

УДК 591

ОБ ОДНОЙ УСТАРЕВШЕЙ ТРАДИЦИИ: СУЩЕСТВУЕТ ЛИ ГАСТРУЛЯЦИЯ У ГУБОК?

© 2013 г. А. К. Дондуа, Р. П. Костюченко

Санкт-Петербургский государственный университет

199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

E-mail: akdondua@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.13 г.

Окончательный вариант получен 04.04.13 г.

Анализ сравнительно-эмбриологических и молекулярно-биологических данных приводит к заключению, что в процессе эволюции животных у предков современных губок и эуметазоа первоначально возникли универсальные базовые механизмы морфогенеза, которые послужили основой различной эволюции индивидуального развития в линии Parazoa и Eumetazoa. У первых морфогенез в раннем эмбриогенезе имел своим итогом формирование водоносной системы как средства улавливания и доставки пищевых частиц в различные части животного. У вторых морфогенетические движения приобрели характер гастрюляции, в ходе которой формировались зародышевые листки и пищеварительная система. Морфогенетические движения клеток у Metazoa возникли независимо от процессов клеточной спецификации. Они первичны сравнительно с клеточной дифференциацией. Не наличие зародышевых листков, но сходство механизмов морфогенеза лежит в основе единства всех Metazoa.

Ключевые слова: гастрюляция, зародышевые листки, морфогенез, эволюция, Parazoa, Metazoa, губки, книдарии, Wnt-сигналинг.

DOI: 10.7868/S0475145013050029

Самодостаточность науки о развитии зародышей, проблемы которой волновали естествоиспытателей с античных времен, была, по-видимому, осознана в 1840-е годы после выхода в свет работ К.М. Бэра, очертивших круг вопросов, которые встают перед исследователями, пытающимися понять закономерности индивидуального развития животных. Сам термин “эмбриология”, в научном обиходе впервые появился, вероятно, в 1842 году в статье Карла Фогта “*Embryologie des salmons*”, которая была опубликована в “Естественной истории рыб пресных вод Европы” под редакцией Л. Агасица (С. Vogt, 1842). К этому времени Х. Пандером и К. Бэрмом было разработано учение о зародышевых листках, которое стало краеугольным камнем сравнительной эмбриологии. Выяснилось, что по завершении дробления и формировании бластулы у животных образуются обособленные в пространстве клеточные территории – зародышевые листки. Карл Бэр считал, что зародышевые листки – универсальные структуры, которые возникают на ранних этапах эмбриогенеза всех позвоночных животных. Позднее Александр Ковалевский (1871) показал, что формирование зародышевых листков является общим свойством эмбрионального раз-

вития всех многоклеточных животных, включая беспозвоночных. Гомологичные и универсальные для всех Eumetazoa зародышевые листки получили наименование эктодермы и энтодермы. Эти термины первоначально были использованы для описания анатомии взрослых Стрекающих (Allman, 1853). Принятая ныне номенклатура листков – эктодерма, энтодерма и мезодерма – прочно вошла в эмбриологическую литературу вместе с теорией гастреи Э. Геккеля (Е. Haeckel, 1874), чему способствовал видный английский зоолог Рей Ланкестер (Е. Ray Lankester, 1876 по: Beetschen, 2001).

Важным этапом развития учения о зародышевых листках было установление принципа специфичности, согласно которому каждый зародышевый листок у разных животных дает одинаковый круг производных. Наружный листок, или эктодерма является источником покровной и нервной ткани. Внутренний листок, или энтодерма дает пищеварительную систему. У трехслойных животных кроме этих двух зачатков имеется еще и средний листок, или мезодерма из которой образуется мускулатура, соединительная ткань, кровь, целомический эпителий, хрящевой и костный скелеты. Признание гомологии зародышевых

листочков у представителей всех групп животных создало прочную основу для сравнительно-эмбриологических исследований. Как подчеркивал наш замечательный соотечественник П.Г. Светлов, без теории зародышевых листков сравнительная эмбриология “превращается в хаос фактов” (Светлов, 1963).

