходной особи небольшие фрагменты напоминают редуцированные тела. В весенний гидрологический период наступает рост молодых губок, развивающихся как из метаморфизировавшихся личинок, так и рост губок, восстановившихся из фрагментов. Этот процесс завершается новым репродуктивным циклом (Иванова, 1978, 1981). Таким образом, жизненный цикл в популяциях *H. panicea*, обитающих на мелководье высокоширотных морей, состоит из четырех периодов (рис. 3, а): 1) гаметогенеза и эмбриогенеза, завершающийся выходом личинок из материнской губки; 2) свободной личиночной жизни, метаморфоза и развития молодых губок; 3) пострепродуктивного восстановительного морфогенеза материнской губки или ее фрагментов; 4) роста, предшествующий началу гаметогенеза. Второй и третий периоды репродуктивного цикла протекают параллельно.

Иная структура жизненного цикла наблюдается у *H. panicea*, обитающих в менее жестких климатических условиях Северного моря (на мелководье юго-западного побережья Нидерландов) и в циркумлиторали (10–18 м) Белого моря (Vethaak et al., 1982; Wapstra, Soest, van, 1987; Ересковский, устное сообщ.). У губок из этих районов гаметогенез и эмбриогенез протекают менее интенсивно и поэтому ткани материнских особей изменяются лишь локально (вблизи немногочисленных зародышей). В результате губка нормально функционирует в период репродукции, а после нереста не испытывает глубоких деструктивных преобразований.

Жизненный цикл популяций *H. panicea*, обитающих в этих районах, складывается из трех периодов (гаметогенез и эмбриогенез; личиночное развитие и метаморфоз; период роста). В нем отсутствует период пострепродуктивного восстановительного морфогенеза материнской особи (рис. 3, б).

Аналогичная адаптивная изменчивость жизненного цикла прослеживается у пресноводного космополитного вида *Ephydatia fluviatilis* (Demospongiae, Naplosclerida). Наиболее сложная структура цикла состоит из следующих периодов: 1) гаметогенеза и эмбриогенеза; 2) свободной личиночной жизни, метаморфоза и развития молодых губок; 3) геммулогенеза и дегенерация родительской особи; 4) переживание неблагоприятных условий в состоянии геммул или редуцированных тел; 5) прорастание геммул, рост и формирование половозрелой губки (рис. 4, а). Второй и третий периоды жизненного цикла могут протекать параллельно. Такую структуру жизненного цикла некоторые авторы рассматривают как типичную для *E. fluviatilis* и других Spongillidae (Pronzato, Manconi, 1994).

В зависимости от климатических особенностей или экологических условий жизненный цикл *E. fluviatilis* может испытывать изменения. Например, представители этого

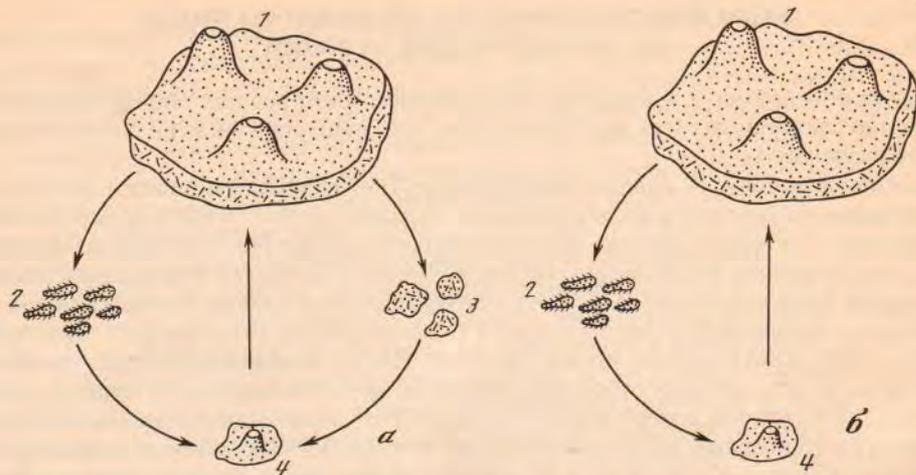


Рис. 3. Схема жизненных циклов *Halichondria panicea*, обитающих в различных экологических условиях высокоширотных морей: *a* – на литорали и верхней сублиторали (по: Иванова, 1981); *б* – в циркумлиторали. 1 – период гаметогенеза и эмбриогенеза; 2 – период свободной личиночной жизни, метаморфоза и развития молодых губок; 3 – период пострепродуктивного восстановительного морфогенеза материнской губки или ее фрагментов; 4 – период роста, предшествующий началу гаметогенеза

