

Лекция 6.

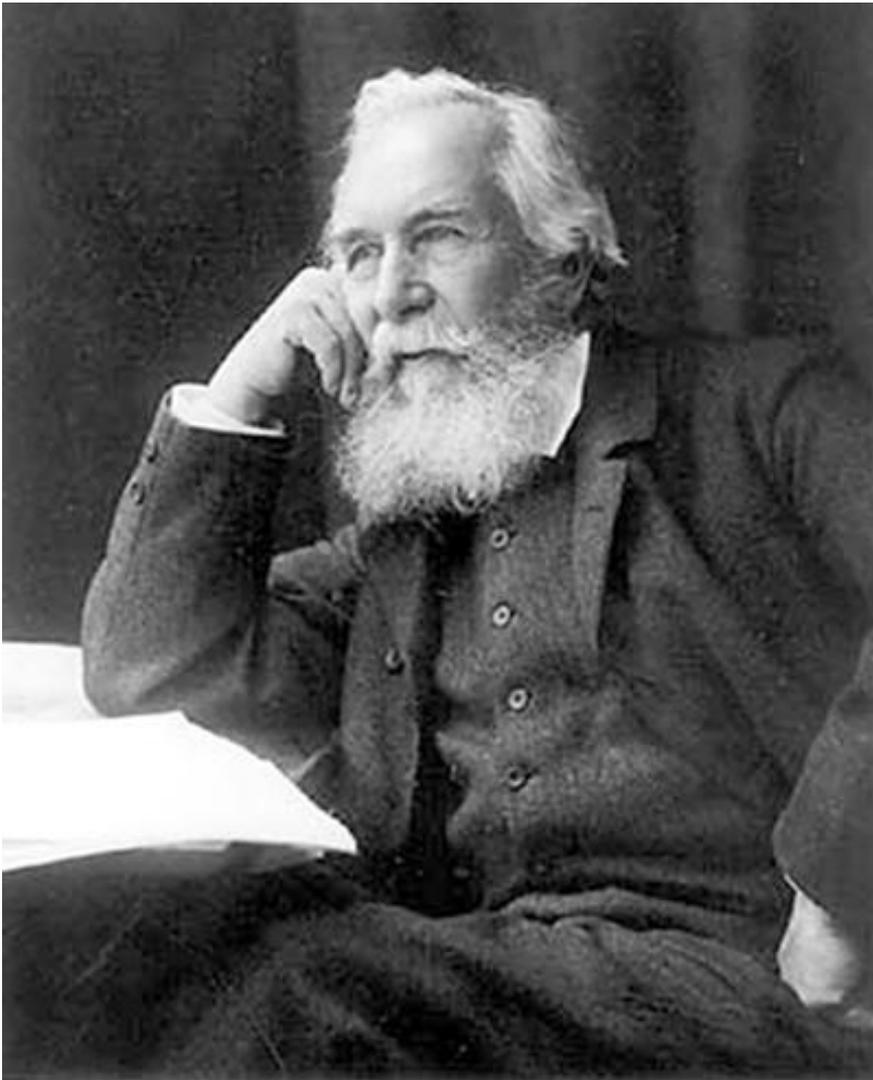
Низшие многоклеточные

Теории происхождения многоклеточных

- Теория гастрей
- Теория фагоцителлы
- Теория синзооспоры
- Теория целлюляризации.

Для более детального знакомства в проблемой см. сайт: <http://mnogokletki.ru/>

Теория гастреи

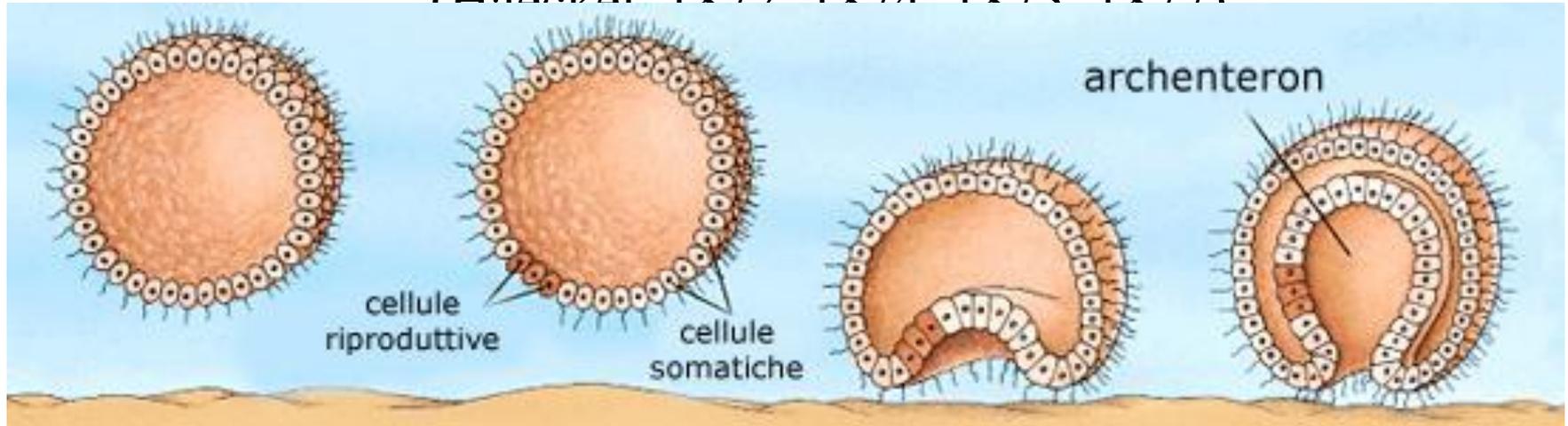


Геккель Эрнст – немецкий биолог. С 1861 приват-доцент зоологии и сравнительной анатомии, в 1862 – 1909 профессор Йенского университета.

**Геккель (Haeckel) Эрнст
(16.2.1834, Потсдам,— 9.8.1919, Йена)**

Гипотеза гастреи

(Haeckel, 1872, 1874, 1875, 1877)



Согласно этой теории все многоклеточные животные произошли от одного общего предка — гипотетического организма — гастреи. По мнению Геккеля, гастрея имела овальное мешковидное тело с двухслойной стенкой и ротовым отверстием; наружный слой представлял кожу, внутренний — стенку кишечника; возникла в процессе эволюции путём впячивания, или инвагинации, из однослойного пузырьвидного животного (бласти). Двухслойный зародыш на стадии гастролы, по Геккелю, повторяет строение общего предка всех многоклеточных животных. Из современных животных, как считал Геккель, ближе всего к гастрее стоят кишечнополостные. У теории гастреи немного сторонников, т. к. нет оснований считать инвагинацию первичным способом образования энтодермы.

Гипотеза фагоцителлы



Один из основоположников эволюционной эмбриологии, первооткрыватель фагоцитоза и внутриклеточного пищеварения, создатель сравнительной патологии воспаления, фагоцитарной теории иммунитета, основатель научной геронтологии, лауреат Нобелевской премии в области физиологии и медицины (1908).

Мечников Илья Ильич

3 (15 мая) 1845, Ивановка Харьковской

губернии, Украина — 2 (15 июля) 1916, Париж)

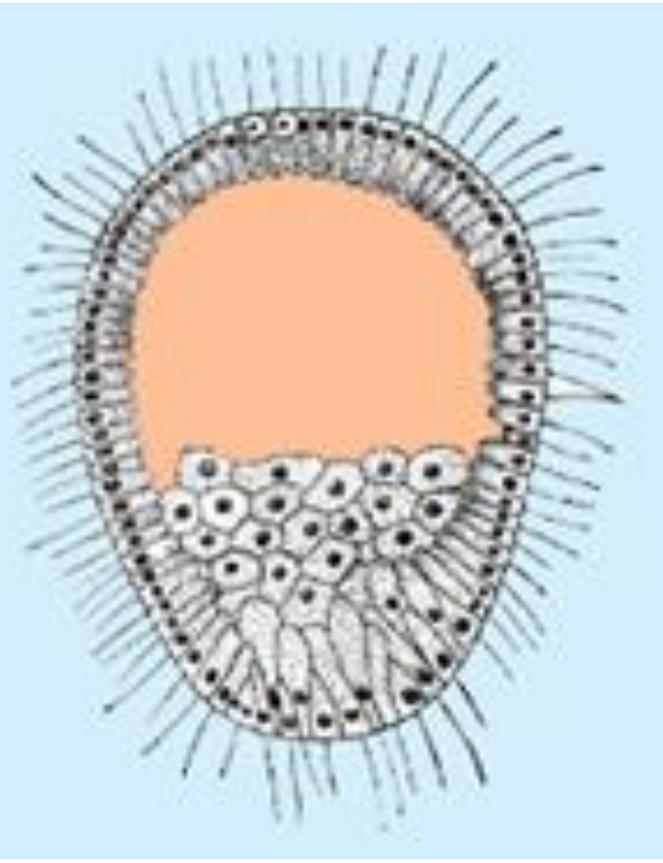
Гипотеза фагоцителлы

И. И. Мечников (1879-1886)

Фагоцителла состоит из слоя поверхностных клеток – эктодермы, или **кинобласта**, и внутренней клеточной массы – паренхимы, или **фагоцитобласта**.