В настоящее время процесс первоначального морфогенетического преобразования бластулы, в ходе которого происходит пространственное обособление зародышевых листков, принято называть *гастроуляцией* (от греч. γαστήρ — желудок), так как этот процесс у примитивных форм завершается образованием архентерона, или первичного кишечника. Гастроуляция происходит у всех типов многоклеточных животных за исключением губок, тканевая организация которых существенно отличается от организации Eumetazoa. У губок нет энтодермы и никогда — ни в эмбриогенезе, ни после метаморфоза — не образуется гастральная полость.

Гастроуляция, будучи ключевым событием раннего онтогенеза, с морфогенетической точки зрения не является каким-то уникальным и высоко специфическим процессом. Лежащие в основе гастроуляции перемещения клеточных пластов или миграции мезенхимы являются частным проявлением общих принципов морфогенеза, которые используются для реализации и иных процессов на более поздних стадиях развития. В основе формирования зародышевых листков лежат различные морфогенетические процессы, в том числе *ингрессия (иммиграция), эпиболия, деламинация и инвагинация*. Гастроуляция путем ингрессии обычна для Стрекающих. Если выселение носит повсеместный характер, говорят о *мультиполярной иммиграции*; если же оно сосредоточено в одной области зародыша, ее называют *униполярной*. При гастроуляции путем *клеточной деламинации* элементы энтодермы образуются в результате направленного деления клеток бластулы, митотические веретена которых ориентированы перпендикулярно поверхности зародыша. *Морулярной деламинацией* называют образование энтодермы путем спецификации клеток, занимающих внутреннюю часть морулы. Гастроуляция может происходить и вследствие впячивания эпителиальной стенки бластулы, или *инвагинации*. Если внутренний энтодермальный слой образуется в результате обрастания внутренних клеток поверхностными, говорят об *эпиболии*. Часто при образовании зародышевых листков сочетаются разные типы клеточных движений. У позвоночных широко представлено *конвергентное вытяжение*.

Морфогенетические движения, которые обеспечивают гастроуляцию, имеют в своей основе различные и вполне устойчивые клеточные, мо-

лекулярные и генетические механизмы, которые активируются обычно на стадии поздней бластулы. Спецификация клеток зародыша представляет особый класс явлений. Она жестко не связана с морфогенетическими движениями в раннем эмбриогенезе, и может реализоваться как в период дробления, так и после него. Перемещаться могут и гетерогенные клеточные пласты, содержащие различные презумптивные зачатки, и однородные, дифференцирующиеся в ходе или после завершения гастроуляции.

Мы полагаем, что универсальные механизмы эпителиального формообразования, равно как и механизмы, обеспечивающие эпиболию, при которой один слой клеток распространяется по поверхности другого слоя, или ингрессию и миграцию мезенхимы, возникли в процессе долгой эволюции независимо и существенно раньше гастроуляции, как способа образования зародышевых листков. Морфогенетические движения, с помощью которых осуществляется гастроуляция Двухслойных и Трехслойных животных, наблюдаются и в раннем эмбриогенезе Губок. Трансформация зародыша в молодую губку у разных видов происходит в результате таких процессов, как инвагинация, ингрессия и эпиболия клеток. Однако у Губок разнообразны клеточные перемещения, лежащие в основе формирования личинки, не связаны с образованием зародышевых листков, т.е. структур, гомологичных эктодерме, энтодерме или мезодерме Eumetazoa.

Независимость морфогенетических перемещений и формирования зародышевых листков в период гастроуляции Eumetazoa проявляется и в развитии Стрекающих. Действительно, у последних имеются механизмы инвагинации и эвагинации, которые лежат в основе различных эпителиальных морфогенезов на продвинутых стадиях индивидуального развития (Белоусов, 1987). Тем не менее на стадии гастроуляции у Hydrozoa наблюдаются лишь ингрессии или деламинации, но не инвагинация. Не исключено, что существование автономных (не связанных напрямую с гастроуляцией) механизмов эпителиального формообразования, закрепленных в виде особых генетических программ, лежит в основе независимого возникновения инвагинации в процессах гастроуляции в разных группах Metazoa (Беклемишев, 1964).