вида, обитающие на севере Италии, где круглогодично держится прохладный и влажный климат, в течение всех сезонов находятся в физиологически активном состоянии. Деструктивные процессы у них не наблюдаются. Однако наряду с неактивно и вяло текущей половой репродукцией постоянно происходит формирование небольшого количества геммул. Зимой геммулогенез становится более интенсивным, а осенью замедляется. Таким образом, у этих губок в течение всего года можно встретить в мезохиле как половые клетки или личинки, так и геммулы (Corriero et al., 1994). Следовательно, 4-й период жизненного цикла у них выпадает (рис. 4,б).

Другая популяция *E. fluviatilis* обитает в одном из каналов Сицилии в условиях теплого сухого климата с коротким дождливым сезоном и высокими летне-осенними температурами воздуха, вызывающими пересыхание водоемов. В засушливый период у губок наблюдается активное формирование геммул и отмирание тканей. В связи с чем в жизненном цикле наблюдается чередование всех отмеченных выше периодов. Гаметогенез и личиночное развитие протекают очень быстро в весенний и ранний летний период, после чего формируются геммулы (Pronzato, Manconi, 1994; Corriero et al., 1994).

У бельгийских представителей *E. fluviatilis* также наблюдается полный жизненный цикл, в котором геммулогенез приходится на осенне-зимний период перед промерзанием водоемов. Однако он может видоизменяться в условиях теплых зим, когда ткани материнских особей не отмирают и геммулы лежат в основании функционирующих губок. Гаметогенез и эмбриогенез протекают в весенний период года (Van de Vyver, Willenz, 1975).

Таким образом, в зависимости от стабильности или нестабильности внешних условий популяции одного и того же вида губки могут иметь разную структуру жизненного цикла. При сопоставлении варьирующих жизненных циклов четко прослеживаются конкурентные отношения между интенсивностью морфогенезов, протекающих при половом развитии и возможностью реализации соматических морфогенезов (ростовых процессов, образования геммул и восстановительных морфогенезов после фрагментации или редукционных явлений). Сравнительная легкость переключения морфогенеза с одного пути (например, гаметогенеза или эмбриогенеза) на другой (например, восстано-