Кинобласт выполняет функции отграничения, внешнего обмена и движения; фагоцитобласт – внутреннего обмена, внутриклеточного пищеварения. Из кинобласта и фагоцитобласта в ходе эволюции возникло всё многообразие форм тканей многоклеточных животных организмов.

Фагоцителла не имела рта и кишечника, пищеварение было внутриклеточное. Рот сформировался, как просвет между клетками наружного слоя, ведущий во внутреннюю паренхиму. Располагался он, в отличие от гастреи на заднем конце тела. Кишечника еще не было.



Но теперь возникла возможность питаться более крупной добычей: внутренние клетки могли окружать ее, образуя гигантскую пищеварительную вакуоль.

У потомков фагоцителлы сформировался постоянный кишечник. Фагоцителла обитала в толще воды. Когда рта еще не было, осевшая на дно фагоцителла "превратилась" в трихоплакса. После появления рта, но до появления кишечника при переходе к ползанию возникли бескишечные турбеллярии. Рот у них сместился на брюхо, и они стали двустороннесимметричными. После появления кишечника часть потомков фагоцителлы перешли к сидячему образу жизни на дне - они превратились в кишечнополостных.

Гипотеза синзооспоры

А.А. Захваткин, пользуясь сравнительным методом и данными протозоологии, создал новую теорию происхождения многоклеточных животных из колоний жгутиконосцев (Государственная премия СССР (1951)). В основе теории лежит гипотеза «синзооспоры», известная также как «палинтомическая гипотеза» или «гипотеза интеграции жизненного цикла простейших в онтогенез многоклеточных» (Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Сов. Наука, 1949. 395 с.)

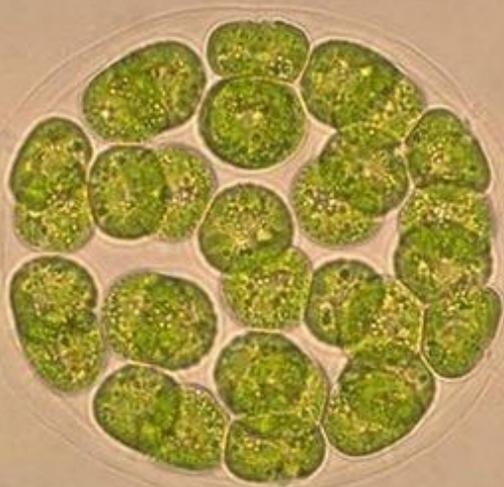
Захваткин Алексей Алексеевич

1(14).12.1906, Екатеринбург, ныне Свердловск,

— 14.12.1950, Москва

Гипотеза синзооспоры

Гаметы и зигота - единственные одноклеточные стадии в жизненном цикле животных. Многоклеточных поколений может быть в жизненном цикле несколько. Согласно данной теории многоклеточные произошли от колониальных протистов. У протистов встречаются клетки, сильно увеличенные за счет запасания питательных веществ - как яйцеклетка у животных. Часто такие клетки делятся несколько раз подряд, что похоже на дробление. Так образуются у протистов одноклеточные расселительные стадии - зооспоры. У колониальных протистов зооспоры могут оставаться все вместе, образуя колонию - синзооспору. В процессе эволюции могла произойти неотения и утратиться взрослая сидячая стадия. Таким образом бластула - это синзооспора, семья зооспор.



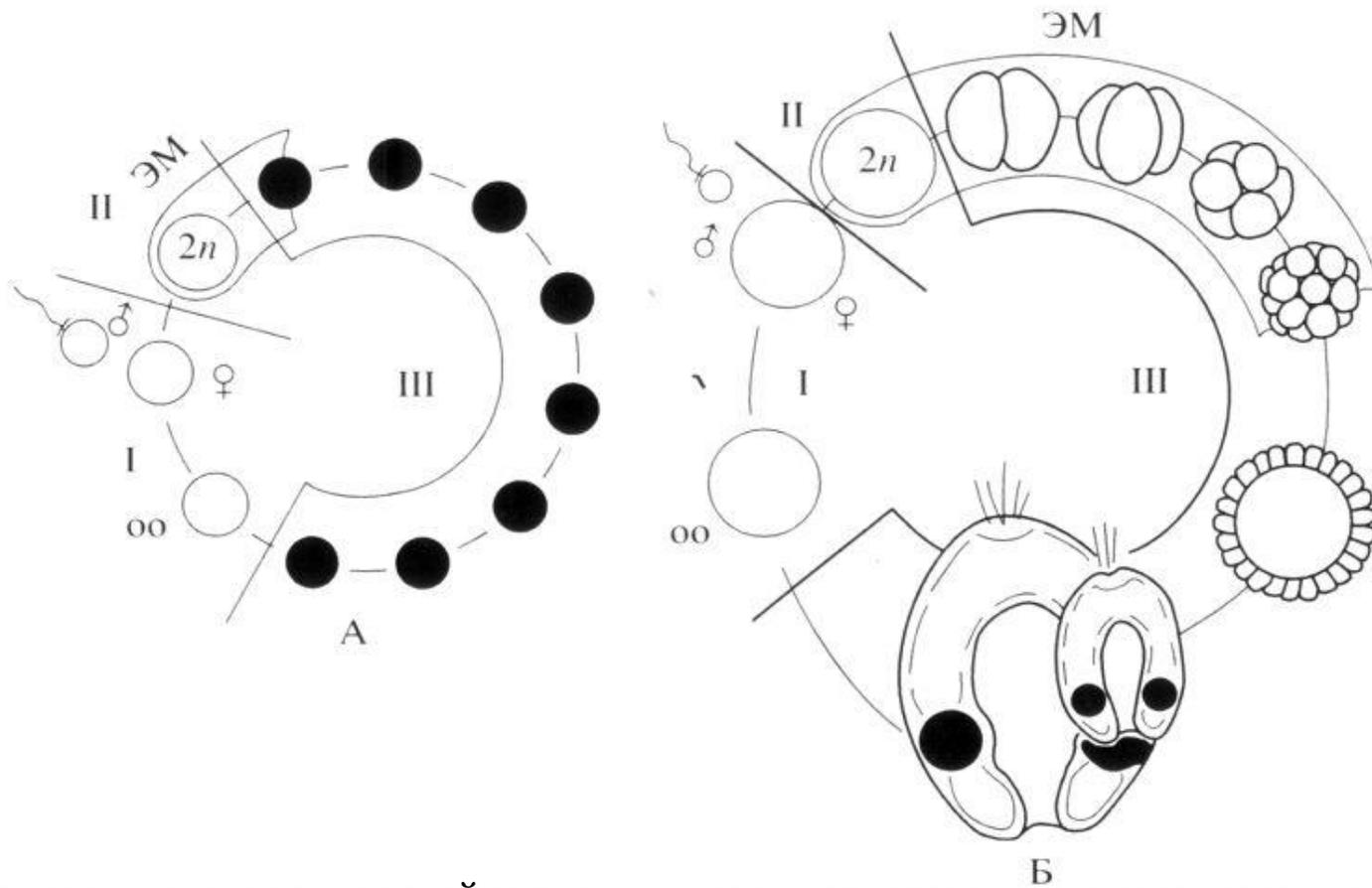
Вверху: ранняя стадия эмбрионального развития (бластула) морского ежа *Lytechinus*. Внизу: колония одноклеточных жгутиконосцев *Eudorina*. По материалам сайта:

<http://elementy.ru/>

Отличия гипотезы синзооспоры от гипотез фагоцителлы и гастрей:

1. Считается, что никогда не существовало однослойного шарообразного предка. Об этом свидетельствует отсутствие питания бластулы у многоклеточных. Не питаются и образующиеся из них паренхимулы. Поэтому и у древних многоклеточных такие стадии не были взрослыми организмами - это были всегда только личинки.
2. Сидячий образ жизни примитивных взрослых многоклеточных.
3. Наиболее примитивной из расселительных личинок считается бластула. В паренхимулу она превращается, готовясь к превращению во взрослый организм. Этот метаморфоз происходит после перехода к сидячему образу жизни. У всех остальных многоклеточных взрослая сидячая стадия утратилась. У этих животных личинки стали взрослыми - произошла неотения.