В этой связи представляются принципиально важными данные, свидетельствующие о разобщенности процессов обособления внутреннего зародышевого листка и спецификации его клеток, продемонстрированные у *Nematostella vectensis* (Kumburegama et al., 2011). У этой актинии образование архентерона начинается с изгибания стенки бластулы, индуцированного появлением

бутылковидных клеток на анимальном полюсе. Оказалось, что этот процесс обусловлен Wnt/PCP сигналингом при участии материнского фактора *NvStrabismus* (*NvStbm*). Этот белок сосредоточен в анимальной области зиготы. В период дробления он сохраняет свою локализацию, а в начале гастрюляции экспрессируется в апикальной области бутылковидных клеток бластопора. При использовании соответствующего морфолино блокируется и образование бутылковидных клеток, и начальная инвагинация архентерона, тогда как спецификация энтодермальных клеток, опосредованная каноническим Wnt-сигналингом, не подавляется. Наоборот, избирательное блокирование канонического (*Wnt/β-catenin*) сигналинга ингибирует спецификацию энтодермы, но не влияет на образование бутылковидных клеток и первоначальную инвагинацию архентерона. Таким образом, у *Nematostella*, инвагинация архентерона и спецификация энтодермы направляются различными генетическими программами. Как подчеркивают авторы, эти данные можно рассматривать как свидетельство независимого возникновения инвагинации и спецификации энтодермы в ходе эволюции многоклеточных (Kumburegama et al., 2011).

Подробный и объективный анализ противоречивых взглядов эмбриологов разных поколений на проблему зародышевых листков у губок (Иванова-Казас, 1975; Ересковский, 2005) освобождает нас от необходимости аналогичного рассмотрения. Отметим лишь, что существовало и до сих пор бытует мнение, что губки — животные с инверсией зародышевых листков (Schulze, 1878), у которых во время метаморфоза происходит перемещение эктодермы внутрь тела. На этом основании губок относили к *Epanthiozoa* (от греч. ἐναντιος — противоположный, противлежащий) (Delage, 1898). Как отмечает А.В. Ересковский (Ересковский, 2005), в литературе широко представлена и другая точка зрения, согласно которой зародышевые листки у Губок образуются только во время метаморфоза. Важно подчеркнуть, что на протяжении всей истории исследования эмбриологии губок, начиная с Бючли (Bütschli, 1884) существовали исследователи, которые, не будучи связанными догмой универсальности гомологии зародышевых листков, полагали, что у губок зародышевые листки отсутствуют. На этих позициях стоял, в частности, П.П. Иванов (1937, 1945).

Признание того, что у губок имеется гастрюляция, в ходе которой образуются зародышевые листки, беспросветно запутывает проблему, так как, по сути дела, оно означает, что в эмбриогенезе губок формируется первичный кишечник, архентерон. Между тем многократно было показано, что у губок типичное внутриклеточное пищеварение,

при котором секреция пищеварительных ферментов не происходит. Эта ситуация существенно отличается от процесса пищеварения у тех *Metazoa*, которые лишены пищеварительной полости. Так, *Trichoplax adhaerens* (*Placozoa*) накрывает пищевые частицы вентральной поверхностью, где формируются временные пищеварительные мешки, железистые клетки которых секретируют пищеварительные ферменты (Серавин, Гудков 2005). У губок подобных железистых клеток на поверхности тела нет. У них пищеварение внутриклеточное (Vacelet, Dupont, 2004).

В чем смысл раннего разделения клеточного материала личинки губок на два слоя? Лейтмотивом морфогенеза у губок является формирование не кишечной полости, а водоносной системы, которая многократно увеличивает контактирующую с внешней средой поверхность тела, регулирует скорость водотока, и, тем самым, способствует эффективности питания. Водоносная система губок — это, скорее, “*пищедоставляющая*”, а не *пищеварительная* система. Функционально, как средство доставки энергетических ресурсов в разные области тела, водоносная система губок аналогична кровеносной системе билатеральных. С учетом этого, эпителий, выстилающий водоносную систему, и выполняющий наряду с локомоторной функцию извлечения пищевых частиц из прокачиваемой воды, нельзя без большой натяжки считать энтодермой. В отличие от хоаноцитов производные энтодермы у *Eumetazoa* обеспечивают секрецию пищеварительных ферментов.