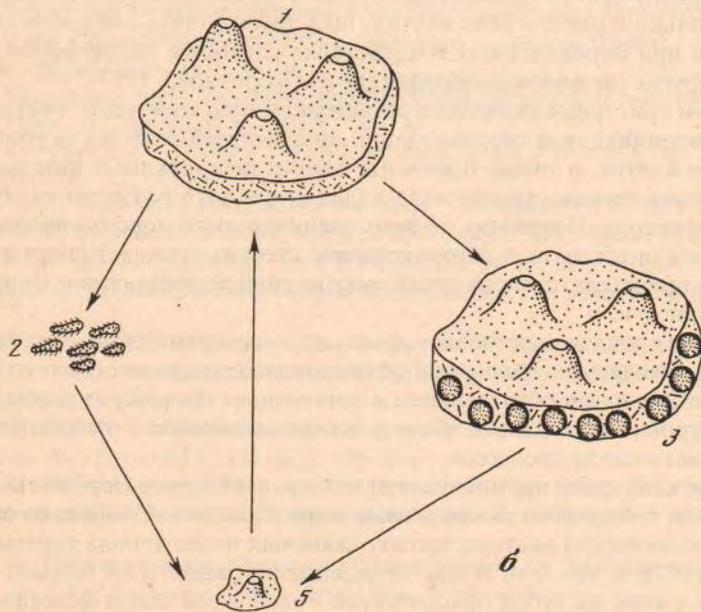
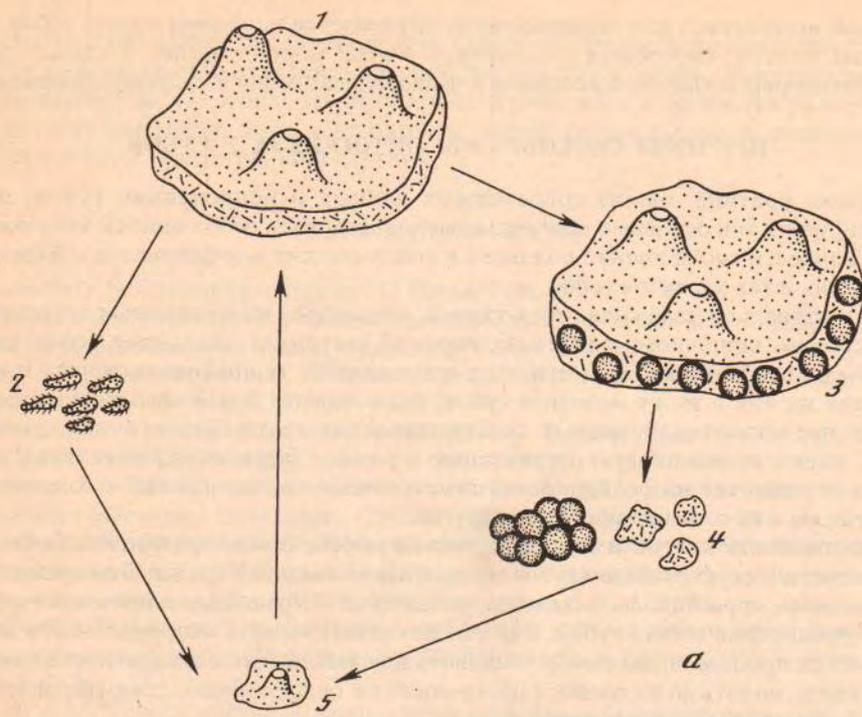


Рис. 4. Схемы жизненных циклов *Ephydatia fluviatilis*, обитающих в различных климатических условиях. *a* – типичный жизненный цикл, характерный для губок из районов с нестабильным климатом; *б* – жизненный цикл губок из районов со стабильными круглогодичными климатическими условиями. 1 – период гаметогенеза и эмбриогенеза; 2 – период свободной личиночной жизни, метаморфоза и развития молодых губок; 3 – геммулогенез и дегенерация родительской особи; 4 – переживание неблагоприятных условий в состоянии геммул или редукционных тел; 5 – прорастание геммул, рост и формирование половозрелой губки

вительный морфогенез или геммулогенез) объясняется наличием в теле губок полипотентных клеток, способных участвовать в этих морфогенезах, а также способностью некоторых соматических клеток к дедифференциации и трансдифференциации.

### ПРИЧИНЫ СВОЕОБРАЗИЯ ОНТОГЕНЕЗА У ГУБОК

Завершая краткий анализ современных данных о репродукции губок, можно сформулировать три основные причины отмеченных ранее особенностей эмбриогенеза и варибельности соотношения полового и соматических морфогенезов в жизненных циклах одних и тех же видов губок.

1. Отсутствие в составе тела губок тканей, полностью гомологичных эктодермальным покровам, кишечному эпителию, нервной системе и мезодерме более сложно организованных Metazoa. Примитивные пограничные ткани (пинакодерма и хоанодерма), так же как и ткани мезохила губок, оказываются более мультифункциональными. У представителей разных систематических групп аналогичные тканевые системы имеют неодинаковую организацию и разные формообразовательные потенции, что отражается на особенностях гаметогенеза, эмбриогенеза и соматических морфогенезов и их соотношении друг с другом.

2. Пластичность клеток и тканевых систем обеспечивает сравнительно быструю морфогенетическую реакцию губок на изменение внешней среды. Это прежде всего преобразование ирригационной системы, увеличение миграций полипотентных клеток и их перегруппировка в теле губки. Все это позволяет менять направленность морфогенетических процессов, например усиливать или уменьшать интенсивность гамето- и эмбриогенеза, вплоть до их полного прекращения и одновременно стимулировать иные морфогенезы, например бластогенетические.