Гипотеза синзооспоры



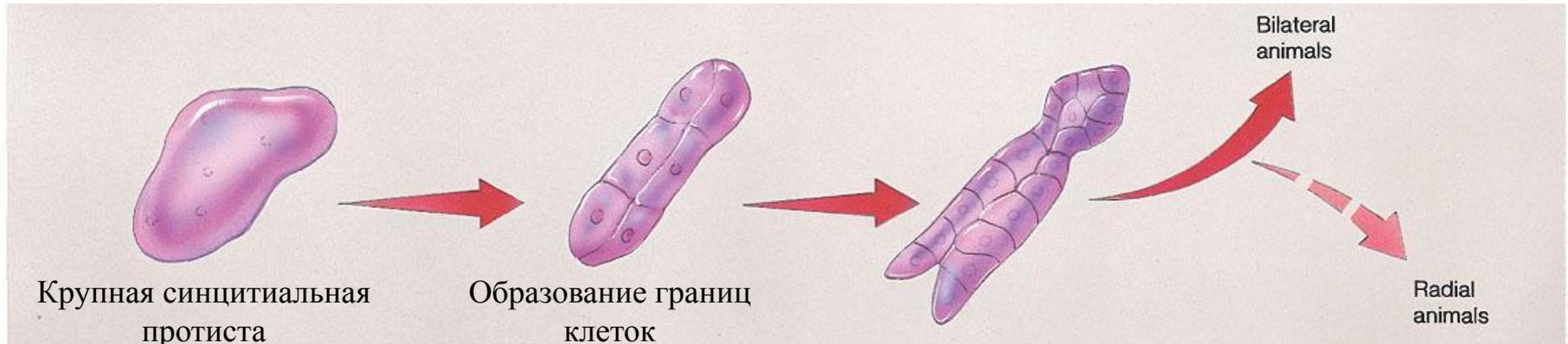
Основное положение «палинтомической гипотезы» стало сопоставление жизненного цикла простейших с онтогенезом многоклеточных. Основой формирования многоклеточных послужил жизненный цикл «метазойного типа», известный у некоторых современных простейших. Этот цикл делится на три периода: прогамный, сингамный и метагамный. Исходная материнская одноклеточная особь прогамного поколения (соответствующая яйцеклетке) испытывает «избыточный», не прерываемый делениями рост. Затем происходит оплодотворение (сингамный период), после чего начинается серия сближенных во времени делений (метагамный период).

Гипотеза целлюляризации

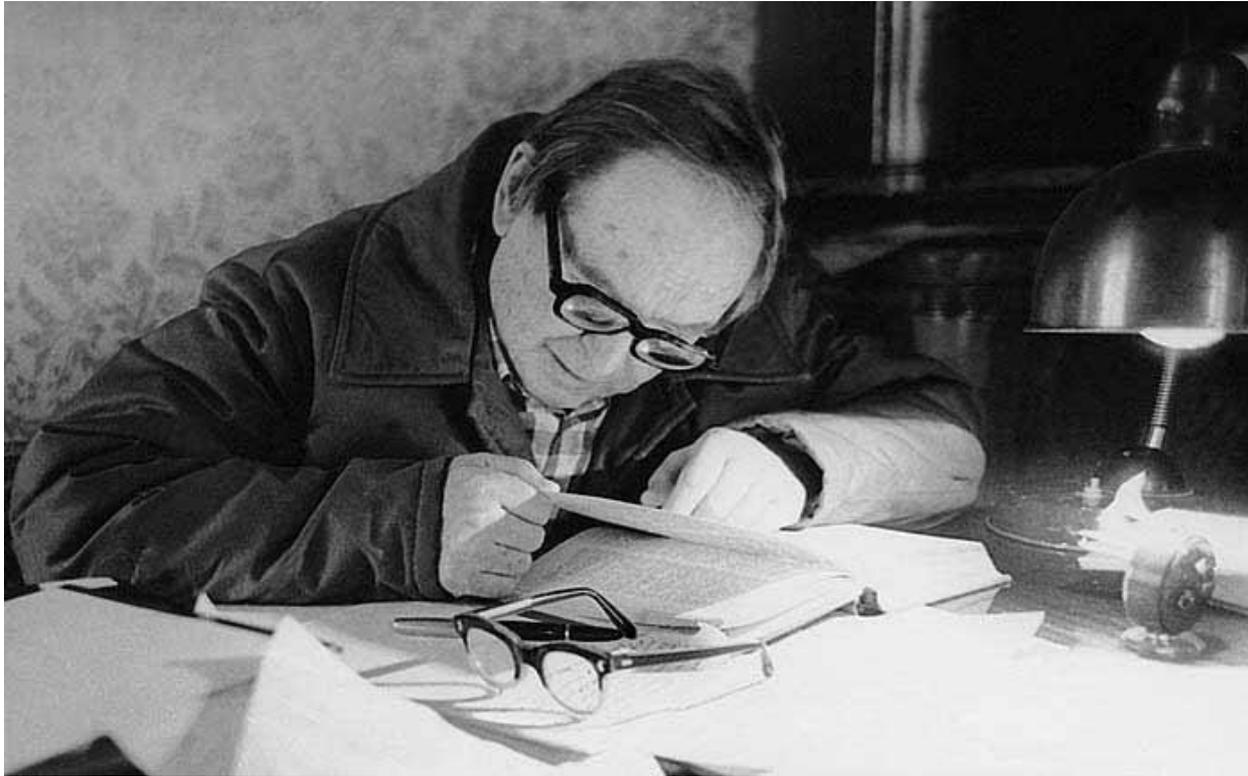
Предложена югославским зоологом Иованом Хаджи.

Эта теория на сегодняшнем уровне знаний имеет лишь исторический интерес. Она предполагает, что предками многоклеточных были сложно организованные протисты, такие как инфузории, а органы многоклеточных образовались в результате отделения мембранами органелл.

Так, в соответствии с этой теорией кишечник образовался из глотки инфузории-туфельки, выделительная система - из ее сократительных вакуолей, покровы - из периферического слоя цитоплазмы. Эта теория полностью не соответствует взглядам современной науки и является безусловно ошибочной.



Гипотеза А.В. Иванова

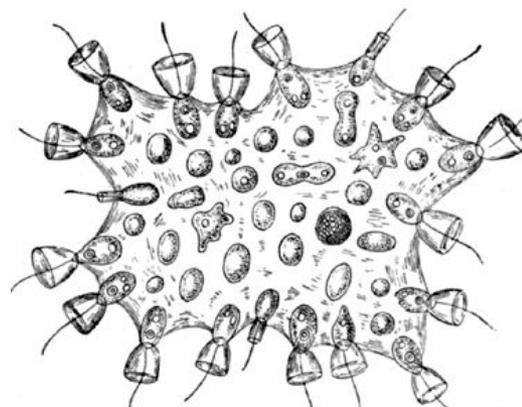
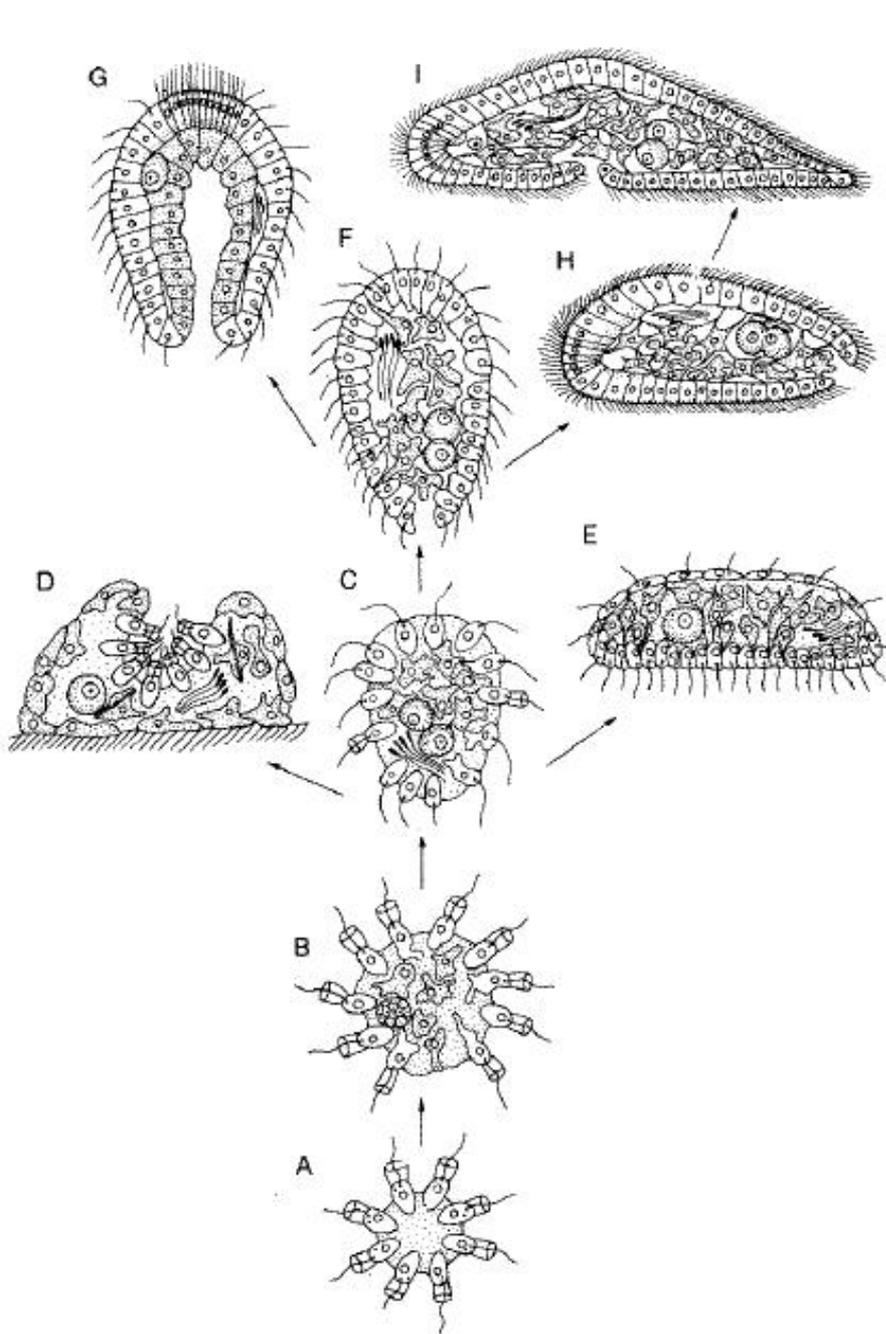


Академик АН СССР А.В. Иванов (1906-1992) предложил свою гипотезу возникновения многоклеточных животных — своеобразный синтез двух предыдущих (1968).