Очевидно, что важнейшим этапом эволюции Многоклеточных животных был период, когда происходила выработка механизмов формирования пространственно организованной гетерогенной структуры, в рамках которой стала возможной дифференциация тканей и органов. Становление и эволюция этих механизмов, связанных с эволюцией генов и организации геномов, заняли значительный отрезок времени, предшествующий появлению многоклеточных животных. Эти механизмы сохранились в относительно первозданном виде у губок и существенно видоизменились в линии, ведущей к билатеральным животным.

Известно, что обеспечение формирования многоклеточности осуществляется главным образом за счет систем генов регуляции клеточного цикла и роста, программируемой клеточной смерти; адгезии между клетками и клетками и внеклеточным матриксом, клеточного сигналинга и регуляции развития через транскрипционные факторы, распознавания свой—чужой, и, наконец, генов спецификации и терминальной дифференцировки клеток. Недавние исследования показали, что в геномах губок закодированы ком-

поненты всех основных наборов молекул, управляющих формированием многоклеточного организма из зиготы и поддержанием собственно *многоклеточности* такого животного (Manuel et al., 2004; Adell, Müller, 2004; Nichols et al., 2006; Larroux et al., 2007; Gazave et al., 2008; Harcet et al., 2010; Srivastava et al., 2010, и др.). В тоже время, сложность представленных компонентов у губок существенно ниже, чем у Eumetazoa, особенно по сравнению с наиболее продвинутыми, а ряд ключевых эволюционно консервативных компонентов и вовсе отсутствует (см. ниже).

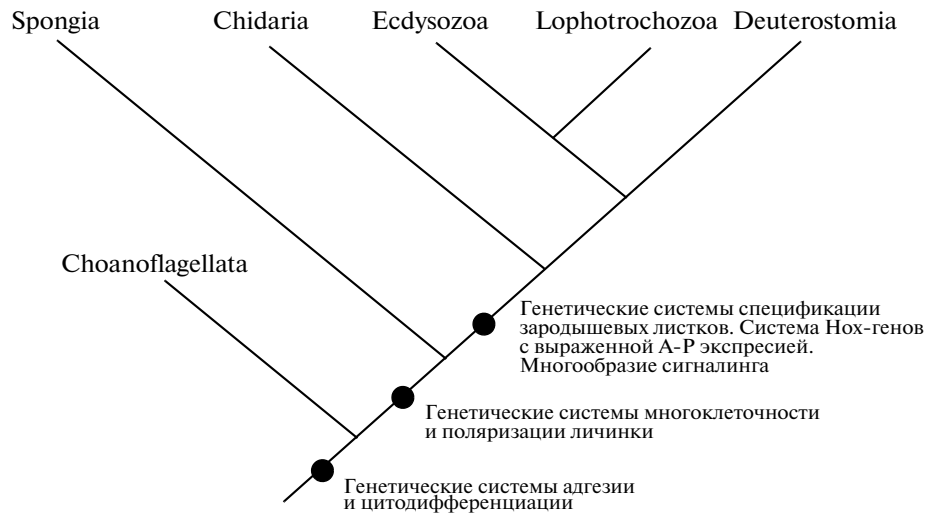
У губок обнаружены разнообразные молекулы адгезии, обеспечивающие межклеточные контакты и связь между клетками и внеклеточным матриксом. Впервые факторы агрегации были выявлены у *Geodia cydonium* и *Microciona prolifera* (Müller, Zahn 1973; Henkart et al., 1973; Müller, 1982). Эти факторы в присутствии ионов Ca^{2+} взаимодействуют с встроенным в мембрану клетки рецептором. Агрегация клеток происходит при участии полипептида 140 kDa, который взаимодействует с галектином, связывающим индивидуальные молекулы фактора агрегации с рецепторами плазматической мембраны. Позднее, были клонированы гены галектина (Pfeifer et al., 1993, Müller et al., 1997), обеспечивающего межклеточную адгезию, и нуклеотидные последовательности интегрина (Pancer et al., 1997, Wimmer et al., 1999a), который участвует в соединении клеток с внеклеточным матриксом. Как оказалось, галектины губок имеют характерный консервативный углеводный сайт связывания [LH(F)NPR(G)VNT(G)W(T)EFPF], который обнаруживается во всех S-лектинах позвоночных, а также в лектине губок (Pfeifer et al., 1993). Таким образом, было установлено, что у губок имеются гены, кодирующие вещества, близко родственные молекулам адгезии Первичноротых и Вторичноротых, и которые играют важную роль в осуществлении морфогенетических процессов, связанных с перемещением клеток в пространстве. Недавний анализ генома губки *Amphimedon* подтвердил наличие у губок как кадгеринов, так и иммуноглобулинов (Srivastava et al., 2010).

