ОНТОГЕНЕЗ, 2024, том 55, № 1, с. 3–16

ТОЧКА ЗРЕНИЯ

УДК 573

А.К. ДОНДУА, Е.Л. ГОНОБОБЛЕВА «ABLASTICA – METAZOA, НЕ ИМЕЮЩИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ»

Статья «ABLASTICA – METAZOA, НЕ ИМЕЮЩИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ» написана профессором кафедры эмбриологии Санкт-Петербургского государственного университета А.К. Дондуа в соавторстве с Е.Л. Гонобоблевой (его ученицей и коллегой). А.К. Дондуа ушёл из жизни 04.11.2021 г., и текст статьи был доработан Е.Л. Гонобоблевой. Идеи об уникальности эмбриогенеза губок высказывались Арчилом Карпезовичем и раньше (см. цитированные в статье работы Ereskovky, Dondua, 2006; Dondua, Kostyuchenko, 2013), а в феврале 2019 года А.К. Дондуа сделал доклад «Ablastica - Metazoa, не имеющие зародышевых листков» на семинаре по эволюционной и молекулярной биологии Санкт-Петербургского научного центра РАН. Однако его идея о выделении группы Ablastica никогда не публиковалась в виде статьи. Необычный формат этой статьи обсуждался членами редколлегии журнала, и, в итоге, было принято решение максимально сохранить творческий вклад в этот текст А.К. Дондуа. Мы можем только подтвердить, что проблема наличия у Porifera гаструляции и зародышевых листков, а также гомологии между типами клеток Porifera и Metazoa, до сих пор не утратила актуальность. Как сторонники, так и противники «зародышевых листков у губок» приводят весомые аргументы в пользу своих точек зрения (например, Adamska, 2016; Colgren, Nichols, 2020; Steinmetz, 2019; Nájera, Weijer, 2023, цитируемые в статье). Решение этой проблемы имеет непосредственное отношение к реконструкции происхождения и филогении Metazoa, то есть к основным задачам эволюционной биологии развития.

ABLASTICA – METAZOA, НЕ ИМЕЮЩИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

© 2024 г. А. К. Дондуа, Е. Л. Гонобоблева*

Биологический факультет, кафедра эмбриологии, Санкт-Петербургский государственный университет, Менделеевская линия, д. 5, 199034 Россия

**e-mail: gonobol@mail.ru*

Теория зародышевых листков - фундаментальное обобщение сравнительной и эволюционной эмбриологии, подкрепленное данными современных исследований развития на молекулярном уровне. Она подразумевает гомологию зародышевых листков у всех многоклеточных животных, а также происхождение гомологичных структур Metazoa из одних и тех же зародышевых листков. Теория зародышевых листков считается одним из доказательств единства происхождения всех Многоклеточных животных. Одна из нерешенных и широко обсуждаемых проблем в рамках данной теории - наличие зародышевых листков у губок (тип Porifera), одной из древнейших групп Metazoa. В настоящей статье мы обосновываем точку зрения о том, что среди Metazoa, кроме Diploblastica и Triploblastica, имеется третья группа животных, которую мы предлагаем называть Ablastica. Именно эту группу и составляют губки, у которых отсутствуют зародышевые листки.

Ключевые слова: происхождение Metazoa, губки, Porifera, эмбриогенез, зародышевые листки, Ablastica, Diploblastica, Triploblastica.

DOI: 10.31857/S0475145024010012, **EDN:** MFLOXE

ВВЕДЕНИЕ

При построении филогенетических систем животных зоологи издавна используют разнообразные характеристики индивидуального развития, присущие представителям различных таксонов. Уже в первом филогенетическом древе, предложенном в 1866 году Эрнстом Геккелем (Haeckel, 1866), для выделения разных ветвей Позвоночных животных используются такие эмбриологические понятия как Amniota и Anamnia. Позднее появляется разделение животных на Protostomia, т.е. животных, у которых ротовое отверстие формируется в области бластопора, и Deuterostomia, для которых характерна закладка ротового отверстия независимо от локализа-

ции бластопора. К этому же «эмбриологическому» ряду можно отнести такие группы, как Diploblastica и Triploblastica (Иванова-Казас, 1995). В этом случае исследователи опираются на данные о наличии и числе зародышевых листков.

Начало разработки теории зародышевых листков восходит к давним исследованиям раннего развития птиц, выполненным Каспаром Фридрихом Вольфом, который, в частности, доказал образование трубчатой структуры кишки из пласта клеток (Wolff, 1766, 1768).

В 1817 году Х. Пандер защищает диссертацию о развитии зародыша курицы, в которой показывает, что зародыш довольно рано подразделяется на три слоя или пластинки: внутреннюю слизистую, наружную серозную и несколько позже – среднюю сосудистую. Это описание послужило прологом к открытию зародышевых листков (Pander, 1817). Уже спустя несколько лет М. Ратке находит аналоги пандеровских листков в эмбриогенезе рака (Rathke, 1825).

В 1828 году К. Бэр публикует объемистую и наполненную фактическим материалом «Историю развития животных», в которой он показал, что пандеровские зародышевые листки имеются у всех позвоночных. К. Бэр различал два зародышевых листка – анимальный и вегетативный, при этом первый подразделялся им на кожный и мускульный, а второй на сосудистый и слизистый (Baer, 1828). Согласно современной номенклатуре, кожный листок К. Бэра соответствует эктодерме, мускульный и сосудистый – соответственно париетальному и висцеральному листкам мезодермы, а слизистый – энтодерме.

Следует напомнить, что принятые в настоящее время для наименования зародышевых листков термины (эктодерма, энтодерма) первоначально использовались для обозначения структур взрослых животных. При этом подчеркивалось сходство между слоями взрослого организма кишечнополостных (по современной номенклатуре – тип Cnidaria) и зародышевыми листками эмбрионов. После работ Дж. Олмана стало понятно, что описанные листки имеют клеточную структуру (Huxley, 1849; Allman, 1853; Calder, 2015).

Во второй половине 19-го столетия трудами А. О. Ковалевского (Kowalevsky, 1871), И. И. Мечникова (Metschnikoff, 1880) и многих других было доказано, что зародышевые листки присущи всем беспозвоночным животным. Провозглашая идею единства происхождения Многоклеточных, А. О. Ковалевский постулировал гомологию зародышевых листков у представителей всех групп животных. В эти же годы осознается реальность существования и специфичности листков, в результате которой у животных, занимающих различные ступени эволюции, имеется вполне определенный сходный круг производных, характерных для каждого из трех листков – эктодермы, мезодермы и энтодермы.

Универсальность зародышевых листков стала очевидной, когда выяснилось, что обязательным элементом раннего онтогенеза многоклеточных животных является процесс гаструляции, в течение которой возникает первичная дифференциация частей зародыша и образуются два (Diploblastica) или три зародышевых листка (Triploblastica).

Центральным положением теории зародышевых листков служило утверждение об их универсальности и гомологии у *всех* многоклеточных. По мнению таких выдающихся знатоков, как эмбриолог П. Г. Светлов, только теория зародышевых листков «... создала сравнительную эмбриологию, как науку» (Светлов, 1963).

Теория зародышевых листков, несмотря на ряд исключений, является одной из основополагающих в современной эволюционной биологии развития (Hall, 1998; Richardson, 2021). Происхождение разных типов клеток в эмбриогенезе имеет решающее значение не только для фундаментальной науки, но и для прикладных исследований в области регенеративной медицины (Edgar et al, 2014). Классификация различных типов клеток дефинитивных организмов основана на их принадлежности к определённым анатомическим и онтогенетическим компартментам. Это обусловлено тем, что клетки взрослого организма имеют «онтогенетический импринт», то есть набор специфических для данного типа клеток цитологических и молекулярных характеристик, определяемых происхождением в эмбриогенезе (Hutchins et al, 2017).

Транскриптомный анализ различных типов клеток небилатеральных и билатеральных беспозвоночных и позвоночных животных демонстрирует, что они группируются в сходные «семейства клеток», характеризующиеся рядом консервативных молекулярных компонентов. У ряда модельных объектов показано, что объединение дефинитивных типов клеток в транскриптомные семейства согласуется с их происхождением из определённого зародышевого листка (Tarashansky et al, 2021). Таким образом, основное положение теории зародышевых листков о разделении зародышей животных на наружный и внутренний слои клеток, имеющих определённый и одинаковый у всех круг производных, подтверждается и на молекулярном уровне.