Оказалось, что между так называемыми “дорзальным” и “вентральным” эпителиальными слоями у трихоплакса находится масса клеток. Кроме того, Артемию Васильевичу удалось доказать наличие у него фагоцитоза. Чем не фагоцителла!

Основная работа: Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 288 с.

Схема происхождения многоклеточных по А.В. Иванову



Proterospongia colony/organism from Thomson (1922)

- А – колония Craspedomonadina типа Sphaeroeca;
- В – колония Craspedomonadina типа Proterospongia;
- С – ранняя фагоцителла;
- Д – примитивная губка – переход к сидячему образу жизни, замена локомоторной функции киноцитов гидрокинетической;
- Е – примитивная бескишечная турбеллярия – усиление дифференциации клеток, смещение рта на брюшную сторону;
- Ф – поздняя фагоцителла;
- Г – первичное кишечнополостное типа гастрей – образование рта, эпителизация фагоцитобласта;
- И – первичная турбеллярия – появление рта и билатеральной симметрии.

Надраздел Phagocytellozoa тип Пластинчатые - Placozoa



Немецкий зоолог, профессор университетов в Ростоке, Граце и Берлине.

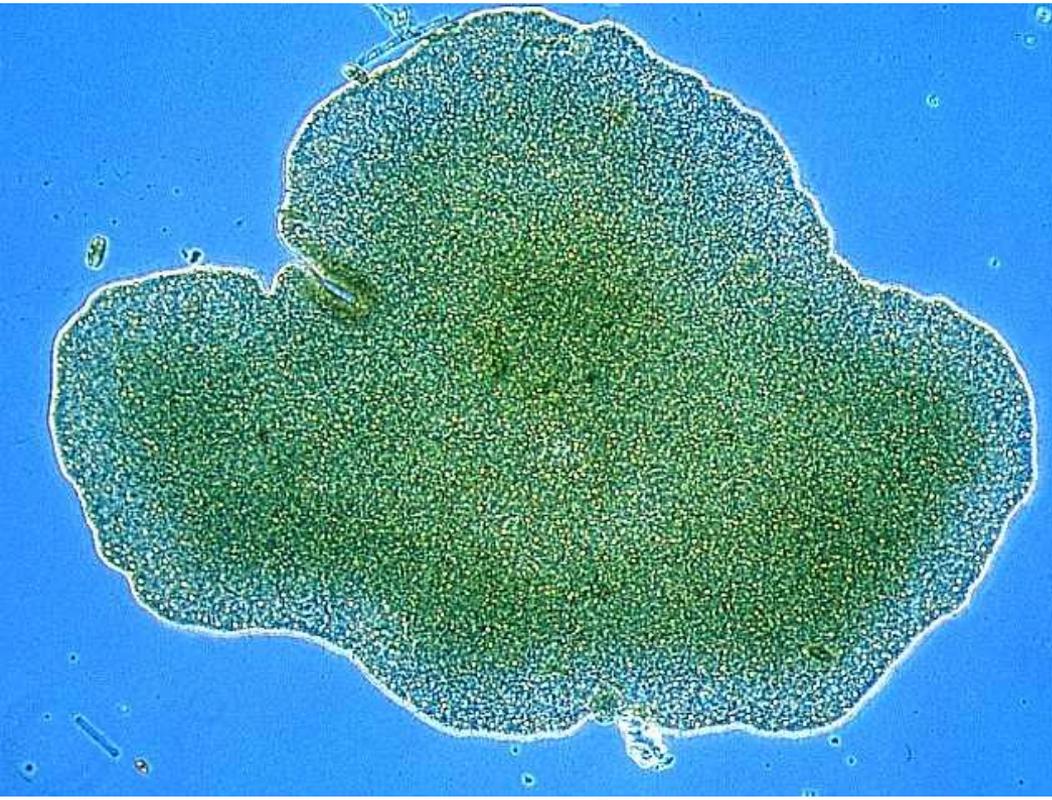
В 1883 г. в морском аквариуме в Граце открыл своеобразного морского животного *Trichoplax adhaerens* (от греч. *trichos* – волос и *plakos* – плоский).

По описанию Шульце, это взрослый ползающий организм с плоским телом, покрытым ресничками.

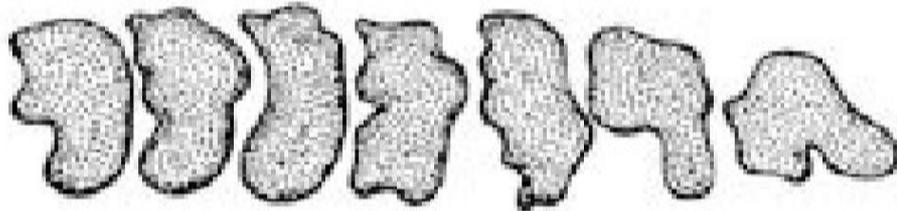
Тело его состоит из трех слоев: тонкой, лежащей на верхней стороне эктодермы, обращенной к субстрату, состоящей из цилиндрического эпителия энтодермы и промежуточного слоя из рыхлых звездчатых клеток.

Шульце Франц Эйльхард (нем. *Schulze*),
(22 марта 1840, Эльзен, близ Грейфсвальда, -
2 ноября 1921)

Внешний вид, движение и питание *Trichoplax adhaerens*



Трихоплакс представляет собой пластинку неправильной формы толщиной 20–40 мкм и диаметром 5–6 мм.



Изменение формы тела трихоплакса через промежутки в 10 мин. (по Малахову, 2001).

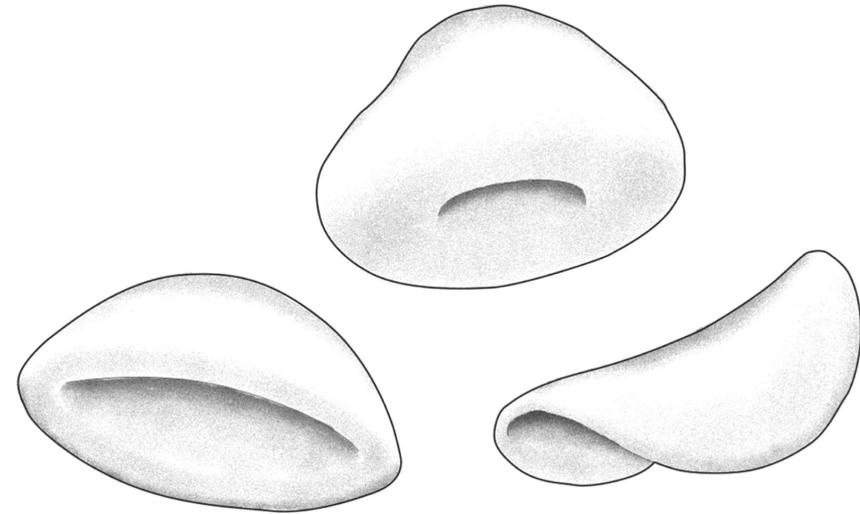
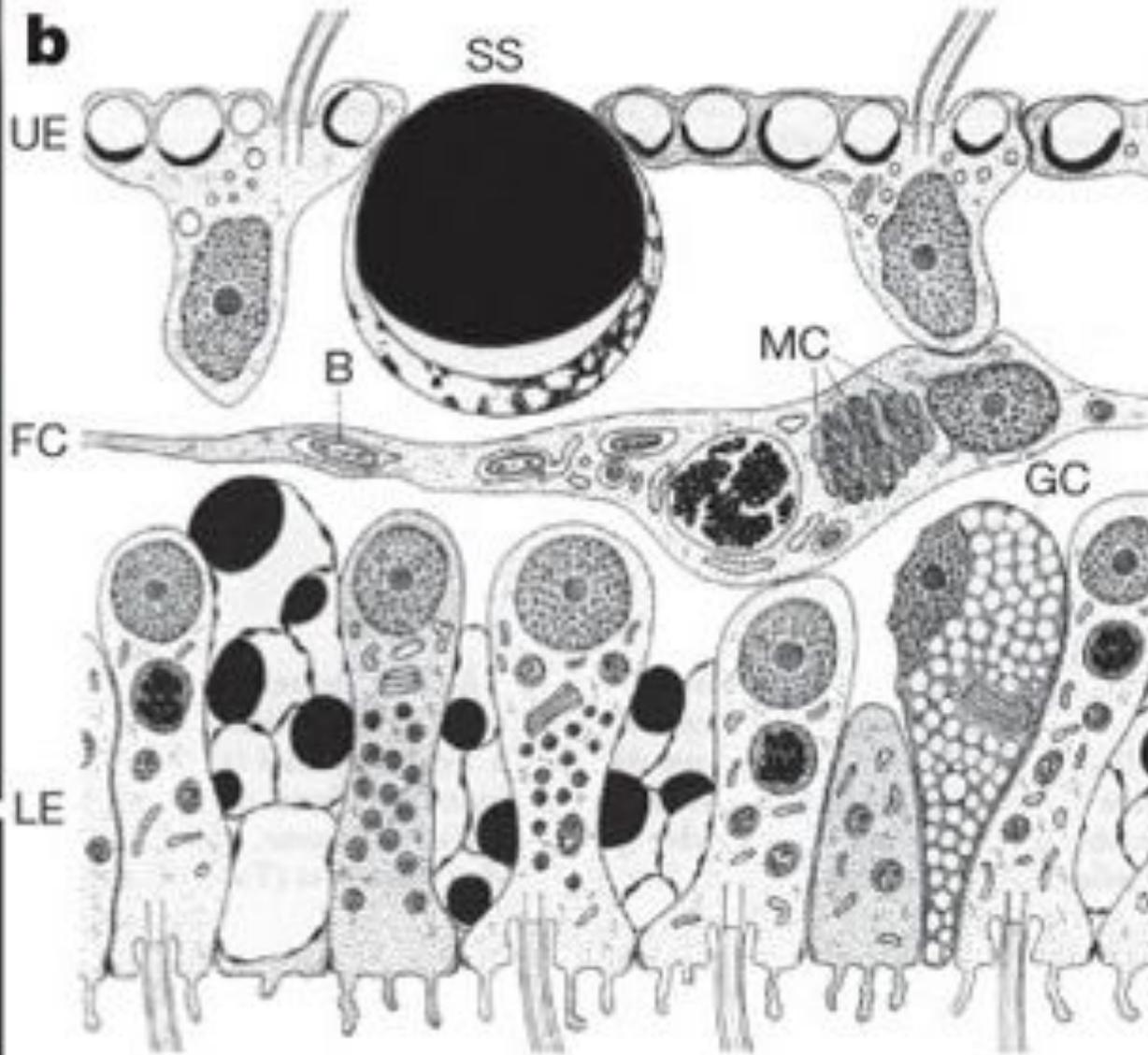