Исследования последних лет выявили у губки *Amphimedon queenslandica* (Demospongiae) ключевой механизм канонического сигналинга с участием Wnt и β -катенина, большинство генов которого не обнаружены у хоанофлагеллят. Были идентифицированы такие гены как Wnt, Frizzled, SFRP (secreted Frizzled-related proteins), GSK3 (Glycogen synthase kinase 3), Lrp5/6, Dvl, Axin, APC, β -catenin, Tcf и Groucho и подробно исследована динамика их экспрессии в эмбриогенезе этой губки (Adamska et al., 2010). Вместе с тем, в геноме *Amphimedon* отсутствуют ортологи ряда ключевых компонентов неканонического пути

Wnt/PCP, которые появляются у книдарий (Kumburegama et al., 2011). Полученные результаты свидетельствуют, что Wnt/ β -катениновый сигналинг, один из важнейших элементов управления морфогенезом всех Metazoa, в процессе эволюции возник на этапе формирования предка ныне существующих Metazoa. Последующая дупликация генов и возможное увеличение сложности белковых взаимодействий привели к формированию более сложно регулируемых Wnt-путей, наблюдаемых у современных Билатеральных.

Как и у всех Metazoa в раннем развитии губок Wnt-сигналинг принимает участие в формировании эмбриональной оси и переднезадней поляризации, которая внешне проявляется в направлении движения личинки. Асимметричность переднезадней оси детерминируется экспрессией гена *WntA* в зоне будущего заднего полюса. Как известно, у губок нет Нох-генов, поэтому высказывается предположение, что в эволюции животных полярирующий код Wnt появляется раньше Нох-кода (Guder et al., 2006; Ryan, Vaxevanis, 2007). Wnt-сигналинг участвует в детерминации оси и при бесполом размножении: так, у *Ephydatia muelleri* гены *Wnt* определяют формирование оси ювенильной особи, вылупляющейся из геммулы (Windsor, Leys, 2010). При действии хлористого лития, который ингибирует киназу GSK3, и тем самым увеличивает концентрацию β -катенина у молодых особей *E. muelleri* происходило увеличение числа оскулюмов, что интерпретируется, как умножение числа осей тела. В геноме *Amphimedon queenslandica* выявлены три Wnt последовательности, а в геноме *Oscarella lobularis* — две (Lapébie et al., 2009). Сравнивая эти гены с родственными генами книдарий авторы отмечают, что их число у губок значительно меньше, чем у книдарий, у которых, как и у позвоночных, их насчитывается 12 (Kusserow et al., 2005). Несмотря на определенные отличия Wnt генов губок от соответствующих генов эуметазоа, все Wnt гены губок обнаруживают структурное сходство (Lapébie et al., 2009). Поляризация личинки у *A. queenslandica* обусловлена также асимметричной экспрессией гена *TGF- β* на переднем полюсе. И Wnt, и *TGF- β* экспрессируются радиально относительно переднезадней оси (Adamska et al., 2007).

В геноме губок представлено большинство семейств генов (NK, Six, Pax, bHLH), обеспечивающих развитие сенсорных клеток (хотя количество генов этих семейств, как правило, меньшее, чем у Eumetazoa), однако, у них нет генов семейств Нох/paraНох и многих других ключевых регуляторов нейрогенеза, и, соответственно, у губок нет нервной системы (Galliot et al., 2009; Srivastava et al., 2010). С учетом принципа специфичности зародышевых листков на этом основании можно



Основные инновации развития, ведущие к возникновению Билатеральных (объяснения в тексте).