Принято считать, что современные многоклеточные животные представлены двумя группами: животные одной группы (Triploblastica) имеют три зародышевых листка, тогда как представители другой группы (Diploblastica), эволюционно более древние, имеют более примитивную организацию и состоят из производных двух зародышевых листков: эктодермы и энтодермы. При этом в группу Diploblastica некоторые исследователи относят тип Porifera (например: Иванова-Казас, 1975; Efremova, 1997; Nielsen, 2001; Adamska, 2016). Другие исследователи придерживаются иного мнения, полагая что у Губок зародышевые листки отсутствуют (например: Короткова, 1981б;

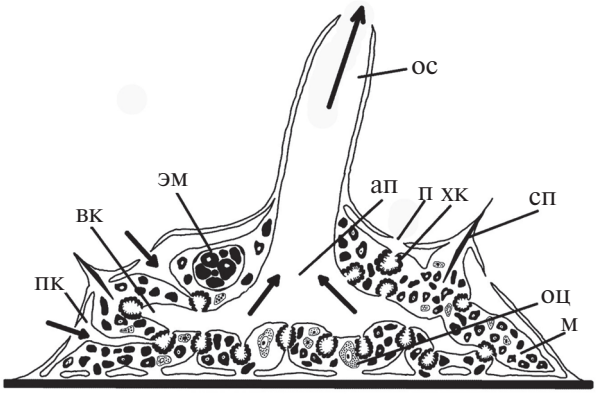

Рис. 1. Схема однооскулюмной губки, по Weissenfels, 1989, с изменениями.

ап – атриальная полость, вк – выносящий канал водоносной системы, м – мезохил, ос – оскулум, оц – ооцит, п – пора, пк – приносящий канал водоносной системы, сп – спикула, хк – хоаноцитная камера, эм – эмбрион. Стрелками указано направление потока воды через тело губки.

Малахов, 2003; Ereskovsky, Dondua, 2006; Dondua, Kostyuchenko, 2013; Nakanishi et al, 2014; Nájera, Weijer, 2023). Заметим, что признание наличия у Губок двух зародышевых листков, гомологичных таковым у других многоклеточных животных, не решило теоретических противоречий, обусловленных своеобразием их эмбриогенеза и организации, и привело к выделению Губок в особую группу Enantiozoa – животные, вывернутые наизнанку (термин предложен Деляжем (Delage, 1892) и в современной биологии развития не употребляется).

Своеобразие плана строения губок и отсутствие морфологической и функциональной гомологии между губками и другими многоклеточными имеет принципиальное значение для понимания становления механизмов индивидуального развития в эволюции (Ereskovsky, Dondua, 2006; Dondua, Kostyuchenko, 2013).

Мы предприняли анализ данных о функциональной анатомии, клеточных компартментах и их происхождении в онтогенезе, и об особенностях эмбриогенеза у Губок. Оценивая строение и развитие Губок в рамках теории зародышевых листков, мы предлагаем выделить Губок в группу Ablastica – животные, лишённые зародышевых листков.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ PORIFERA

Губки являются прикреплёнными животными – фильтраторами. План строения и функционирования Губок уникален среди многоклеточных животных. Вода проникает в тело животного через множество пор (остий) на поверхности тела, проходит по водоносной системе и выводится из тела через оскулярную трубку (оскулум). Направленный поток воды обеспечивается работой жгутиков особых воротничковых клеток – хоаноцитов. Водоносная система, хотя и различается по ряду конструктивных особенностей, у всех губок образована совокупностью приводящих и отводящих каналов, хоаноцитных камер и атриальной полостью, из которой вода попадает в оскулум. Водоносная система и покровы губок образованы пограничными однослойными эпителиями, а в пространстве между ними – мезохиле, расположен органический и/или минеральный скелет и присутствуют различные типы амёбоидных клеток. В мезохиле осуществляется процесс гаметогенеза, а у живородящих видов, которые составляют подавляющее большинство, и эмбриональное развитие (рис. 1).

Взрослые губки характеризуются самой разнообразной формой тела, обусловленной и систематическим положением особи, и условиями окружающей среды. Многие виды губок находятся в состоянии хронического морфогенеза, их форма и размер постоянно изменяются (Schönberg, 2021). Большинство видов губок, входящих в класс Demospongiae (Обыкновенные губки), асимметричны. У представителей классов Calcarea (Известковые губки) и Hexactenillidae (Стеклянные губки) можно усмотреть более или менее выраженные признаки радиальной симметрии неопределённого порядка (Беклемишев, 1964; Manuel, 2009). Единственной осью полярности у взрослых животных принято считать апикобазальную ось (Manuel, 2009). Однако, как замечал специалист в области эволюционной морфологии Ю. В. Мамкаев (устное сообщение), эта полярность у большинства губок не совпадает ни с морфологическими структурами, ни с направлением каких-либо физиологических процессов.

Таков в общих чертах план строения и функционирования большинства представителей типа Porifera, насчитывающих по последним данным более 9000 видов (WPD, 2023; Godefroy et al, 2019). В классе Demospongiae есть более сотни видов, обитающих в олиготрофных условиях, которым свойственен макрофагальный способ питания. Это так называемые «хищные губки (carnivorous sponges)». У них полностью или частично редуцирована водоносная система, тело их состоит из мезохила (где находятся различные типы клеток, спикулы скелета и протекают процессы гамето- и эмбриогенеза), покрытого экзопинакодермой (Vacelet, Duport, 2004; Riesgo et al, 2007; Lee et al, 2012).

Губки, как и все многоклеточные животные, являются гетеротрофами, осуществляют газообмен, у некоторых видов описана более или менее выраженная сократительная активность, губки способны перемещаться, у них наблюдаются защитные реакции организма на воздействие чужеродных агентов. И, вместе с этим, у Губок отсутствуют обособленные пищеварительная, дыхательная, нервная, мышечная и иммунная системы органов (Simpson, 1984; Leys, Hill, 2012).

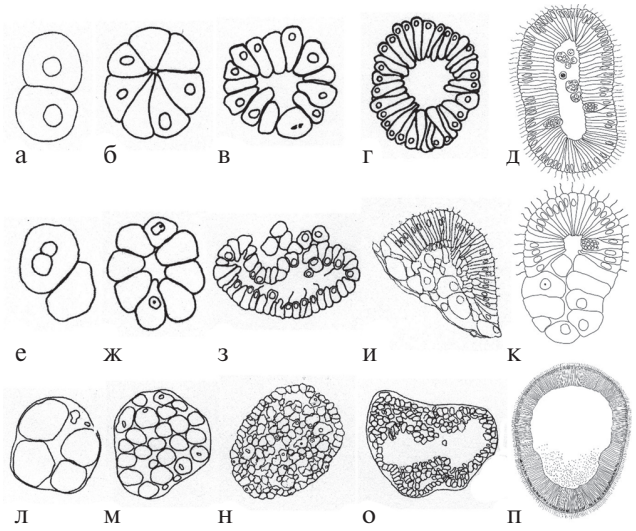

Рис. 2. Эмбриональное развитие однослойных (бластульных) личинок губок.

а-д – эмбриональное развитие известковой губки *Ascandra minchini* (Calcarea, Calcinea) и личинка – кальцибластула *Leucosolenia (?) laxa* (Calcarea, Calcinea) (по материалам статей: Borojevic, 1969; Amano, Hori, 1993. Рисунки а-г из: Гонобоблева, 2009). Полное равномерное дробление (а, б) завершается формированием однослойной целобластулы (в, г). Радиальные плоскости делений клеток зародыша сохраняются до конца эмбриогенеза, что приводит к формированию однослойной личинки (д). В полости личинки присутствуют гранулярные амебоциты материнского происхождения. В задней полусфере, среди жгутиковых клеток, локализованы предположительно светочувствительные клетки (д).

е–к – эмбриональное развитие и личинка – амфибластула известковой губки *Sycon* sp (Calcarea, Calcaronea) (по материалам статей: Franzen, 1988; Amano, Hori, 2001; рисунки е-и из: Гонобоблева, 2009). Полное дробление приводит к формированию ~ 64 кл. целобластулы (ж). Радиальные плоскости делений и процессы дифференцировки приводят к формированию стомобластулы (з). Передний полюс стомобластулы образован ресничными клетками, апикальная часть которых обращена в полость зародыша, а задний полюс состоит из крупных зернистых клеток. После выворачивания (экскурвации) стомобластулы образуется личинка – амфибластула (и, к).