Рисунок плавающих плакозоев. Эти трихоплаксы имеют размеры не более чем 200 μm в диаметре. Наблюдения проведены в лаборатории, поскольку плакозоев малы для наблюдения непосредственно в море

По: *Pearse V.B., Voigt O. Field biology of placozoans (Trichoplax): distribution, diversity, biotic interactions // Integr. Comp. Biol. 2007. Vol.47. P. 677–692; doi:10.1093/icb/icm015*

Integrative
& Comparative Biology

Схема поперечного разреза трихоплакса

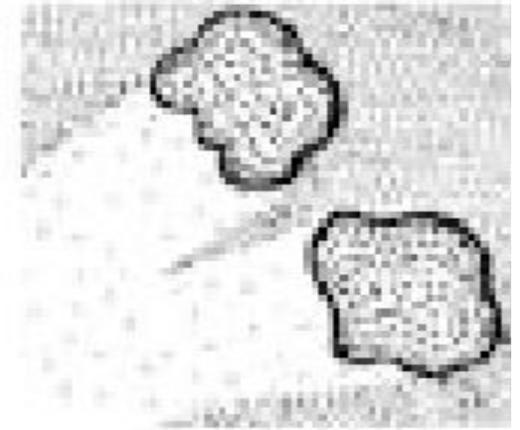
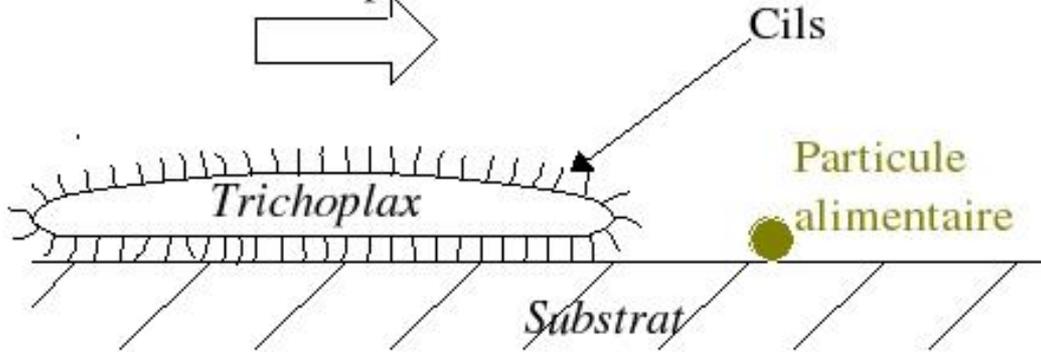
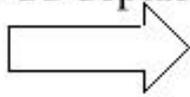


В — симбиотическая бактерия в цистерне эндоплазматического ретикулума;
FC — волокно сократимой клетки;
GC — железистая клетка;
LE — эпителий брюшной стороны;
MC — митохондриальный комплекс;
SS — «блестящий шар» (shiny sphere), характерное для трихоплакса липидное включение;
UE — эпителий спинной стороны

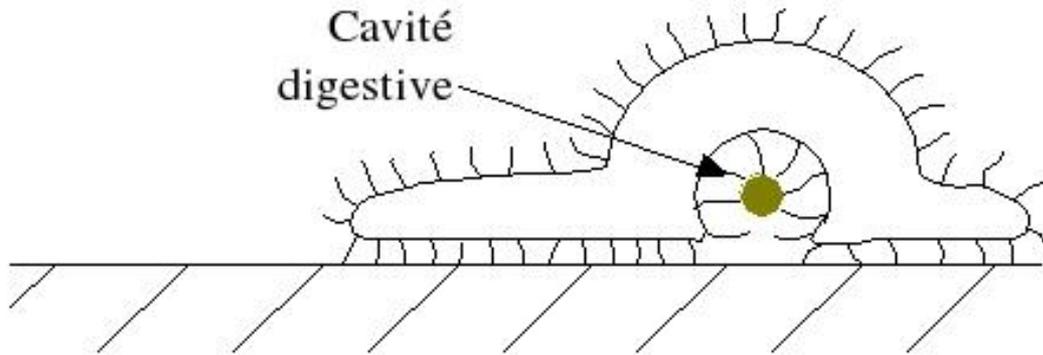
Иллюстрация из статьи: T. Syed, B. Schierwater, 2002. The evolution of the Placozoa: a new morphological model. *Senckenbergiana Lethaea* 82: 259–270).