3. Слабая специализация не только соматических, но и половых клеток губок определяет и невысокую специализацию процессов гамето- и эмбриогенеза. В результате чего не только соматические клетки, но и гаметоциты, эмбриональные и личиночные клетки при определенных воздействиях способны дедифференцироваться и включаться в другие (не половые) морфогенезы (Короткова, 1997).

Если главным критерием сложности организации тела животного считается высокий уровень дифференциации и специализации анатомических отделов тела, систем органов, тканей и клеток, а также появление специализированных интегративных систем, то для оценки сложности процесса индивидуального развития следует привлечь аналогичные критерии. Например, степень специализации морфогенезов, проходящих на разных этапах онтогенеза, и соответственно степень специализации клеток, участвующих в этих процессах, степень устойчивости типа репродуктивного процесса и его детерминированности.

Приведенные в настоящем обзоре факты с несомненностью свидетельствуют о том, что губки, находясь на уровне слабой индивидуализации многоклеточного тела, со слабо выраженным органообразованием и зачаточным тканеобразованием обладают и очень низким уровнем специализации и детерминированности эмбриогенеза и других форм морфогенетических процессов.

Что касается критериев примитивности или продвинутой морфогенезов, проходящих при половом и бесполом размножении в пределах типа Porifera, то они очевидны. Чем большее количество анатомических, тканевых и клеточных систем появилось в составе тела губки и чем они более дифференцированы, тем больше вероятность существования у этих же губок относительно более устойчивых форм репродукции, а также для появления специализированных форм бластогенеза и эмбриогенеза.

Причины изменения характера гаметогенеза и взаимоотношения гаметоцитов с соматическими клетками у тех или иных групп губок можно понять лишь в результате изучения всего жизненного цикла (эмбриогенеза, характера ростовых процессов, бластогенеза, редуцированных и восстановительных морфогенезов).

Современные губки проделали длительный путь параллельной адаптивной эволю-

ции и поэтому не следует среди них искать какого-то одного исходного прототипа. В пределах каждой крупной таксономической группы губок можно выделить виды как более продвинутые, так и более примитивные. Кроме того, в процессах развития этой же группы губок могут быть обнаружены черты более высокой специализации, сосуществующие с примитивными чертами.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айзенштадт Т.Б. Цитология оогенеза. М.: Наука, 1984. 247 с.
- Анакина Р.П. Эмбриональное развитие баренцевоморской губки *Leucosolenia complicata* (Mont.) // Морфогенезы у губок. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. С. 52–58.
- Анакина Р.П., Короткова Г.П. Сперматогенез у баренцевоморской губки *Leucosolenia complicata* Mont // Онтогенез. 1989. Т. 20. С. 77–86.
- Ересковский А.В. Формирование личинки *Lophon piceus* (Demospongiae, Poecilosclerida) // Зоол. журн. 1986. Т. 65. С. 1614–1621.
- Ересковский А.В. Некоторые закономерности обитания и распределения губок на литорали Восточного Мурмана // Зоол. журн. 1994. Т. 73. Вып. 4. С. 5–17.
- Ересковский А.В., Плоткин А.С. Экологические закономерности бесполого размножения *Polymastia mammillaris* (Muller, 1806) (Demospongiae, Tetractinimorpha) в Кандалакшском заливе Белого моря // Вестн. СПбГУ. 1996. Сер. 3. Вып. 3. С. 102–103.
- Ересковский А.В., Сизова Н.А. Некоторые особенности раннего эмбриогенеза беломорской губки *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Dendroceratida) // Вестн. СПбГУ. 1996. Сер. 3. Вып. 3. С. 103.
- Ефремова С.М. Происхождение половых клеток и проблема "зародышевого пути" у губок // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. С. 17–22.
- Иванова Л.В. Морфогенетические процессы и сезонные изменения анатомической и тканевой организации баренцевоморской губки *Halichondria panicea* (Pallas) // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. 1978. № 10. С. 62–71.
- Иванова Л.В. Жизненный цикл баренцевоморской губки *Halichondria panicea* (Pallas) // Морфогенезы у губок. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. С. 59–73.
- Иванова Л.В., Семенов В.В. Способы питания личинок губок // Вестн. СПбГУ. 1996. Сер. 3. Вып. 3. С. 105–106.
- Иванова-Казас О.М. Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 240 с.
- Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. СПб: Наука, 1995. 565 с.
- Колтун В.М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 1988. С. 24–34.
- Короткова Г.П. Происхождение и эволюция онтогенеза. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. 256 с.
- Короткова Г.П. Общая характеристика организации губок // Морфогенезы у губок. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981а. С. 5–91.
- Короткова Г.П. Половой эмбриогенез губок и закономерности его эволюции // Морфогенезы у губок. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981б. С. 108–136.
- Короткова Г.П. Своеобразие организации и типов развития губок // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1988а. С. 34–40.
- Короткова Г.П. Интегративные механизмы и морфогенез (к проблеме эволюции онтогенеза) // Журн. общ. биологии. 1988б. Т. 69. № 4. С. 464–475.
- Короткова Г.П. Принципы целостности и эволюция онтогенеза // Современная эволюционная эмбриология. Киев: Наук. думка, 1991. С. 118–129.
- Короткова Г.П. Регенерация животных. СПб: Изд-во СПбГУ, 1997. 479 с.
- Короткова Г.П., Ересковский А.В. Особенности дробления яйца беломорской губки *Halisarca dujardini* Johnston // Вестн. ЛГУ. 1984. № 21. С. 36–42.
- Короткова Г.П., Ермолина Н.О. Период развития личинки *Halisarca dujardini* (Demospongia) // Зоол. журн. 1982. Т. 61. Вып. 10. С. 1472–1479.