л-п – эмбриональное развитие и личинка – цинктобластула *Oscarella tuberculata* (Homoscleromorpha) (по материалам статей: Ereskovsky, Boury-Esnault, 2002; Boury-Esnault et al, 2003; рисунки л-о из: Гонобоблева, 2009). *Полное*, не вполне равномерное, анархическое дробление (л) приводит к формированию морулы (м). В результате *эпителизации*, охватывающей все клетки зародыша (н, о), формируется однослойная личинка – *цинктобластула*. В полости личинки находятся симбиотические бактерии (п).

Для Губок характерно внутриклеточное пищеварение. В пищеварении принимают участие хоаноциты, пинакоциты, включая экзопинакоциты, и клетки мезохила (обзоры: Simpson, 1984; Maldonado et al, 2012). У хищных губок (Demospongiae, Cladorhizidae) пищеварение осуществляется исключительно клетками мезохила (Vacelet, Duport, 2004; Godefroy et al, 2019). Исследователи подчёркивают, что пищеварительная полость у них не образуется, а наблюдается фагоцитарная активность отдельных клеток: «The phagocytic cells act independently «in their own interest» completely without relying on the organism's macro scale digestive cavity or specialized glands» Godefroy et al, 2019, p. 4).

При сравнительном рассмотрении анатомии и физиологии губок и других животных вопрос о пищеварении и о наличии у Губок гомолога гастральной полости и пищеварительной системы имеет принципиальное значение.

В исследовательских статьях и обзорах, опубликованных М. Адамска с коллегами, утверждается, что функциональные и морфологические соображения подтверждают «классические представления» о гомологии плана строения губок и Книдарий (в частности, о гомологии хоанодермы губок и энтодермы Книдарий и Билатерий) (Leininger et al, 2014; Fortunato et al, 2015; Adamska, 2016). Нельзя не заметить, что, это утверждение противоречит представлению классика сравнительной анатомии В. Н. Беклемишева, согласно которому «Губки... обособленного пищеварительного органа не имеют, а потому о пищеварительном аппарате губок, в настоящем смысле слова, говорить не приходится. ... У губок существует ирригационный аппарат – сложная система каналов, выстланных пинакоцитами и приводящих воду и пищу к жгутиковым камерам и отводящих воду от этих камер. Однако жгутиковые камеры – не кишечник и не части кишечника, и весь ирригационный аппарат не гомологичен никаким частям пищеварительного аппарата других животных. Это образование sui generis, свойственное одним губкам»... В пищеварительном аппарате губок «центральное звено – кишечник – отсутствует» (Беклемишев, 1964).

Вывод об отсутствии зародышевых листков у губок вытекает в том числе из современного анализа эволюции пищеварительной системы животных (см., например, обзор Steinmetz, 2019). Кишечная полость (гастроцель), представляющая собой полость эпителиального мешка, открывающегося наружу ротовым отверстием и имеющего в своём составе экзокринные клетки,– впервые появляется у Cnidaria. Это событие представляет собой фундаментальное свершение эволюции животных. Поляризация примитивного пищеварительного мешка, его превращение в трубчатую структуру, начинающуюся ротовым отверстием, и заканчивающуюся анальным, во многом предопределила эволюцию животных, в ходе которой возникло более 30 типов Metazoa.

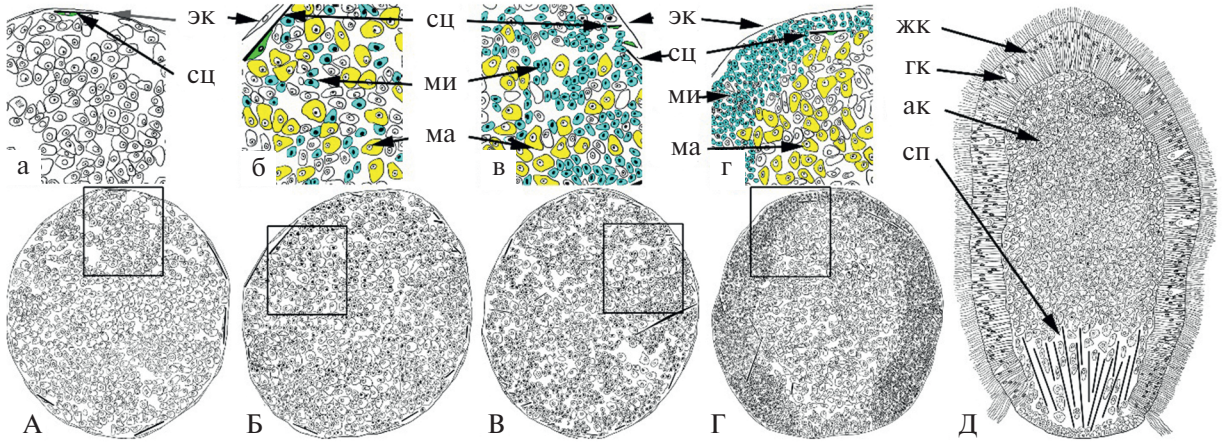

Рис. 3. А-Д: Эмбриональное развитие и личинка – паренхимула *Adocia cinerea* (Demospongiae, Haplosclerida) (по материалам статьи Meewi, 1941). а-г: дифференцировка и сортировка клеток зародыша на примере отдельных типов клеток.

Полное, неравномерное и неупорядоченное дробление приводит к формированию морулы. На стадии ~ 2000-4000 клеток начинается дифференцировка клеток зародыша (А). На поверхности морулы, состоящей из морфологически однородных клеток, появляются склеробласты, образующие личиночные спикулы. Б - асимметричное деление клеток морулы приводит к появлению двух типов клеток – мелкие и крупные амёбоидные клетки (микромеры (ми) и макромеры (ма), согласно номенклатуре Генриетты Меви). В – начало сортировки клеток: мелкие клетки (ми) мигрируют на периферию, а крупные (ма) к центру зародыша. Склеробласты со спикулами также перемещаются внутрь зародыша. Г – стадия предличинки. Мелкие клетки сплотились на поверхности и постепенно формируют жгутиковый эпителий, появляется морфологически выраженная переднезадняя полярность. Е – личинка-паренхимула. Условные обозначения: ак – внутренние амёбоидные клетки личинки, гк – глобулярные клетки, жк – наружные жгутиковые клетки, ма – макромеры, жёлтый цвет, ми – микромеры, голубой цвет, сц – склероциты, зелёный цвет, сп – спикулы, эк – эмбриональная капсула.

Итак, анализ анатомии, клеточного состава и физиологии Губок показывает, что их план строения не гомологичен таковым у других многоклеточных животных, а гастральная (пищеварительная) полость отсутствует (Малахов, 1990; Brusca, Brusca, 2003; Вестхайде, Ригер, 2008).

КЛЕТОЧНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ДЕФИНИТИВНЫХ ГУБОК В КОНТЕКСТЕ ТЕОРИИ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

Основываясь на данных функциональной морфологии у дефинитивных губок, традиционно выделяют три анатомических компартмента: покровы, состоящие из экзо- и базо- пинакоцитов; водоносная система, состоящей преимущественно из хоаноцитов и эндопинакоцитов, и мезохил. Полная информация о типах клеток и их функции в составе различных анатомических компартментов у представлена в обзорах (Simpson, 1984; Leys, Hill, 2012). Отметим, что характерной чертой тканевой и клеточной организации губок является пластичность, способность клеток к трансдифференцировкам, и мнгофункциональность, особенно ярко проявляющиеся при различных восстановительных морфогенезах (Короткова, 1981а; Короткова, 1997, Ereskovsky et al, 2021).

Бурно развивающиеся в последние годы транскриптомные технологии и методы биоинформатики позволяют оценивать функции отдельных клеток и выявлять переходные клеточные типы. Это имеет принципиальное значение для исследования Губок, так как изменчивость организации и присутствие в теле переходных типов клеток с самой различной локализацией не позволяли адекватно оценить особенности их функционирования описательными методами. В последние годы были опубликованы две работы, в которых доложены результаты анализа транскриптома нескольких тысяч клеток двух видов губок – *Amphimedon queenslandica* (Demospongiae, Haplosclerida) и *Spongilla lacustris* (Demospongiae, Spongillida) (Sebé-Pedrós et al, 2018; Musser et al, 2021).