Питание трихоплакса

Sens du déplacement



Cavité digestive

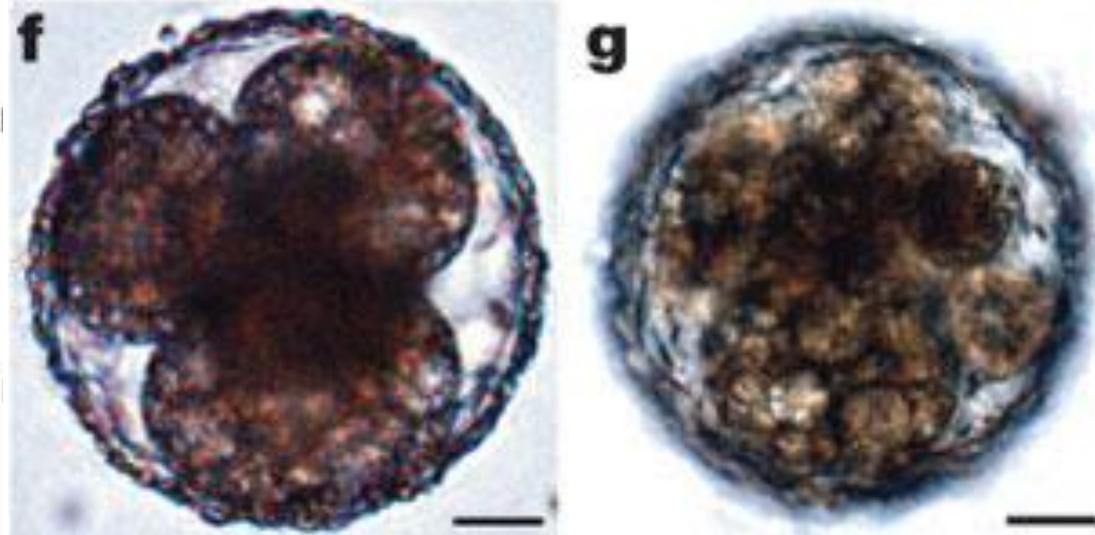
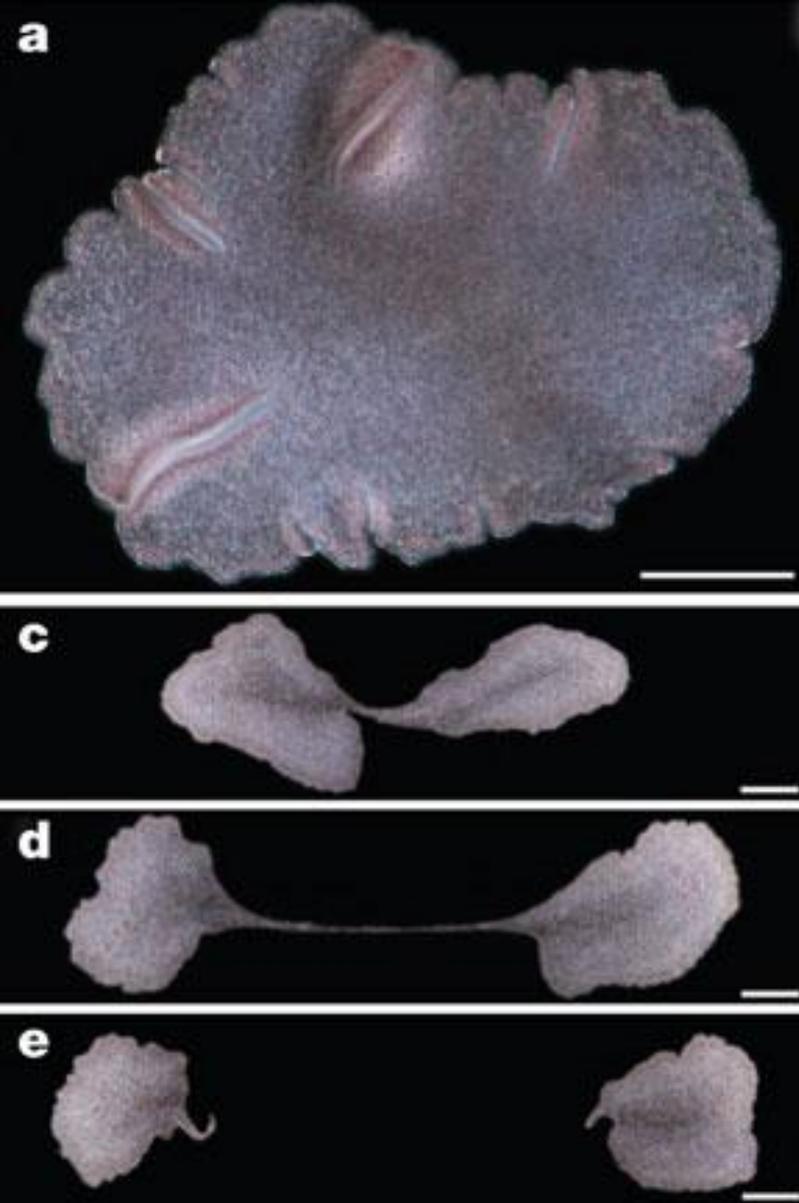


Дорожки, образующиеся в культуре цианобактерий за пасущимися трихоплаксами (по Малахову, 2001).

Трихоплакс питается двумя способами:

1. Ползущий трихоплакс выделяет из клеток брюшного слоя пищеварительные ферменты, лизирующие мелкие одноклеточные водоросли на поверхности субстрата, а клетки брюшного слоя фагоцитируют продукты лизиса.
2. Заглатывание целых клеток. Биением жгутиков клеток на краю пластинки он забрасывает пищевые объекты на спинную сторону тела, где они захватываются отростками волокнистых клеток и заключаются в пищеварительные вакуоли.

Деление и начальные стадии развития Trichoplax



Дробление «зародыша» (в кавычках, поскольку это не настоящий зародыш, а стадия, возникающая из неоплодотворенного яйца и, по-видимому, развивающегося по типу первых стадий развития зародыша; **настоящих зародышей трихоплакса пока пронаблюдать не удалось**) на стадии 4-х и 16-ти клеток соответственно (длина масштабной линейки 20 мкм).

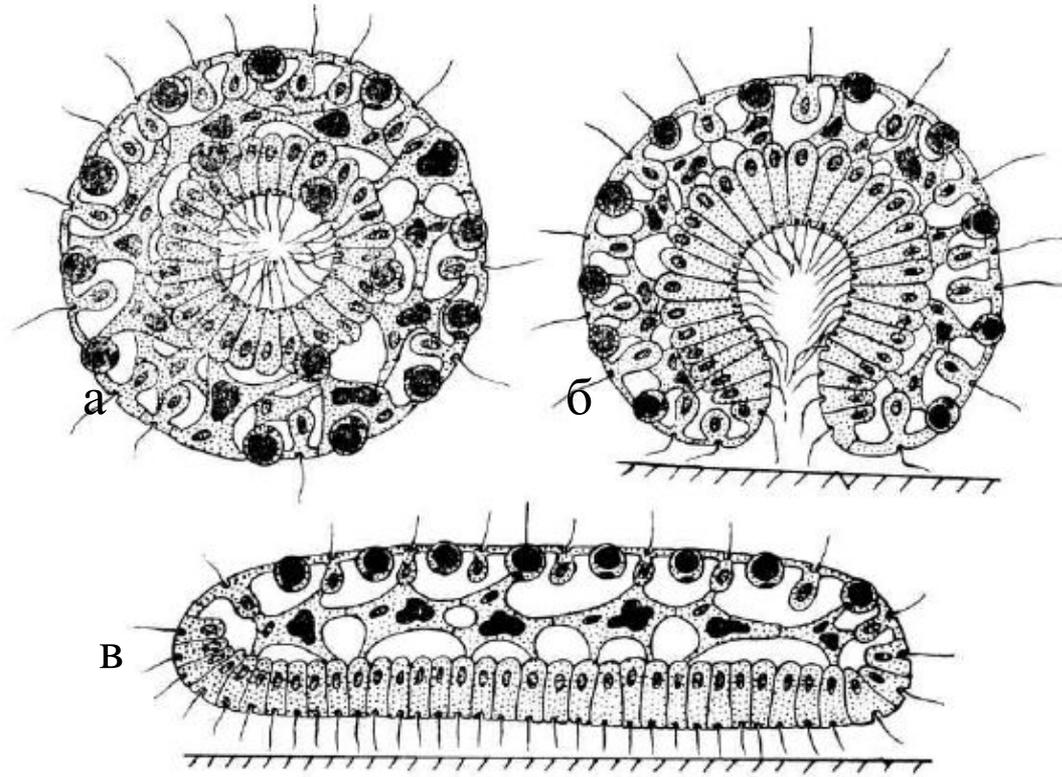
а – фотография трихоплакса в лабораторной культуре (длина масштабной линейки 200 мкм);

с–е – размножение трихоплакса делением

Иллюстрации из: M. Srivastava et al. The Trichoplax genome and the nature of placozoans // Nature. 21 August 2008. V. 454. P. 955–960.

Изложение содержания этой статьи на русском языке см. на сайте: <http://elementy.ru/news/430820>

Стадии развития и образ жизни бродяжки трихоплакса



- а – бродяжка с полостью внутри;
б – бродяжка с бластопором;
в – превращение в маленького трихоплакса.

Бродяжки отпочковываются от спинной стороны тела трихоплакса вблизи края пластинки.

Они имеют сферическую форму и размеры 15–60 мкм.

Двигаются бродяжки, плавая с помощью жгутиков в толще воды. При этом они беспорядочно кувыркаются в толще воды: у них нет переднего и заднего концов тела, движения не направлены. Продолжительности развития – 12-14 ч. Бродяжки с внутренней паренхимой или полостью плавают в толще воды, а обладающие бластопором – вблизи поверхности субстрата.

Схема жизненного цикла *Trichoplax*

(прерывистыми линиями показаны предполагаемые этапы, которые пока не удалось пронаблюдать).