- Малахов В.В. Загадочные группы морских беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1990. 144 с.
- Серавин Л.Н. Природа и происхождение губок // Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 144. С. 94–112.
- Серавин Л.Н. Своеобразие организации и эмбрионального развития губок (Spongia) // Вестн. СПбГУ. 1992. Сер. 3. Вып. 2 (№ 10). С. 13–28.
- Anakina R.P. The cleavage specificity in embryos of the Barents Sea Sponge *Leucosolenia complicata* Montagu (Calcispongiae, Calcarenea) // Modern problems of Poriferan biology. B. 20 / Eds Ereskovsky A., Keupp H., Kohring R. Berlin: Freie Universitat, 1997. P. 45–53.
- Barthel D. On the ecophysiology of the sponge *Halichondria panicea* in Kiel Bight. I. Substrate specificity, growth and reproduction // Mar. Biol. 1986. V. 32. P. 291–298.
- Battershill C.N., Bergquist P.R. The influence of storms on asexual reproduction, recruitment, and survivorship of Sponges // New Perspectives in Sponge Biology / Ed. Rutzler K. Washington: Smithsonian Inst. Press, 1990. P. 397–403.
- Bergquist P.R. Sponges. Los Angeles: Univ. Press, 1978. 268 p.
- Borojevic R. Differentiation cellulaires dans l'embryogenese et la morphogenese chez les Spongiaires / Ed. Fry W.G. The biology of the Porifera // Symp. Zool. Soc. London. 1970. V. 25. P. 247–271.
- Boury-Esnault N., Vacelet J.P. Preliminary studies on the organisation and development of a hexactinellid sponge from a Mediterranean cave, *Oopsacas minuta* // Sponges in Time and Space / Eds Soest, van R., Kempen, van T., Braekman, J.-C. Rotterdam: A.A. Balkema Press, 1994. P. 407–415.
- Brien P. Les Eponges, leur nature metazoaire, leur gastrulation, leur etat colonial // Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique. 1967. T. 97. P. 197–235.
- Brien P. Les feuillettes embryonnaires des Eponges // Bull. Acad. Roy. Belgique. 1972. 5 Ser. V. 53. P. 715–732.
- Brien P. Les Demosponges // Traite de Zoologie. Ed. Grasse P.P. V. 1 (III). P.: Maison Cie, 1973. P. 133–461.
- Chen W.T. Reproduction and speciation in *Halisarca* // Aspects of sponge biology / Eds Harrison F.M., Cowden R.R. N.Y.: Acad. Press, 1976. P. 113–139.
- Connes R. Structure et developement des bourgeons chez l'Eponge siliceuse *Tethya lincurium* Lamarck // Arch. Zool. Exp. GBn. 1967. V. 108. P. 157–195.
- Connes R. Contribution a l'Etude de la gemmulogenese chez la d'Eponge marine *Suberites domuncula* (Olivier) Nardo // Arch. Zool. Exp. Gen. 1977. V. 118. P. 391–407.
- Connes R., Carriere D., Paris J. Etude du developpement des gemmules chez la demosponge marine *Suberites domuncula* (Olivier) Nardo // Ann. Sci. Natur. Zool. Paris. 1978. V. 20. P. 357–387.
- Corriero G., Manconi R., Vacarro P., Pronzato R. Life strategies of *Ephydatia fluviatilis* (L., 1758) in two different environments // Sponges in Time and Space / Eds Soest, van R., Kempen, van T., Braekman, J.-C. Rotterdam: A.A. Balkema Press, 1994. P. 321–326.
- Ejremova S.M. Once more on the position among Metazoa – gastrulation and germinal layers of Sponges // Modern problems of Poriferan biology. B. 20 / Eds Ereskovsky A., Keupp H., Kohring R. Berlin: Freie Universitat, 1997. P. 7–15.
- Ereskovsky A.V., Korotkova G.P. The reasons of Sponges sexual morphogenesis peculiarities // Modern problems of Poriferan biology. B. 20 / Eds Ereskovsky A., Keupp H., Kohring R. Berlin: Freie Universitat, 1997. P. 25–33.
- Fell P.E. Porifera // Reproduction of marine invertebrates / Eds Giese A.C., Pearse J.S. N.Y.: Acad. Press, 1974. V. 1. P. 51–132.
- Fell P.E. Porifera // Reproductive biology of Invertebrates / Eds Adiyodi K.G., Adiyodi R.G. V. 1. Oogenesis, oviposition and oosorption. Ltd.: Chichester: John Wiley and Sons, 1983. P. 1–29.
- Fell P.E. Porifera // Reproductive biology of Invertebrates / Eds Adiyodi K.G., Adiyodi R.G. V. 1. Fertilisation and larval development. Ltd.: Chichester: John Wiley and Sons, 1989. P. 1–41.
- Fell P.E., Jacob W.F. Reproduction and development of *Halichondria* sp. in the Mystic Estuary, Connecticut // Biol. Bull. 1979. V. 156. P. 62–75.
- Fell P.E., Lewandrowski K.B., Lovice M. Postlarval reproduction and reproductive strategy in *Haliclona loosanoffi* and *Halichondria* sp. // Biologie des Spongiaires // Eds Levi C., Boury-Esnault N. Paris: CNRS, 1979. P. 113–122.
- Franzen W. Oogenesis and larval development of *Scypha ciliata* (Porifera, Calcarea) // Zoomorphology (Berlin). 1988. V. 107. № 6. P. 349–357.
- Gaino E., Burlando B., Buffa P. Contribution to the study of egg development and derivation in *Oscarella lobularis* (Porifera, Demospongiae) // Inv. Repr. Dev. 1986. V. 10. P. 297–305.