Анализ транскриптома, отражающий вероятную функцию дефинитивных клеток, позволил выделить три «семейства» клеток у *A. queenslandica* и четыре «семейства» клеток у *S. lacustris* (авторы выделяют отдельную группу специализированных амёбоцитов). Данные, полученные на этих двух видах, согласуются между собой, и мы приведём перечень «транс-

криптомных семейств» клеток у пресноводной губки *S. lacustris*, для которой опубликована более полная информация (Musser et al, 2021; Таблица 1).

Эндимоциты включают все типы пинакоцитов, склерофороциты и коллаген-синтезирующие лофоциты; функции этого клеточного семейства – сократительная, фото и механорецепция, формирование скелета, метаболизм глюкозы и формирование активных форм кислорода в защитных целях.

Семейство пептидоцитов включает хоаноциты и клетки мезохила, выполняющие преимущественно пищеварительную и сократительную функции.

Семейство археоцитов включает стволовые мультипотентные ядрышковые амёбоциты, склероциты, секретирующие спикулы минерального скелета, и мезоциты, функция которых не понятна.

Специализированные гранулярные амёбоциты и центральные клетки хоаноцитных камер объединяются в четвёртое семейство амёбоидных и нейроно-*подобных клеток* (*amoeboid-neuroid family*), транскриптом которого свидетельствует об участии этих клеток в иммунных реакциях организма. Центральные клетки задействованы в межклеточной коммуникации и очистке хоаноцитных камер от бактерий и дебриса.

Всего у *S. lacustris* выделены 18 типов клеток, транскриптом некоторых из них не позволил определить принадлежность к одному из перечисленных выше семейств, что вероятнее всего свидетельствует о переходном статусе этих клеток.

Примечательны данные о «транскриптомных» типах клеток у паренхимульных личинок *A. queenslandica*. У них выделены 7 типов клеток, при чём все они, за исключением археоцитов, имеют очень мало общего с типами клеток дефинитивной губки (Sebé-Pedrós et al, 2018).

Сводные данные о функциях различных типов дефинитивных клеток, полученные описательными методами и с использованием транскриптомных технологий, а также о их принадлежности к анатомическим компартментам и «транскриптомным семействам», приведены в первых четырёх столбцах Таблицы 1. Оказывается, что анатомические компартменты не тождественны «транскриптомным семействам» клеток у исследованных видов губок.

Эти факты полностью подтверждают и дополняют уже ставшие классическими представления о мультифункциональности клеток у Губок и свидетельствуют о пластичности их клеточной и тканевой организации. Соматические клетки дефинитивных губок могут переходить из одного анатомического компартмента в другой, изменяя статус своей дифференцировки и функцию. Один из основных типов дифференцированных соматических клеток – хоаноциты, являются одновременно и мультипотентными стволовыми клетками, и, наряду с археоцитами, способны трансдифференцироваться как в различные типы соматических клеток, так и в половые (Funayama, 2013). Заметим, что ни пищеварительная, ни сократительная, ни барьерная функции не приурочены к клеткам какой-то одной категории, ни к определённому анатомическому или транскриптомному компартменту (Simpson, 1984; Leys and Hill, 2012; Maldonado et al, 2012; Nakanishi et al, 2014).

ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ГУБОК В КОНТЕКСТЕ ТЕОРИИ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

Для подавляющего большинства губок характерен двухфазный жизненный цикл. Эмбриогенез завершается формированием плавающей личинки, которая оседает на субстрат и превращается в дефинитивный организм. Дробление яйца Губок, как и у всех многоклеточных, завершается образованием бластулы. Это может быть полая однослойная целобластула или морула. На последующих этапах эмбриогенеза происходит преобразование бластулы в личинку. Разнообразие эмбриональных морфогенезов и плавающих личинок у Губок описано в серии обзоров (например: Borojevic, 1970; Короткова, 1981б; Maldonado, Bergquist, 2002; Ereskovsky, Dondua, 2006; Leys, Ereskovsky, 2006; Ereskovsky, 2010). В отличие от Стрекающих (Cnidaria), у которых также наблюдается большое многообразие эмбриональных морфогенезов, завершающихся образованием планулы, т.е. эквифинальных (Kraus, Markov, 2017), у Губок имеет место дифинальность эмбриогенезов: у них может формироваться два типа личинок: однослойные («бластульные») или двуслойные – паренхимульные (рис. 2, 3).

«Бластульные» личинки губок состоят из одного слоя клеток, окружающего внутреннюю полость. Такое строение имеют кальцибластулы Известковых губок подкласса Calcinea, амфибластулы Известковых губок подкласса Calcaronea и цинктобластулы губок класса Homoscleromorpha (рис. 2д, к, п). Все три перечисленные однослойные личинки формируются в ходе различных типов эмбриогенезов (рис. 2). Существование однослойных личинок у Губок убедительно свидетельствует об отсутствии зародышевых листков у этих животных. Попытки гомологизировать процессы эмбриогенеза таких губок и других многоклеточных сталкиваются с непреодолимыми трудностями: приходится допускать, что гаструляция или происходит в период метаморфоза, или что различные участки единственного слоя личинки являются аналогами зародышевых листков.

Формирование личинок паренхимульного типа происходит у большинства Обыкновенных губок (класс Demospongiae) и у исследованных в настоящее время Стеклянных губок (класс Hexactinellida). Паренхимульные личинки, состоящие из наружного слоя клеток и внутренней клеточной массы, образуются в результате преобразования морулы или целобластулы. У большинства Обыкновенных губок,