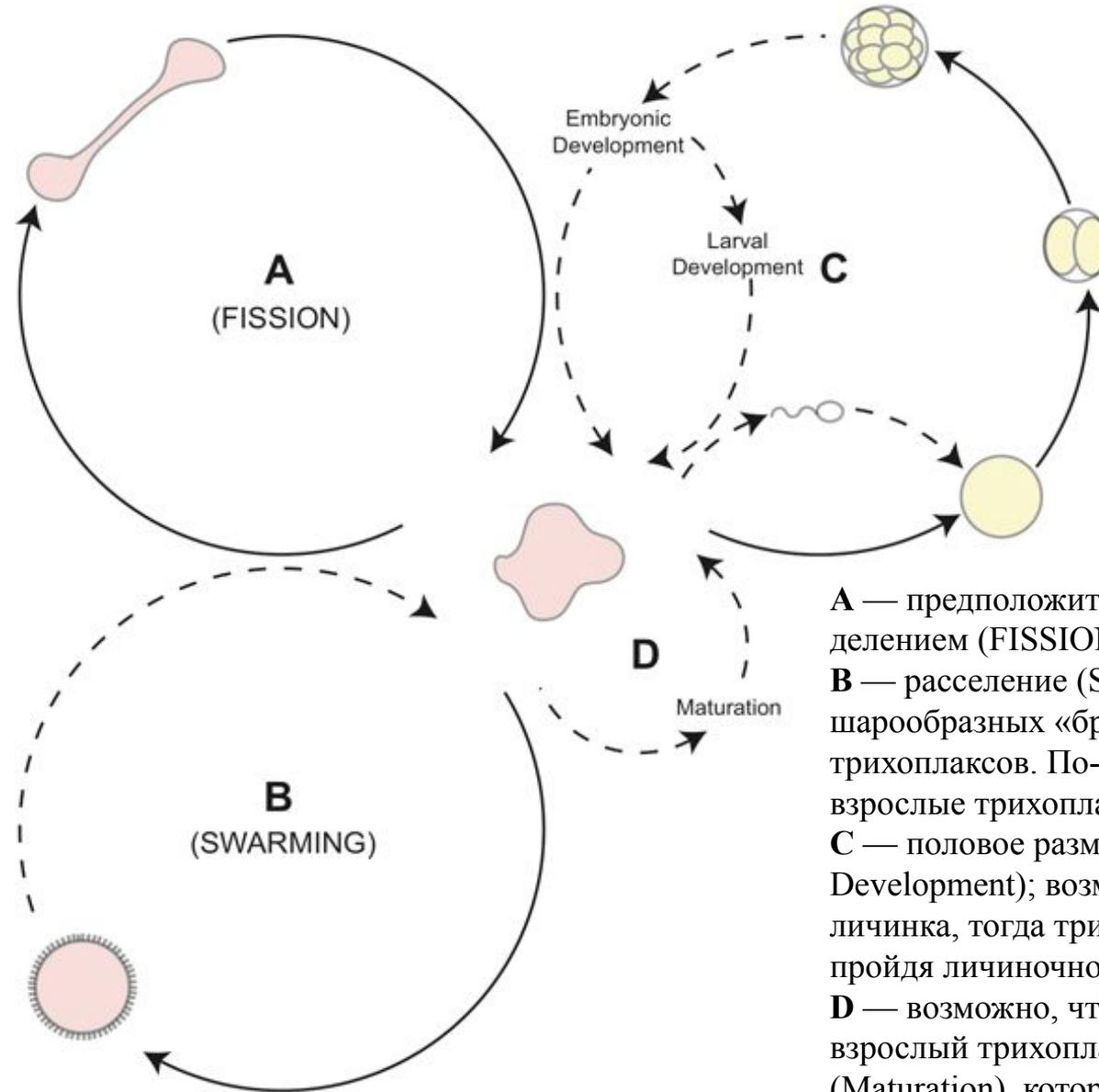


Иллюстрация из: Suppl. Materials к статье
M. Srivastava et al. The *Trichoplax* genome
and the nature of placozoans // *Nature*. 21
August 2008. V. 454. P. 955–960.

**Изложение содержания этой статьи на
русском языке см. на сайте:**
<http://elementy.ru/news/430820>

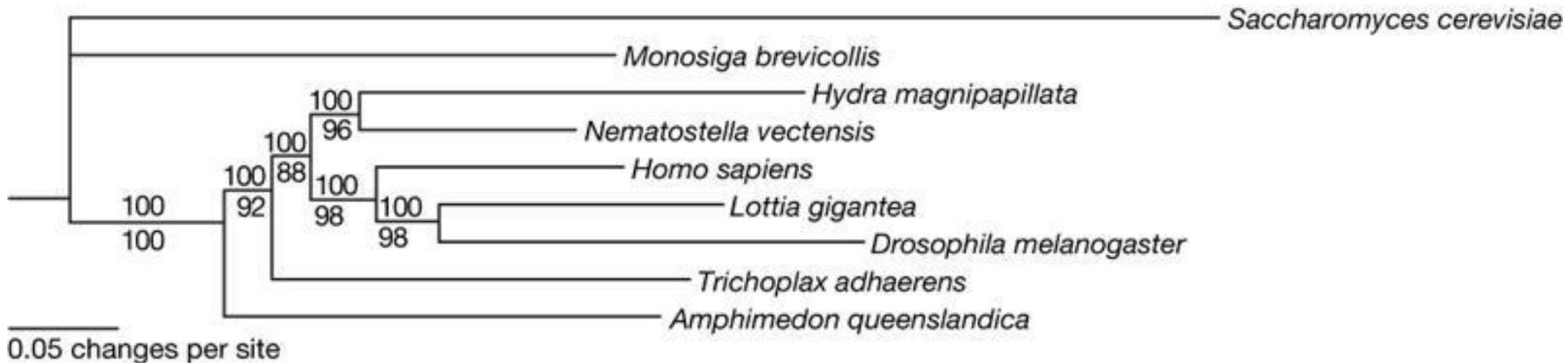
A — предположительно взрослая стадия, размножается делением (FISSION).

B — расселение (SWARMING) покрытых ресничками шарообразных «бродяжек», отпочковывающихся от взрослых трихоплаксов. По-видимому, из них вырастают новые взрослые трихоплаксы.

C — половое размножение и развитие зародыша (Embryonic Development); возможно, существует и отличная от взрослого личинка, тогда трихоплакс становится взрослым только пройдя личиночное развитие (Larval Development).

D — возможно, что для нормального полового размножения взрослый трихоплакс должен пройти стадию созревания (Maturation), которую трихоплаксы почему-то не проходят в лабораторных условиях; какие факторы среды обеспечивают это созревание, пока неизвестно.

Молекулярная реконструкция родства *Trichoplax*



Реконструированное по молекулярным данным филогенетическое древо показывает эволюционные связи нескольких видов многоклеточных с одним из видов протист и грибов. У всех модельных видов уже прочитаны полные геномы; древо построено на основании анализа 104 консервативных (медленно эволюционирующих) генов. Длина ветвей отражает степень различия геномов (длина масштабной линейки — 0,05 изменений на каждый нуклеотид).

Saccharomyces cerevisiae – пекарские дрожжи;

Monosiga brevicollis – хоанофлагеллята;

Hydra magnipapillata – гидра;

Nematostella vectensis – актиния;

Homo sapiens – человек разумный;

Lottia gigantea – брюхоногий моллюск;

Drosophila melanogaster – плодовая мушка дрозофила;

Trichoplax adhaerens – трихоплакс;

Amphimedon queenslandica – губка амфимедон.

Согласно этой реконструкции, **трихоплакс отделился от общего ствола всех многоклеточных животных позже губок, но раньше кишечнополостных**. Числа над каждой ветвью древа животных – значения апостериорной вероятности, числа под каждой ветвью – значения бутстреп-поддержки по методу наибольшего правдоподобия (likelihood bootstrap support).

Иллюстрация из статьи: M. Srivastava et al. The *Trichoplax* genome and the nature of placozoans // Nature. 21 August 2008. V. 454. P. 955–960, а **пересказ статьи на русском см. на сайте:** <http://elementy.ru/news/430820>