- Gaino E., Burlando B. Sponge cell motility: a model system for the study of morphogenetic processes // Boll. Zool. 1990. V. 57. P. 109–118.
- Gaino E., Manconi R., Pronzato R. Organizational plasticity as a successful conservative tactics in sponges // Anim. Biol. 1995. V. 4. P. 31–43.
- Gallissian M.F. Etude ultrastructurale du developement embryonnaire chez *Grantia compressa* F. (Porifera, Calcarea) // Arch. Anat. Microsc. Morph. Exp. 1983. V. 1. P. 59–75.
- Garrone R. Ultrastructure d'une "gemmae armee" planctonique d'Eponge clionidae // Arch. Anat. Microsc. Morph. Exper. 1974. V. 63. P. 163–182.
- Hartman W. Natural history of the marine sponges of southern New England // Bull. Peabody Mus. Natur. Hist. 1958. V. 12. P. 1–155.
- Herlant-Meewis H. La gemmulation chez *Suberites domuncula* // Arch. Anat. Microsc. 1948. V. 37. P. 289–322.
- Ivanova L.V. New data about morphology and metamorphosis of the spongillid larvae (Porifera, Spongillidae). 1. Morphology of the free-swimming larvae // Modern problems of Poriferan biology. B. 20 / Eds Ereskovsky A., Keupp H., Kohring R. Berlin: Freie Universitat, 1997. P. 55–71.
- Ivanova-Kazas O.M. Analysis of Sponges ontogeny at sexual reproduction // Modern problems of Poriferan biology. B. 20 / Eds Ereskovsky A., Keupp H., Kohring R. Berlin: Freie Universitat, 1997. P. 35–43.
- Kaye H.R. Sexual reproduction in four Caribbean commercial sponges. II. Oogenesis and transfer of bacterial symbionts // Inv. Reprod. Dev. 1991. V. 19. P. 13–24.
- Korotkova G.P. The integrative systems and the evolution of ontogenesis // Towards a new synthesis in evolutionary biology / Eds Mlikovsky J., Novak V.J.A. Proc. Intern. Symp. Praha. 1987. P. 155–156.
- Levi C. Etude des *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et systematique des Demosponges // Travaux de la Station Bibliog. de Roscoff N.S. 1956. V. 7. № 34. P. 3–181.
- Levi C., Levi P. Embryogenese de *Chondrosia reniformis* (Nardo), demosponge ovipare, et transmission des bacteries symbiotiques // Ann. Sc. Nat. Zool. Biol. Anim. 1976. V. 18. P. 367–380.
- Merejkowsky C.S. Les Eponges de la mer Blanche // Mem. l'Acad. Imper. Sci. 1878. V. 26. № 7. P. 1–51.
- Plotkin A.S., Ereskovsky A.V. Ecological aspects of asexual reproduction of the White Sea Sponge *Polymastia mammillaris* (Demospongiae, Tetractinomorpha) in Kandalaksha Bay // Modern problems of Poriferan biology. B. 20 / Eds Ereskovsky A., Keupp H., Kohring R. Berlin: Freie Universitat, 1997. P. 127–132.
- Pronzato R., Manconi R. Life history of *Ephydatia fluviatilis* a model for adaptive strategies in discontinuous habitats // Sponges in Time and Space / Eds Soest, van R., Kempen, van T., Braekman, J.-C. Rotterdam: A.A. Balkema Press, 1994. P. 327–331.
- Rasmont R. Les Eponges: des Metazoaires et des societes de cellules // Biologie des Spongiaires / Eds Levi C., Boury-Esnault N. Paris: CNRS, 1979. P. 21–30.
- Reiswig H.M. Natural gamete release and oviparity in Caribbean demospongiae // Aspects of sponge biology / Eds Harrison F.M., Cowden R.R. N.Y.: Acad. Press, 1976. P. 99–112.
- Reiswig H.M. Porifera // Reproductive biology of Invertebrates. V. 2. Spermatogenesis / Eds Adiyodi K.G., Adiyodi R.G. Ltd., Chichester: John Wiley and Sons, 1983. P. 1–23.
- Saller U. Oogenesis and larval development of *Ephydatia fluviatilis* (Porifera, Spongillidae) // Zoomorphology (Berlin). 1988. V. 108. № 1. P. 23–28.
- Saller U., Wiessensfels N. The development of *Spongilla lacustris* from the oocyte to the free larva (Porifera, Spongillidae) // Zoomorphology. 1985. V. 105. P. 367–374.
- Salvini-Plawen L., Splechtina H. Zur Homologie der Keimblätter // Ztschr. zool. Syst. Evolut. 1979. V. 17. № 2. P. 77–81.
- Simpson T.L. The biology of the marine sponge *Microciona prolifera* (Ellis and Sollander). II. Temperature – related annual changes in functional and reproductive elements with a discription of larval metamorphosis // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1968. V. 2. P. 252–277.
- Simpson T.L. The cell biology of Sponges. N.Y.: Springer-Verlag, 1984. 662 p.
- Sizova N.A., Ereskovsky A.V. Ultrastructural peculiarities of the early embryogenesis in a White Sea Sponge *Halisarca dujardini* (Demosponge, Dendroceratida) // Modern problems of Poriferan biology. B. 20 / Eds Ereskovsky A., Keupp H., Kohring R. Berlin: Freie Universitat, 1997. P. 103–113.
- Topsent E. Sur les gemmules de quelques silicisponges marines // C.R. Acad. Sci. Paris. 1888. V. 106. P. 1298–1300.