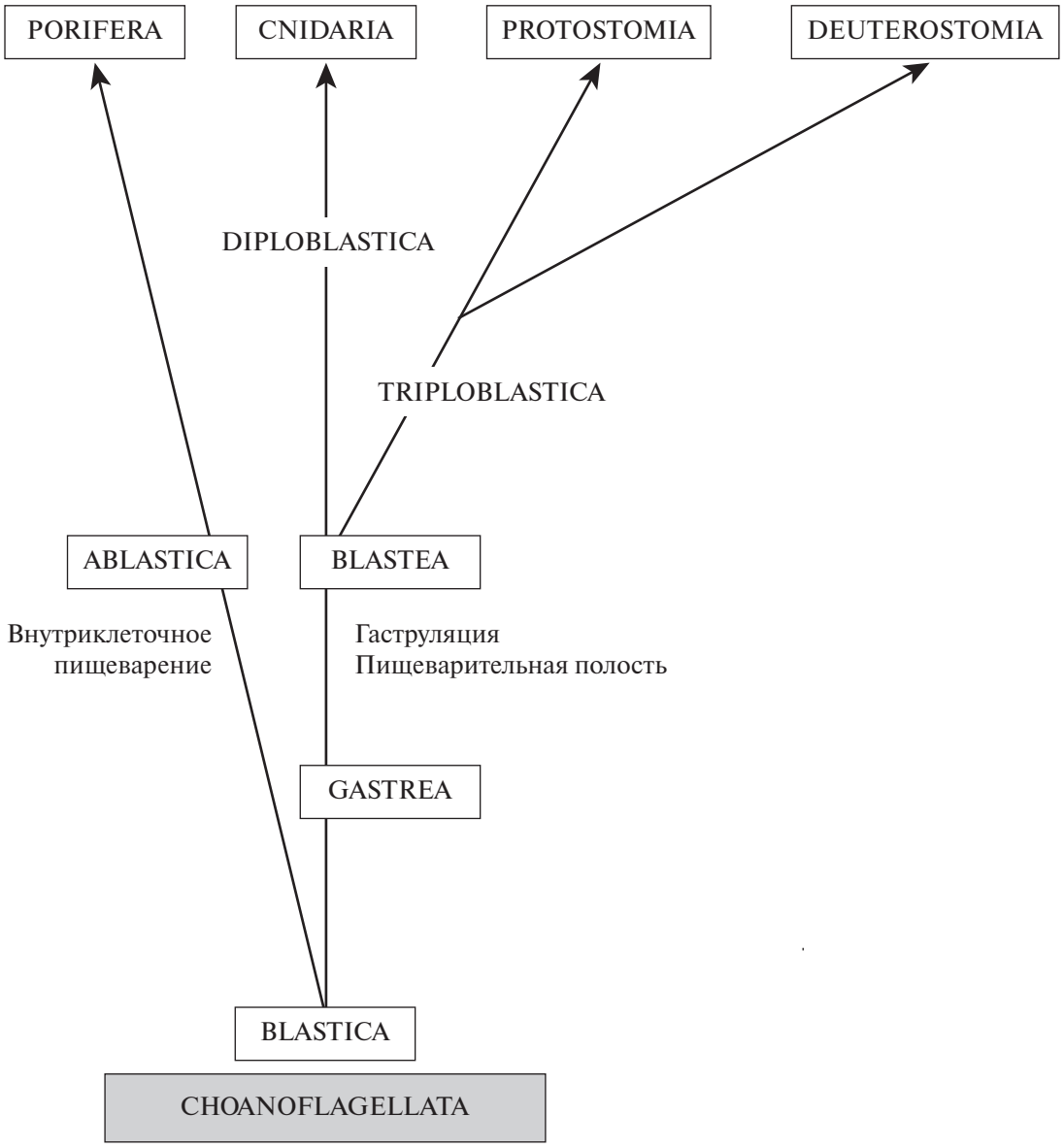

Рис.4. Кладограмма, отражающая отношения между первичными Metazoa показывает существование двух групп, которые мы назвали Ablastica и Blastica. Онтогенез Ablastica характеризуется отсутствием гаструляции, зародышевых листков и пищеварительной полости. Blastica – линия, в которой появляются зародышевые листки (эктодерма и энтодерма у Diploblastica, или эктодерма, энтодерма и мезодерма у Triploblastica). Пищеварение осуществляется в кишечнике, сформированном из внутреннего зародышевого листка – энтодермы.

в том числе у модельного объекта биологии развития *Amphimedon queenslandica (Demospongiae, Haplosclerida)*, дробление завершается образованием многоклеточной морулы. На стадии около 2000 клеток начинаются процессы цитодифференцировки, постепенно приводящие к формированию паренхимульной личинки. Исследования этого этапа эмбрионального развития обнаружили замечательные особенности (рис. 3). Описание развития нескольких видов губок класса Demospongiae показало, что дифференцировка клеток морулы не связана с окончательной локализацией этих клеток в наружном или внутреннем слоях плавающей личинки (Meewis, 1939, 1941; Leys, Degnan 2002; Degnan et al, 2015) (рис. 3). Поздние морулы представляют собой «смесь клеток» разных типов. В частности, склероциты, секретирующие личиночные спикулы, дифференцируются на самой поверхности морулы. Этот факт показан в эмбриогенезе *Iophon piceus* и *Mycale lobata* (Poecilosclerida) (Ересковский, 2005), *Adocia cinerea*, *Haliclona limbata* и *Amphimedon queenslandica* (Haplosclerida) (Meewis, 1939, 1941; Leys, Degnan 2002).

Обособление линий жгутиковых и амёбоидных клеток паренхимулы осуществляется по всему объёму морулы (Meewis. 1939, 1941; Leys, Degnan, 2002; Degnan et al, 2015). Затем дифференцирующиеся жгу-

Таб. 1. Основные типы клеток губок с указанием их положения в составе дефинитивной губки, принадлежности к транскриптомному семейству, функций, и происхождения при метаморфозе. Заметим, что изучение типов и функций клеток губок очень далеко от завершения.

Анатомические компартменты дефинитивных губок	Типы клеток	Функции клеток на основании морфологических данных и анализе транскриптома.	Транскриптомные семейства клеток	Из каких клеток личинки происходят при метаморфозе.	
				Паренхимульные личинки	Бластульные личинки
Покровы	экзопинакоциты	Барьерная, формирование спикул минерального скелета, секреция коллагена, сократительная, проводящая, фото- и механо-рецепция, пищеварительная, осморегуляторная	Эндимоциты	Внутренние амебоидные клетки, наружные жгутиковые клетки, колленциты	Наружные гранулярные безжгутиковые клетки амфибластул, наружные жгутиковые клетки кальцибластул и цинктобластул
Водонос-ная система	хоаноциты	Барьерная, обеспечение потока воды через водоносную систему, пищеварительная, проводящая и чувствительная, мультипотентные стволовые клетки, из которых образуются половые клетки, археоциты, различные типы соматических клеток	Пептидоциты	Внутренние амебоидные клетки, наружные жгутиковые клетки	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
	эндопинакоциты	Барьерная, формирование спикул минерального скелета, секреция коллагена, сократительная, проводящая, фото- и механо-рецепция, пищеварительная, осморегуляция	Эндимоциты	Данные отсутствуют	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
Мезохил	археоциты	Мультипотентные стволовые клетки, из которых образуются половые клетки, хоаноциты, различные типы соматических клеток	Археоциты и связанные с ними клетки	Наружные жгутиковые клетки, внутренние амебоидные клетки.	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
	колленциты	Секреция фибриллярного межклеточного матрикса,	Эндимоциты	Внутренние амебоидные клетки	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
	склероциты	Секреция минерального скелета	Археоциты и связанные с ними клетки	Внутренние амебоидные клетки, наружные жгутиковые клетки (?)	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
	Различные специализированные амёбоциты	Фагоцитарная функция; возможно, образование компонентов межклеточного матрикса, участие в иммунных реакциях, функция, межклеточная коммуникация.	Разделяются на два семейства: пептидоциты и амёбоидные нейроно-подобные клетки	Внутренние амебоидные клетки, наружные жгутиковые клетки	Наружные жгутиковые клетки амфибластул, кальцибластул и цинктобластул
Ссылки		Simpson, 1984; Leys and Hill, 2012; Maldonado et al, 2012; Musser et al, 2021; Funayama,2008	Musser et al, 2021	Ivanova, 1997; Gonobobleva, Ereskovsky, 2004; Ereskovsky, 2010; Nakanishi et al, 2014	Amano, Hori, 2001; Eerkes-Medrano, Leys, 2005; Ereskovsky et al, 2007

тиковые клетки мигрируют к поверхности зародыша, постепенно сплачиваясь в наружный слой личинки, а амёбоциты заполняют её внутреннюю часть. Также и склероциты, дифференцируясь на поверхности зародыша, затем мигрируют внутрь и занимают положение у заднего полюса формирующейся личинки. Замечательным примером независимой от положения в составе зародыша цитодифференцировки является формирование клеток пигментного кольца паренхимулы *A. queenslandica*. Дифференцирующиеся пигментные клетки на стадии поздней морулы локализуются по всему объёму зародыша, придавая ему слабокоричневую окраску (brown stage, Degnan et al, 2015). Затем пигментные клетки мигрируют к заднему полюсу, постепенно организуясь в характерное для плавающей личинки пигментное кольцо (Leys, Degnan, 2002). Эти факты свидетельствуют о том, что процессы цитодифференцировки клеток морулы не связаны ни с определённым слоем бластулы, ни с их окончательным положением в составе личинки. Дифференцировка и миграция клеток оказываются автономными процессами, а формирование структуры плавающей личинки происходит скорее в результате сортировки клеток, чем в результате расслоения морулы (морульной деламинации) (рис. 3). Дифференцировка клеток внутренней среды (склетоцитов) на поверхности морулы, а жгутиковых клеток личинки в её глубинных слоях – процесс, который невозможно объяснить в рамках теории зародышевых листков. Этот процесс принципиально отличается от гаструляции по типу морульной деламинации у двуслойных Стрекающих (Cnidaria). Но он прямо согласуется с общепринятым фактом о низкой интегрированности клеточных сообществ Губок и о необычайной пластичности их организации (см. обзор Colgren, Nochols, 2019). Следуя логике рассуждений П. П. Иванова (Иванов, 1937) можно сказать, что губки не достигли органотипического уровня, а находятся на цитотипическом уровне организации. Поэтому в развитии губок не происходит формирования внутреннего и наружного компартментов клеток с определённой и схожей у всех представителей типа судьбой – гаструляции и обособления зародышевых листков, характерных для всех Eumetazoa, включая Diploblastica и Triploblastica.

МЕТАМОРФОЗ ЛИЧИНОК И СТАНОВЛЕНИЕ ПЛАНА СТРОЕНИЯ ДЕФИНИТИВНЫХ ГУБОК В КОНТЕКСТЕ ТЕОРИИ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

Обсуждая развитие Губок в контексте теории зародышевых листков, следует ответить на вопрос: имеется ли специфичная преемственность между определёнными клеточными линиями личинки и дефинитивными типами клеток олинтуса или рагона, образующимися в результате метаморфоза?