сказать, что у губок имеется покровный эпителий, но не эктодерма. Примечательно, что у губок нет и ряда других критически важных для гастрюляции и спецификации зародышевых листков факторов. Так, в геномах губок не обнаружены гены, вовлеченные в процесс формирования мезодермы у трехслойных и процессы гастрюляции, как у билатеральных, так и у радиальных животных — FoxA, Gsc, Twist, Snail (Srivastava et al., 2010). В геноме губок отсутствует и другой критически важный фактор Otx, который наряду, а в ряде доказанных случаев совместно, с FoxA регулирует процессы инвагинации и спецификации энтодермы у Eumetazoa (Oliveri et al., 2006; Mazza et al., 2007; Galliot et al., 2009). Таким образом, несмотря на наличие у губок основных семейств генов, ряд эволюционно консервативных факторов спецификации зародышевых листков еще отсутствуют, и соответствующие звенья генетических регуляторных сетей, вероятно, не могут функционировать.

Подводя итоги сказанному, можно заметить, что в основе возникновения механизмов развития и становления многоклеточности животных, этих самых впечатляющих событий в эволюции животных, лежало становление некой минимальной генетической регуляторной сети. На рисунке представлены последовательность возникновения некоторых механизмов, обеспечивающих развитие Metazoa. Период, предшествовавший расхождению губок и Eumetazoa, характеризуется появлением генов, связанных с синтезом разного рода молекул адгезии и клеточных контактов, что создало предпосылки межклеточных взаимодействий. На следующем этапе уже после расхожде-