- Tuzet O. Les premieres stades du developement de *Leucosolenia botrioides* Ellis et Sollander et de *Clathrina (Leucosolenia) coriacea* Mont. // Ann. Sci. Natur. 1948. V. 10. P. 103-114.
- Vyver, van de G., Willenz P. An experimental study of the life cycle of the fresh-water sponge *Ephydatia fluviatilis* in its natural surroundings // Wilhelm Roux's Arch. 1975. V. 177. P. 41-52.
- Vethaak A.D., Cronie R.J., Soest, van R.W.M. Ecology and distribution of two sympatric, closely related sponge species, *Halichondria panicea* (Pallas, 1766) and *H. bowerbanki* Burton, 1930 (Porifera, Demospongiae), with remarks on their speciation // Bijdrag. Dierkunde. 1982. V. 52. № 2. P. 82-102.
- Wapstra M., Soest, van R.W.M. Sexual reproduction, larval morphology and behaviour in Demosponges from the southwest of the Netherlands // Taxonomy of Porifera / Eds Boury-Esnault N., Vacelet J. NATO ASI Ser. 1987. V. 13. P. 281-307.
- Warburton F. Inclusion of parental somatic cells in sponge larvae // Nature (London). 1961. V. 191. P. 1317.
- Watanabe Y. The development of two species of *Tetilla* (Demosponge) // Natur. Sci. Rep. Ochanomizu Univ. 1978. V. 29. P. 71-106.
- Watanabe Y., Masuda Y. Structure of liber bundles in the egg of *Tetilla japonica* and their possible function in development // New Perspectives in Sponge Biology / Ed. Rutzler K. Washington: Smithsonian Inst. Press, 1990. P. 193-199.
- White U., Barthel D. Reproductive cycle and oogenesis of *Halichondria panicea* (Pallas) in Kiel Bight // Sponges in Time and Space / Eds Soest, van R., Kempen, van T., Braekman J.C. Rotterdam: A.A. Balkema Press, 1994. P. 297-305.
- Wiessenfels N. Biologie und mikroskopische Anatomie der Susswasserschwamme (Spongillidae). Stuttgart, N.Y.: G. Fisher Verlag, 1989. 110 p.