И исследования конкретных видов губок, и обзорные работы (Ereskovsky, 2010; Nakanishi et al, 2014) показывают, что определённого, специфичного для Губок, набора дефинитивных производных у личиночных типов клеток не существует (Таблица 1). При метаморфозе однослойных личинок кальцибластул и цинктобластул их наружные жгутиковые клетки образуют все типы дифференцированных клеток дефинитивного организма (Amano, Hori, 2001; Meewis, 1938; Ereskovsky et al, 2007). Амфибластулы известковых губок подкласса Calcaronea имеют два типа дифференцированных клеток в наружном слое (не считая четырёх «клеток креста»): зернистые клетки на заднем полюсе и жгутиковые клетки, образующие переднюю полусферу (Eerkes-Medrano, Leys, 2005) (рис. 2к). Данные морфологических исследований показывают, что при метаморфозе зернистые клетки становятся экзопинакоцитами, а жгутиковые клетки трансдифференцируются во все остальные типы клеток (хоаноциты, эндопинакоциты и клетки мезохила, в том числе склероциты) (Amano, Hori, 1993; Leys, Eerkes-Medrano, 2005). Способности клеток личинок Известковых губок дифференцироваться в различных направлениях исследовали с помощью экспериментов. Опыты Мааса (1906) по разделению амфибластул *Sycon* на две половины показали, что зернистые клетки заднего полюса способны превращаться в полноценную губку в то время, как жгутиковая половина личинки не могла прикрепиться к субстрату и погибала. У кальцибластул другой известковой губки – *Ascandra falcata* (п/кл Calcinea), и передние и задние половины личинки способны превращаться в нормальную ювенильную губку (Maas, 1906; Borojevic, 1966).

Судьба личиночных клеток при метаморфозе губок класса Demospongiae отличается у представителей разных отрядов (Таблица 1) (обзоры: Ересковский, 2005; Ereskovsky, 2010). Эксперименты с мечением клеток и прослеживанием их судьбы при метаморфозе (cell-labelling experiments) паренхимульной личинки *A. queenslandica* продемонстрировали, что наружные жгутиковые клетки личинки частично подвергаются апоптозу, частично трансдифференцируются в различные типы дефинитивных клеток. Эти наблюдения привели авторов к выводу, что «не существует соответствия и преемственности между клеточными слоями, формирующимися в эмбриогенезе и слоями клеток, имеющимися у взрослого организма» (“Together, these observations indicate that a range of larval cell types can generate the diversity of cell types present in the juvenile and that there is no correspondence between the cell layers established during embryogenesis and those produced at metamorphosis.”) (Nakanishi et al, 2014).

На основании имеющихся фактов можно сделать определённый вывод, что основное положение теории зародышевых листков о специфическом, одинаковом для всех животных наборе их производных,

не применимо по отношению к Губкам. Этот вывод также может быть подкреплён и отсутствием у губок самих этих производных (пищеварительной системы, нервной, мышечной систем etc).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гаструляция – процесс, смысл которого заключается в последовательном и необратимом разделении зародыша на наружный и внутренний слои клеток, являющиеся зачатками определённых систем тканей и органов. Из эктодермы, энтодермы и мезодермы образуется схожий у всех животных круг производных, а имеющиеся исключения не умаляют значения теории зародышевых листков в эволюционной биологии развития и в регенеративной медицине. Анатомические клеточные компартменты дефинитивных организмов соответствуют определённым эмбриональным компартментам, и они во многом тождественны у представителей самых разных групп многоклеточных животных.

Рассматривая всю совокупность фактов о анатомии, физиологии и развитии Губок становится очевидно, что у них отсутствуют функциональные и анатомические компартменты клеток, сходные с таковыми у других многоклеточных животных. Характерные для дефинитивных Губок анатомические компартменты не имеют однозначной онтогенетической связи с определёнными компартментами клеток у зародышей или личинок.

С учетом сказанного представляется необоснованным анахронизмом точка зрения, гомологизирующая хоанодерму ирригационной системы губок с энтодермой Eumetazoa (Adamska, 2016). Такая гомологизация затушевывает значимость эволюционных преобразований пищеварительной системы животных и упускает из вида, что в ходе эволюции первичных многоклеточных возникли две самостоятельные группы животных, системы питания которых имели принципиально различный характер. Если в одной из этих групп сохранялся автономный внутриклеточный тип пищеварения, характерный для хоанофлагеллят, то в другой произошла дифференциация специализированных эпителиальных клеток, для которых типичным стал экзоцитоз секретируемых пищеварительных ферментов внутрь общей замкнутой, выстланной энтодермой гастральной полости, что существенно изменило эффективность процесса пищеварения.

В ходе эволюции регуляторных генов, обеспечивающих детерминацию энтодермы и формообразование первичной кишки, у Eumetazoa в онтогенезе как особый этап возникла гаструляция с образованием зародышевых листков и разнообразием механизмов их обособления. В пользу такого предположения свидетельствует появление многих генов, играющих роль в гаструляции Eumetazoa, таких как Fkh, Twist, Snail, после расхождения Demospongiae и Eumetazoa (Nakanishi et al.,2014). С другой стороны, обнаруженная экспрессия GATA в клетках губок, погруженных внутрь тела, наряду с консервативной дифференциальной экспрессией лигандов Wnt и TGF-β характерной для всех Metazoa, говорит о роли этих генов в формировании позиционной информации у первых многоклеточных.

Таким образом ранние этапы формирования Metazoa схематически можно представить как появление двух ветвей (рис. 4). В одной из них – у Ablastica – пищеварение сохраняло внутриклеточный характер. Возникновение полостного пищеварения в линии Blastica было обусловлено появлением особой пищеварительной системы, возникшей в результате дифференциации в числе зародышевых листков энтодермы. Наблюдаемые в раннем онтогенезе губок элементы морфогенетических процессов, в том числе эпителиальные морфогенезы, наблюдающиеся при формировании разветвленной ирригационной системы, характерны для всех Metazoa. Именно общность механизмов морфогенетических процессов определяет внешнее сходство личинок Губок и Стрекающих. При этом, однако, у губок не образуются зародышевые листки: у губок нет ни эктодермы, ни энтодермы и, следовательно, у них отсутствует характерный для всех остальных Eumetazoa, включая Diploblastica и Triploblastica, процесс гаструляции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы считают своим приятным долгом выразить благодарность Ольге Арчиловне Александровой за критическое обсуждение рукописи и дружескую помощь в подготовке её к публикации.

Благодарим за важные критические замечания и помощь Людмилу Валерьевну Чистякову (ЗИН РАН), Екатерину Александровну Нефёдову (ЗИН РАН), и Арсения Андреевича Лобова (ЦИН РАН).

Особую признательность выражаем Роману Петровичу Костюченко, заведующему кафедрой эмбриологии СПбГУ, без помощи которого публикация этой работы не состоялась.

Выражаем благодарность рецензентам, чья конструктивная критика помогла нам в работе над текстом статьи.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При выполнении данного исследования люди и животные не использовались в качестве объектов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ

А. К. Дондуа предложил термин Ablastica, инициировал работу над публикацией, написал аннота-

цию, введение, заключение, участвовал в написании других разделов статьи, особенно о функциональной анатомии губок, редактировал общий текст статьи, ему принадлежит авторство 4-го рисунка (кладограммы). Е.Л. Гонобоблева написала разделы о развитии и биологии губок, выполнила рисунки 1–3, редактировала текст статьи после получения рецензий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Том 1. Проморфология. Стр. 46–49; Том 2. Органология. М.: Наука, 1964. Стр 169.

Вестхайде В, Ригер Р. Зоология беспозвоночных. Т. 1. От простейших до моллюсков и артропод. М.: Изд-во КМК. 2008. 512 с.

Гонобоблева Е.Л. Формирование пластов поляризованных клеток (эпителизация) в эмбриональном развитии губок // Тр. С-Петерб об-ва естествоисп. 2009. Сер. 1. Т. 97. Стр. 89–102.

Ересковский А.В. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб: Изд. СПбГУ, 2005. 304 с.

Иванов П.П. Общая и сравнительная эмбриология. М.-Л.: Биомедгиз, 1937. 812с.

Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975. 372 с.

Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.

Короткова Г.П. Общая характеристика организации губок // Труды Биол. НИИ ЛГУ. Морфогенезы у губок. 1981. № 33. С 5–91.