ния хоанофлагеллят и многоклеточных, но до расхождения современных типов Metazoa появляются такие транскрипционные факторы как Paired, POU, T-box, возникает Wnt-сигналинг, становятся возможными морфогенетические движения индивидуальных клеток и их пластов. После отделения Губок в ветви Eumetazoa происходит неуклонное расширение объемов основных классов транскрипционных факторов (Largoux et al., 2008). Общность базовых генетических механизмов, лежащих в основе становления в онтогенезе многоклеточности и морфогенетических процессов, является свидетельством общности происхождения различных типов Metazoa (Adamska et al., 2010; Srivastava et al., 2010). Формирование на этой основе водоносной системы как способа улавливания и доставки пищевых частиц в различные части животного привело к возникновению Parazoa. Развитие архентерона и возникновение полостного пищеварения стало возможным в результате дифференциации зародышевых листков, что лежало в основе происхождения Eumetazoa. Итак, появление систем клеточной адгезии и механизмов ее пространственного и временного контроля было необходимой предпосылкой возникновения всех Metazoa. Есть все основания думать, что морфогенетические движения клеток у Metazoa возникли независимо от процессов клеточной спецификации, и являются первичными сравнительно с клеточной дифференциацией. Не наличие зародышевых листков, но сходство механизмов морфогенеза лежит в основе единства Metazoa. Традиционное признание существования зародышевых листков у Parazoa устарело.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных // М.: Наука 1964.
- Ересковский А.В. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб.: Изд. СПбГУ, 2005. 204 с.
- Иванов П.П. Общая и сравнительная эмбриология. М.-Л., 1937. 809 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Новосиб.-М., Наука 1975. 372 с.
- Светлов П.Г. О значении теории зародышевых листков в современной науке // Арх. анат. гист. и эмбр. 1963. Т. 44. № 4. С. 7–25.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В. *Trichoplax adhaerens* (тип Плазозоа) одно из самых примитивных многоклеточных животных. Санкт-Петербург, 2005. 69 с.
- Adamska M., Degnan S.M., Green K.M., Adamski M., Larroux C., Degnan B.M. Wnt and TGF- β expression in the sponge *Amphimedon queenslandica* and the origin of metazoan embryonic patterning // PLoS ONE. 2007/2(10): e1031.
- Adamska M., Degnan B.M., Green K., Zwafink C. What sponges can tell us about the evolution of developmental processes // Zoology. 2011. V. 114. P. 1–10.
- Adamska M., Larroux C., Adamski M., Green K., Lovas E., Koop D., Richards G.S., Zwafink C., Degnan B.M. Structure and expression of conserved Wnt pathway components in the demosponge *Amphimedon queenslandica* // Evol. Devel. 2010. V. 12. № 5. P. 494–518.
- Adell T., Müller W.E. Isolation and characterization of five Fox (Forkhead) genes from the sponge *Suberites domuncula* // Gene. 2004. V. 334. P. 35–46.
- Allman G. On the anatomy and physiology of Cordylophora, a contribution to our knowledge of the tubularian Zoophytes // Philosophical Transactions of the Royal Society. 1853. V. 143. P. 367–384.
- Galliot B., Quiquand M., Ghila L., de Rosa R., Miljkovic-Licina M., Chera S. Origins of neurogenesis, a cnidarian view // Dev. Biol. 2009. V. 332. P. 2–24.
- Delage Y. Sur la place des Spongiaires dans la classification // C.R. Acad. Paris. 1898. V. 126. P. 545–548.
- 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. P. 65–76.
- Gazave E., Lapébie P., Renard E., Bézac C., Boury-Esnault N., Vacelet J., Perez T., Manuel M., Borchiellini C. NK homeobox genes with choanocytes-specific expression in homoscleromorph sponges // Dev. Genes. Evol. 2008. V. 218. P. 479–489.
- Guder C., Philipp I., Lengfeld T., Watanabe H., Hobmayer B., Holstein T.W. The Wnt code: cnidarians signal the way // Oncogene. 2006. V. 25. P. 7450–7460.
- Harcet M., Roller M., Cetkovic H., Perina D., Wiens M., Müller W.E., Vlahovicek K. Demosponge EST sequencing reveals a complex genetic toolkit of the simplest metazoans // Mol. Biol. Evol. 2010. V. 27. P. 2747–2756.
- Henkart P., Humphreys S., Humphreys T. Characterization of sponge aggregation factor. A unique proteoglycan complex // Biochemistry. 1973. V. 12. P. 3045–3050.
- Kumburegama S., Wijesena N., Xu R., Wikramanayake A.H. Strabismus-mediated primary archenteron invagination is uncoupled from Wnt/ β -catenin-dependent endoderm cell fate specification in *Nematostella vectensis* (Anthozoa, Cnidaria): implications for the evolution of gastrulation // Evodevo. 2011. V. 21. P. 2.
- Kusserow A., Pang K., Sturm C., Hroudá M., Lentfer J. et al. Unexpected complexity of the Wnt gene family in a sea anemone // Nature. 2005. V. 433. P. 156–160.
- Lapébie P., Gazave E., Ereskovsky A., Derelle R., Bézac C. et al. WNT/ β -Catenin signalling and epithelial patterning in the homoscleromorph sponge *Oscarella* // Plos one. 2009. 4(6): e5823. doi:10.1371.
- Larroux C., Fahey B., Degnan S.M., Adamski M., Rokhsar D.S., Degnan B.M. The NK Homeobox gene cluster predates the origin of Hox genes // Curr. Biol. 2007. V. 17. P. 706–710.
- Larroux C., Luke G.N., Koopman P., Rokhsar D.S., Shimeld S.M., Degnan B.M. Genesis and Expansion of Metazoan Transcription Factor Gene Classes // Mol. Biol. Evol. 2008. V. 25. P. 980–996.
- Mazza M.E., Pang K., Martindale M.Q., Finnerty J.R. Genomic organization, gene structure, and developmental expression of three clustered otx genes in the Sea Anemone *Nematostella vectensis* // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.). 2007. V. 308B. P. 494–506.
- Manuel M., Le Parco Y., Borchiellini C. Comparative analysis of brachyury T-domains, with the characterization of two new sponge sequences, from a hexactinellid and a calcisponge // Gene. 2004. V. 340. P. 291–301.
- Müller W.E.G. Cell membranes in sponges // Intern. Rev. Cytol. 1982. V. 77. P. 129–181.
- Müller W.E.G., Müller I.M. Porifera: an enigmatic taxon disclosed by molecular biology/cell biology // In: Custódio M.R. et al. (eds). Porifera Research: Biodiversity, Innovation and Sustainability. 2007. P. 89–106.
- Müller W.E.G., Blumbach B., Wagner-Hülsmann C., Lessel U. Galectins in the phylogenetically oldest metazoa, the sponges (Porifera) // Trends Glycosci. Glycotecnol. 1997. V. 9. P. 123–130.
- Müller W.E.G., Zahn R.K. Purification and characterization of a species-specific aggregation factor in sponges // Exp. Cell Res. 1973. V. 80. P. 95–104.
- Nichols S.A., Dirks W., Pearse J.S., King N. Early evolution of animal cell signaling and adhesion genes // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2006. V. 103. P. 12451–12456.
- Oliveri P., Walton K.D., Davidson E.H., McClay D.R. Repression of mesodermal fate by foxa, a key endoderm regulator of the sea urchin embryo // Development. 2006. V. 133. P. 4173–4181.
- Pancer Z., Kruse M., Müller I., Müller W.E.G. On the origin of adhesion receptors of metazoa: cloning of the integrin α subunit cDNA from the sponge *Geodia cydonium* // Molec. Biol. Evol. 1997. V. 14. P. 391–398.
- Pfeifer K., Haasemann M., Gamulin V., Bretting H., Fahrenholz F., Müller W.E.G. S-type lectins occur also in invertebrates: high conservation of the carbohydrate recognition domain in the lectin genes from the marine sponge *Geodia cydonium* // Glycobiology. 1993. V. 3. P. 179–184.