Санкт-Петербургский  
государственный университет  
биолого-почвенный факультет, кафедра эмбриологии  
199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

Поступила в редакцию  
5.IX.1997

A.V. ERESKOVSKY, G.P. KOROTKOVA

#### ON THE REASONS OF ONTHOGENESIS PECULIARITY IN SPONGES

Dep. Embryology, Biology and Soil Faculty, St.-Petersburg State University,  
Universitetskaya nab. 7/9, St.-Petersburg 199034, Russia

The analysis of peculiarities of individual development in Porifera based on the idea of phase evolution of onthogenesis as multilevel and non-linear process was done (Korotkova, 1979, 1987). Correlative variability of different types of morphogenesis in sponges (gametogenesis, embryogenesis, growth processes, blastogenesis, reconstructive morphogenesis, etc.) is conditioned by different reactions of different stages of the same morphogenesis to the same stimuli as well as by different morphogeneses. To understand the reasons of changes of gametogenesis and relations between gametocyte and somatic cells the complete life cycle and peculiarities of morphogenetic processes in postgenerative period were analysed. The main attention was given to the participation of somatic cells with some polypotent features and to the ability of some somatic cells to direct transformation to different cell types. Criteria of morphogenesis primitiveness and progress, taking place in sponges during life cycle were evaluated. It was shown that the more anatomical, tissue and cell systems formed in sponge body with high level of differentiation, the more probable is the existence of stable reproduction forms and the development of specific forms of blastogenesis and embryogenesis. Peculiarities of sponge onthogenesis are explained not only by their specific place in evolution system, but also by the low specialization of cells, tissues and anatomical systems, as well as by low level of individuality and specialization of morphogenetic processes.