Короткова Г.П. Половой эмбриогенез губок и закономерности его эволюции // Труды Биол. НИИ ЛГУ. Морфогенезы у губок. 1981. № 33. С 108–136.

Короткова Г.П. Регенерация животных. СПб: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1997. 479 с.

Малахов В.В. Загадочные группы морских беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1990. 145 с.

Мечников И.И., 1877. О пищеварительных органах пресноводных турбеллярий // Записки Новоросс. Общ. Естествоисп. Т. 5, № 1 С. 1–12.

Светлов П.Г. О значении теории зародышевых листков в современной науке // Арх. Анат. Гист. и эмбр. 1963. Т. 44. № 4. С. 7–25.

Adamska M. Sponges as models to study emergence of complex animals // Curr. Opin. Genet. Dev. 2016. V. 39. P. 21–28. https://doi.org/10.1016/j.gde.2016.05.026

Allman G.J. On the anatomy and physiology of Cordylophora, a contribution to our knowledge of the tubularian zoophytes // Proc. R. Soc. Lond. 1853. V. 6. № 97. P. 319–321.

Amano S., Hori I. Metamorphosis of calcareous sponges. II. Cell rearrangement and differentiation in metamorphosis // Invertebr. Reprod. Dev. 1993. V. 24. P. 13–26. https://doi.org/10.1080/07924259.1993.9672327

Amano S., Hori I. Metamorphosis of coeloblastula performed by multipotential larval flagellatedcells in the calcareous sponge *Leucosolenia laxa*. // Biol. Bull. 2001. V. 200. P. 20–32. DOI:10.2307/1543082

Baer K.E. Über Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. I Theil. Königsberg: Bei den Gebrüdern Bornträger. 1828. P. 1–271

Beklemishev V.N. Principles of comparative anatomy of invertebrates. Volume 2: Organology, Chicago: University of Chicago Press, 1969. P. 195.

Borojevic R. Ètude expérimentale de la différenciation des cellules de l'éponge au cours de son développement // Dev. Biol. 1966. V. 14. P. 130–153.

Borojevic R. Etude du développement et de la differentiation cellulaire d'éponges calcaires Calcinées (genres Clathrina et Ascandra) // Ann/ Embryol. Morph. 1969. V. 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. V. 25. P. 267–290.

Boury-Esnault N., Ereskovsky A.V., Bezac C., et al. Larval development in Homoscleromorpha (Porifera, Demospongiae) first evidence of basal membrane in sponge larvae // Invert. Biol. 2003. V. 122. P. 187–202. https://doi.org/10.1111/j.1744–7410.2003.tb00084.x

Brusca R., Brusca G. Invertebrates. Sinauer Associates; 2nd edition, 2003. 936 p.

Calder D.R. George James Allman (1812–1898): pioneer in research on Cnidaria and freshwater Bryozoa // Zootaxa. 2015. V. 4020 N. 2. P. 201–243. DOI: 10.11646/zootaxa.4020.2.1

Colgren J., Nichols S.A. The significance of sponges for comparative studies of developmental evolution // WIREs Dev. Biol. 2020. V.9. e359. P. 1–16. DOI: 10.1002/wdev.359

Degnan B.M., Adamska M., Richards G.S., Larroux C., et al. Porifera.// In: Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 1: Introduction, Non-Bilateria, Acoelomorpha, Xenoturbellida, Chaetognatha. (ed. Wanninger, A.). SpringerVerlag. 2015. P. 65–106. https://doi.org/10.1007/978–3–7091–1862–7

Delage Y. Embryogenese des eponges silicieus // Arch. Z. Exp. Gen. 1892. T. 10. P. 345–498.

Dondua A.K., Kostyuchenko R.P. Concerning One Obsolete Tradition: Does Gastrulation in Sponges Exist? // Russ. J. Dev. Biol. V. 2013. 44. N5. P. 267–272. DOI:10.1134/S1062360413050020

Edgar R., Mazor Y., Rinon A. et al. LifeMap Discovery: The Embryonic Development, Stem Cells, and Regenerative Medicine Research Portal // PLoS One. 2013 V. 8(7). P. 1–13. doi: 10.1371/journal.pone.0066629.

Eerkes-Medrano D., Leys S.P. Ultrastructure and embryonic development of a syconoid calcareous sponge // Invertebr. Biol. 2006. V. 125. P. 177–194. DOI: 10.1016/j.zool.2021.125984

Efremova S. M. Once more on the position among Metazoa – Gastrulation and germinal layers of sponges // In: Modern problems of Poriferan biology. Eds. A. V. Ereskovsky, H. Keupp, R. Kohring. Berliner geowiss. Abh. 1997. E20. P. 7–15.

Ereskovsky A. V. The Comparative Embryology of Sponges, Springer Nature, 2010. 698 p.

Ereskovsky A., Borisenko I. E., Bolshakov F. V., Lavrov A. I. // Genes. 2021. V. 12, 506.
https://doi.org/10.3390/genes12040506

Ereskovsky A. V., Boury-Esnault N: Cleavage pattern in *Oscar.ella* species (Porifera, Demospongiae, Homoscleromorpha): transmission of maternal cells and symbiotic bacteria // J Nat Hist. 2002. V. 36. P. 1761–1775. https://doi.org/10.1080/00222930110069050

Ereskovsky A. V., Dondua A. K. The problem of germ layers in sponges (Porifera) and some issues concerning early metazoan evolution // Zool. Anz. 2006. V. 245. I. 2. P. 65–76. https://doi.org/10.1016/j.jcz.2006.04.002

Ereskovsky A. V., Tokina D. B., Bezac Ch. et al. Metamorphosis of Cinctoblastula Larvae (Homoscleromorpha, Porifera). // J. Morphol. 2007. V. 268. P. 518–528. DOI: 10.1002/jmor.10506

Fortunato S., Adamski M., Adamska M. Comparative analyses of developmental transcription factor repertoires in sponges reveal unexpected complexity of the earliest animals // Mar. Genomics. 2015. V. 24. P. 121–129. DOI: 10.1016/j.margen.2015.07.008

Franzen W. Oogenesis and larval development of *Scypha ciliata* (Porifera, Calcarea) // Zoomorphology. 1988. V. 107. P. 349–357. https://doi.org/10.1007/BF00312218

Funayama N. Stem Cell System of Sponge // In: Stem Cells: From Hydra to Man. T.C.G. Bosch (ed.). Springer Science + Business Media B. V. 2008. P. 17–35. DOI: 10.1007/978–1–4020–8274–0_2

Funayama N. The stem cell system in demosponges: suggested involvement of two types of cells: archeocytes (active stem cells) and choanocytes (food-entrapping flagellated cells) // Dev. Genes Evol. 2013. V. 223. P. 23–38. DOI 10.1007/s00427–012–0417–5

Godefroy N., Goff E., Martinand-Mari C. et al. Sponge digestive system diversity and evolution: filter feeding to carnivory // Cell Tissue Res. 2019. V. 377(3). P. 341–351. doi: 10.1007/s00441–019–03032–8.

Gonobobleva E. L., Ereskovsky A. V. Metamorphosis of the larva of *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Halisarcida) // Bull. Inst. R. Sci. nat. Belg. Biol. 2004. V. 74. P. 101–115.

Haeckel E., Generelle Morphologie der Organismen. Georg Reimer, Berlin. 1866.

Haeckel E. Die Gastrea-Theorie, die philogenetische Classification der Thierreichs und die Homologie der Keimblätter // Jena. Z. Naturw. 1874. Bd.8. S.1–55.

Hall B. K. Germ Layers and the Germ-Layer Theory Revisited // In: Hecht, M.K., Macintyre, R.J., Clegg, M.T. (eds) Evolutionary Biology. Evolutionary Biology. Springer, Boston, MA. 1998. V. 30. P. 121–186. https://doi.org/10.1007/978–1–4899–1751–5_5

Hutchins A. P., Yang Z., Li Y. et al. Models of global gene expression define major domains of cell type and tissue identity // Nucleic Acids Res. 2017. V. 45(5). P. 2354–2367. doi: 10.1093/nar/gkx054.

Huxley T. G. On the anatomy and the affinities of the family of Medusae // Philosophical Trans. 1849. T.II. P. 425.