- Ryan J.F., Baxevanis A.D., Hox, Wnt, and the evolution of the primary body axis: insights from the early-divergent phyla // *Biol. Direct.* 2007. V. 2. P. 37.
- Srivastava M., Simakov O., Chapman J., Fahey B., Gauthier M.E.A. et al. The *Amphimedon queenslandica* genome and the evolution of animal complexity // *Nature.* 2010. V. 466. P. 720–727.
- Vacelet J., Dupont E. Prey capture and digestion in the carnivorous sponge *Asbestopluma hypogea* (Porifera: Demospongiae) // *Zoomorphology.* 2004. V. 123. P. 179–190.
- Vogt C. Embryologie des salmons // In: Histoire naturelle des poissons d'eau douce de l'Europe centrale par L. Agassiz, 2° Livraison. 1842.
- Wimmer W., Blumbach B., Diehl-Seifert B., Koziol C., Batel R., Steffen R., Müller I.M., Müller W.G. Increased expression of integrin and receptor tyrosine kinase genes during autograft fusion in the sponge *Geodia cydonium* // *Cell Adhes. Commun.* 1999. V. 7. P. 111–124.
- Windsor P.J., Leys S.P. Wnt signaling and induction in the sponge aquiferous system: evidence for an ancient origin of the organizer // *Evol. Dev.* 2010. V. 12. P. 481–590.

Concerning One Obsolete Tradition: Does Gastrulation in Sponges Exist?

A. K. Dondua and R. P. Kostyuchenko

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

e-mail: akdondua@mail.ru

Received February 26, 2013; in final form, April 4, 2013

Abstract—The analysis of comparative-embryological and molecular-biological data leads to the conclusion that universal basic mechanisms of morphogenesis occurred first in the evolution of animals in the ancestors of modern sponges and eumetazoans, which served as a basis of different evolution of individual development in Parazoa and Eumetazoa lines. In the former, morphogenesis in early embryogenesis led to formation of the water-current system as a means for capturing and delivery of food particles to different parts of the animal. In the latter, morphogenetic movements manifested themselves as gastrulation, during which the germ layers and the digestive system formed. The morphogenetic movements of cells in Metazoa emerged independently of cell specification. They are primary relative to cell differentiation. The unity of all Metazoa is based on the similarity of mechanisms of morphogenesis rather than on the presence of germ layers.

Keywords: gastrulation, germ layers, morphogenesis, evolution, Parazoa, Metazoa, sponges, cnidarians, Wnt signaling