Ivanova L. V. New data about morphology and metamorphosis of spongillid larvae (Porifera, Spongillidae). 2. The metamorphosis of the spongillid larvae // In: Modern problems of Poriferan biology. Eds. A. V. Ereskovsky, H. Keupp, R. Kohring. Berliner geowiss. Abh. 1997. E20. P. 73–91.

Kowalevsky A. O. Embryologische Studien an Würmen und Arthropoden // Mèm. Acad. Sci. St.-Petersb. 1871. Sér. 7. T. 16. S. 1–70.

Kraus Y. A., Markov A. V. Gastrulation in Cnidaria: The key to an understanding of phylogeny or the chaos of secondary modifications? // Biology Bulletin Reviews. 2017. V.7. P. 7–25.

Lee W. L. Reiswig H. M., Austin W. C., Lundsten L. An extraordinary new carnivorous sponge, Chondrocladia lyra, in the new subgenus Symmetrocladia (Demospongiae, Cladorhizidae), from off of northern California, USA // Invertebr. Biol. 2012. V. 131(4). P.

Leininger S., Adamski M., Bergum B. et al. Developmental gene expression provides clues to relationships between sponge and eumetazoanbody plans // Nat. Commun. 2014. V. 5. P. 1–15. DOI: 10.1038/ncomms4905

Leys S. P., Degnan B. M. Embryogenesis and metamorphosis in a haplosclerid demosponge: gastrulation and transdifferentiation of larval ciliated cells to choanocytes // 2002. Invertebr. Biol. V. 121. N. 3. P. 171–189. https://doi.org/10.1111/j.1744–7410.2002.tb00058.x

Leys S.P, Ereskovsky A. V. Embryogenesis and larval differentiation in sponges // 2006. Can. J. Zool. V. 84. N. 2. P. 262–287. https://doi.org/10.1139/z05–170

Leys S.P, Hill A. The Physiology and Molecular Biology of Sponge Tissues // In; Mikel A. Becerro, Maria J. Uriz, Manuel Maldonado and Xavier Turon, editors. The Netherlands: Amsterdam, Academic Press. 2012. Adv. Mar. Biol. V. 62. P. 3–56. DOI: 10.1016/B978–0–12–394283–8.00001–1

Maas, O. Über die Entwicklung karbonatfreier and kalifreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme und auf Entwicklungsstadien derselben // *Roux'Arch. Entwicklungsmech*. 1906. V. 22. P. 581–599.

Malakhov V. V. Major stages in the Evolution of Eukaryotic Organisms // Paleontol. J. 2003. V. 37. N. 6. P. 584–591.

M. Maldonado, P. Bergquist. Phylum Porifera // In Atlas of marine invertebrate larvae, (Eds: C. M. Young, M. A. Sewel, M. E. Rice), Academic, Barcelona 2001, P. 21–51.

Maldonado M., Ribes M. and Duyl F. C. Nutrient Fluxes Through Sponges: Biology, Budgets, and Ecological Implications In Mikel A. Becerro, Maria J. Uriz, Manuel Maldonado and Xavier Turon, editors. The Netherlands: Amsterdam, Academic Press. 2012. Adv. Mar. Biol. V. 62. P. 113–182. DOI: 10.1016/B978–0–12–394283–8.00003–5

Manuel M. Early evolution of symmetry and polarity in metazoan body plans. // C. R. Biol. 2009. V. 332. I. 2–3. P. 184–209. DOI: 10.1016/j.crvi.2008.07.009

Metschnikoff E.,1874. Embryologische Studien an Medusen.Wien.159 S.

Metschnikoff E. Vergleichend embryologische Studien. III. Über die Gastrula einiger Metazoa // Zeitschr. wiss. Zool. 1880. Bd. 37. S. 286–313.

Meewis H. Contribution a l'etude de l'embryogenese des Myxospongiae: *Halisarca lobularis* (Schmidt) // Arch Biol Liege. 1938. V. 59. P. 1–66.

Meewis H. Contribution a l'étude de l'embryogénese de Chalinulidae: *Haliclona limbata*. *Ann. Soc. R. Zool. Belg*. 1939. V. 70. P. 201–243.

Meewis H. Contribution a l'étude de l'embryogénese des éponges siliceuse. Ann. Soc. R. Zool. Belg. 1941. V. 72. P. 126–149.

Musser J. M., Schippers K. J., Nickel1 M. et al Profiling cellular diversity in sponges informs animal cell type and nervous system evolution // Science. 2021. V. 374. P. 717–723. doi: 10.1126/science.abj294

Nájera G. S., Weijer C. J. The evolution of gastrulation morphologies // Development. 2023. V.150(7). dev200885.DOI: https://doi.org/10.1242/dev.200885

Nakanishi, N., Sogabe, S., Degnan, B. Evolutionary origin of gastrulation: Insights from sponge development // BMC Biology. 2014. V. 12. N. 26. P. 1–9. DOI: 10.1186/1741–7007–12–26

Nielsen C. Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla (third edition), Oxford: University Press, 2001. 1–563 p.

Pander Ch. Dissertatio inauguralis sistens historiam metamorphoseos, quam ovum incubatum prioribusquinque diebus. Wirceburgi, 1817. 1–69 p.

Rathke M. H. Flusskrebs. // Isis von Oken, 1825. Erster Band. Heft X. S. 1093–1100. Richardson M. K. Theories, laws, and models in evo-devo // J Exp Zool B Mol Dev Evol. 2021. V. 338(1–2). P. 1–26. doi: 10.1002/jez.b.23096.

Riesgo A., Taylor C., Leys S. Reproduction in a carnivorous sponge: the significance of the absence of an aquiferous system to the sponge body plan // Evolution and Development. 2007. V. 9 (6). P. 618–631. https://doi.org/10.1111/j.1525–142X.2007.00200.x

Sebé-Pedrós A., Chomsky E., Pang K. et al. Early metazoan cell type diversity and the evolution of multicellular gene regulation // Nat Ecol Evol. 2018. V. 2(7). P. 1176–1188. doi:10.1038/s41559–018–0575–6.

Simpson T. L. The cell biology of Sponges. New York: Springer-Verlag, 1984. 662 p.

Schönberg C. H.L. No taxonomy needed: Sponge functional morphologies inform about environmental conditions // Ecol. Indic. 2021. V. 129. 107806. P. 1–30. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107806

Steinmetz P. R. A non-bilaterian perspective on the development and evolution of animal digestive systems. // Cell and tissue research. 2019. V. 377(3). P. 321–39.

Tarashansky A. J., Musser J. M., Khariton M. et al. Mapping single-cell atlases throughout Metazoa unravels cell type evolution // Elife. 2021. V. 10. P. 1–24. doi: 10.7554/eLife.66747.

Vacelet J, Boury-Esnault N. Carnivorous sponges // Nature. 1995. V. 373. P. 333–335. https://doi.org/10.1038/373333a0

Vacelet J, Duport E. Prey capture and digestion in the carnivorous sponge *Asbestopluma hypogea* (Porifera: Demospongiae) // Zoomorphology. 2004. V. 123. P. 179–190. DOI: 10.1242/jeb.072371

Weisswnfels N. Biologie und Mikroskopische Anatomie der Süßwasserschwämme (Spongillidae). New York: Fisher. 1989. 110p.

Wolff C. F. De formatione intestinorm praecipue tum et de amnio spurioiisque partibus embryonis gallinacei, nondum visis. Observationes, in ovis incubatis institutae, I – III. Novi commentarii Academiae Imp. Scientiarum Petropolitanae, t. XII. 1766–1767, 1768, s.403–507; t.XIII (1768–1769).

Wolff, C. F. (1768; 1769). De formatione intestinorum praecipue, tum et de amnio spurio, aliisque partibus embryonis gallinacei nondum visis. // Novi commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae. T. XII. S. 403–507; T. XIII.

WPD (The World Porifera Database) // https://www.marinespecies.org/porifera/

ABLASTICA - METAZOA WITHOUT GERM LAYERS

A.K. Dondua, E.L. Gonobobleva*

St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia

**e-mail: gonobol@mail.ru*

The germ layers theory is a fundamental synthesis of comparative and evolutionary embryology, which is essential for proving the unity of the multicellular animals. In this article, we substantiate the point of view that among Metazoa, in addition to Diploblastica and Triploblastica, there is a third group, which lacks germ layers, and on this basis we propose to call it Ablastica.

Keywords: Porifera, embryogenesis, germ layers, Ablastica, Diploblastica, Triploblastica.