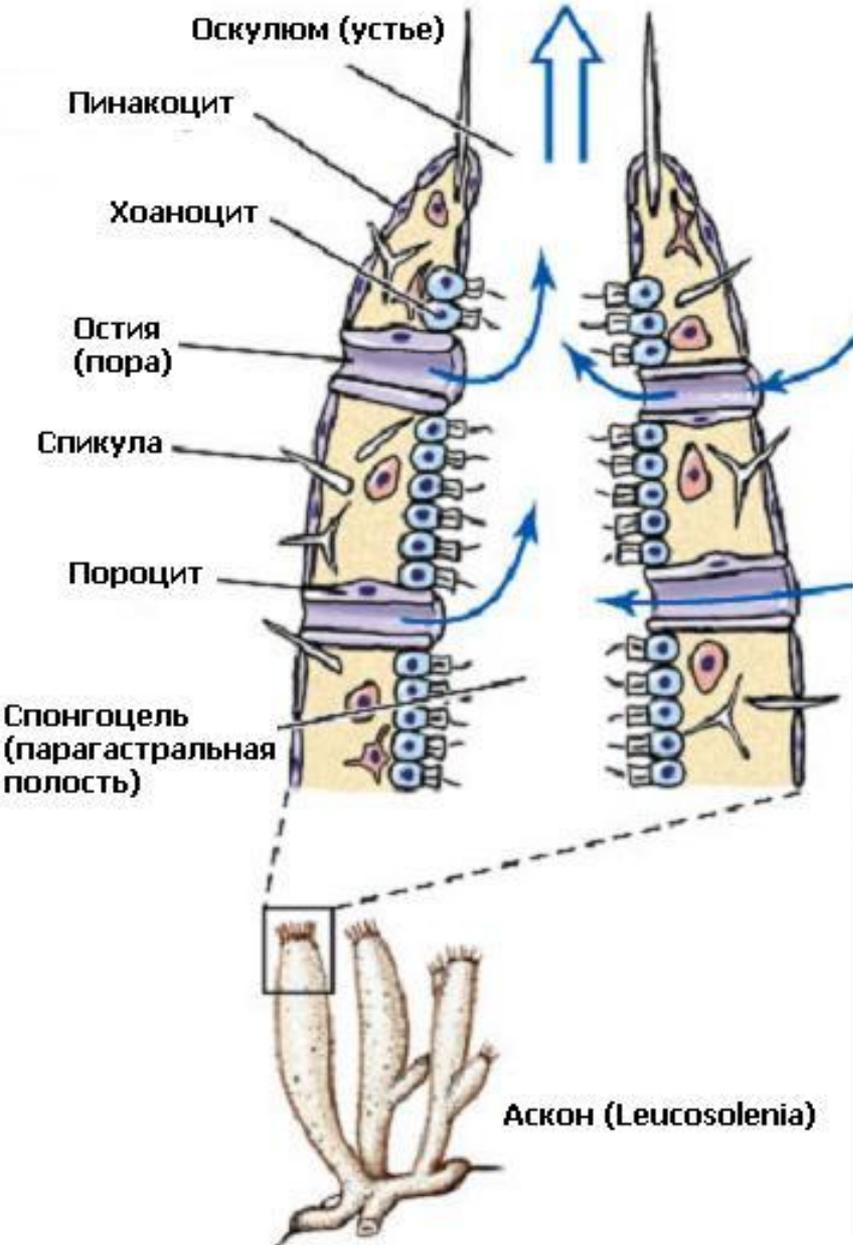
Тип Губки – Porifera syn. Spongia



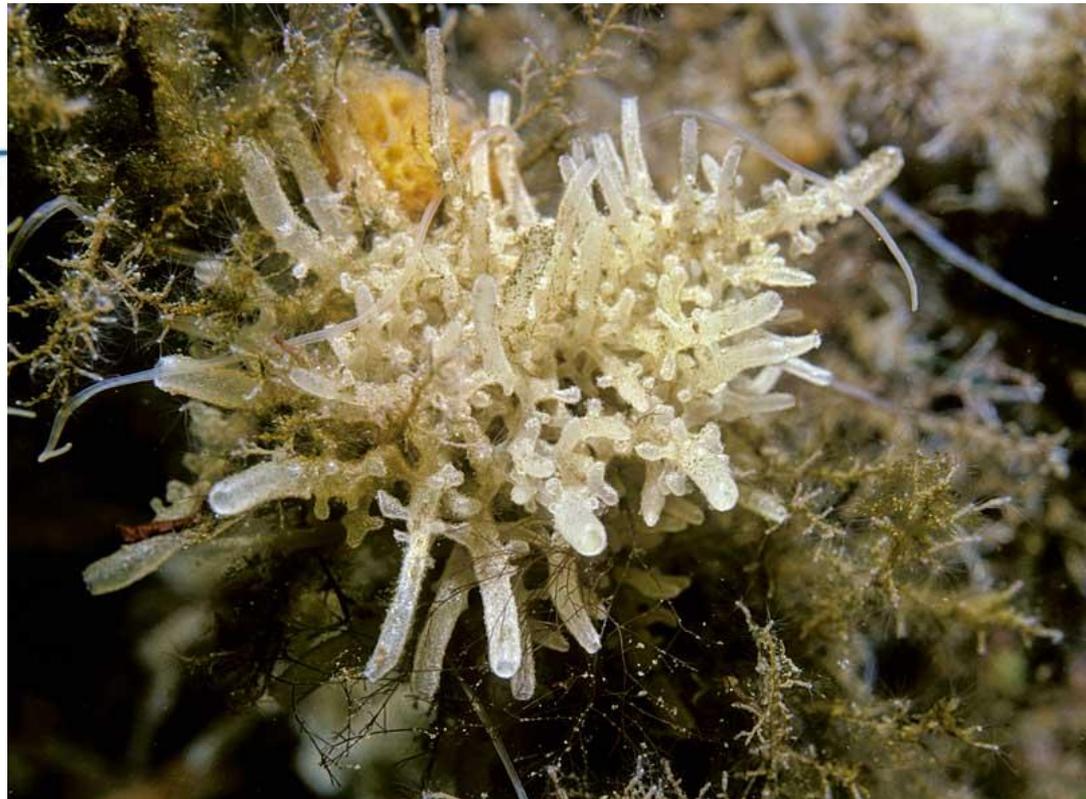
Общая характеристика

1. Porifera значит «пороносцы», их тело имеет форму кубка, бокала, мешка или корочки. Оно пронизано многочисленными отверстиями – порами
2. Губки ведут сидячий образ жизни и зависят от потоков воды, приносящих пищу и кислород, а удаляющих продукты обмена.
3. Их тело состоит из массы клеток, погруженных в желеобразное вещество и придающих ему жесткость спикул из карбоната кальция или кремнезема, а также волокон коллагена.
4. У них нет настоящих органов и тканей: клетки отчасти автономны.
5. Будучи сидячими, губки не имеют нервной системы и органов чувств, но обладают простейшими сократимыми элементами.
6. Они отклонились от основного направления эволюции животных, поэтому их часто называют Parazoa (дословно: «почти животные»).
7. Большинство из 9000 видов морские, но около 200 – пресноводные.
8. Внешнее строение может меняться в зависимости от формы поверхности субстрата, подвижности воды и т.п. факторов..
9. Губки древние организмы. Ископаемые остатки известны с кембрия и ранее.

Три типа организации губок. Аскон



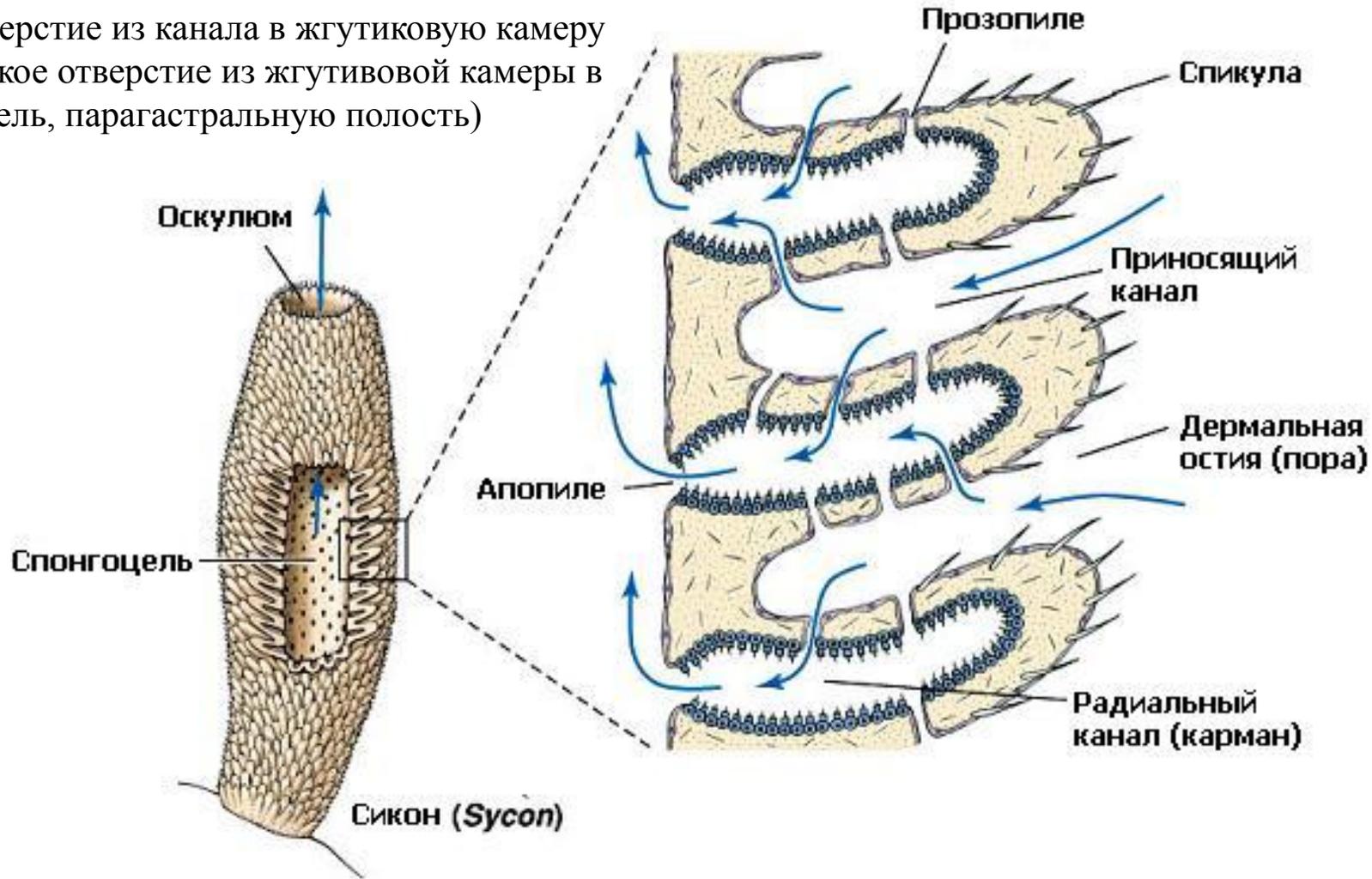
1. Размеры тела редко более 10 см
2. Почти радиально-симметричные, простые, похожие на вазу трубчатые особи
3. Тонкая стенка тела и один оскулюм
4. Поры образованы одиночными пороцитами
5. Энтодерма – простой, нескладчатый слой хоаноцитов, выстилающих единый атриум (парагастральную полость)



Leucosolenia variabilis Haeckel, 1870

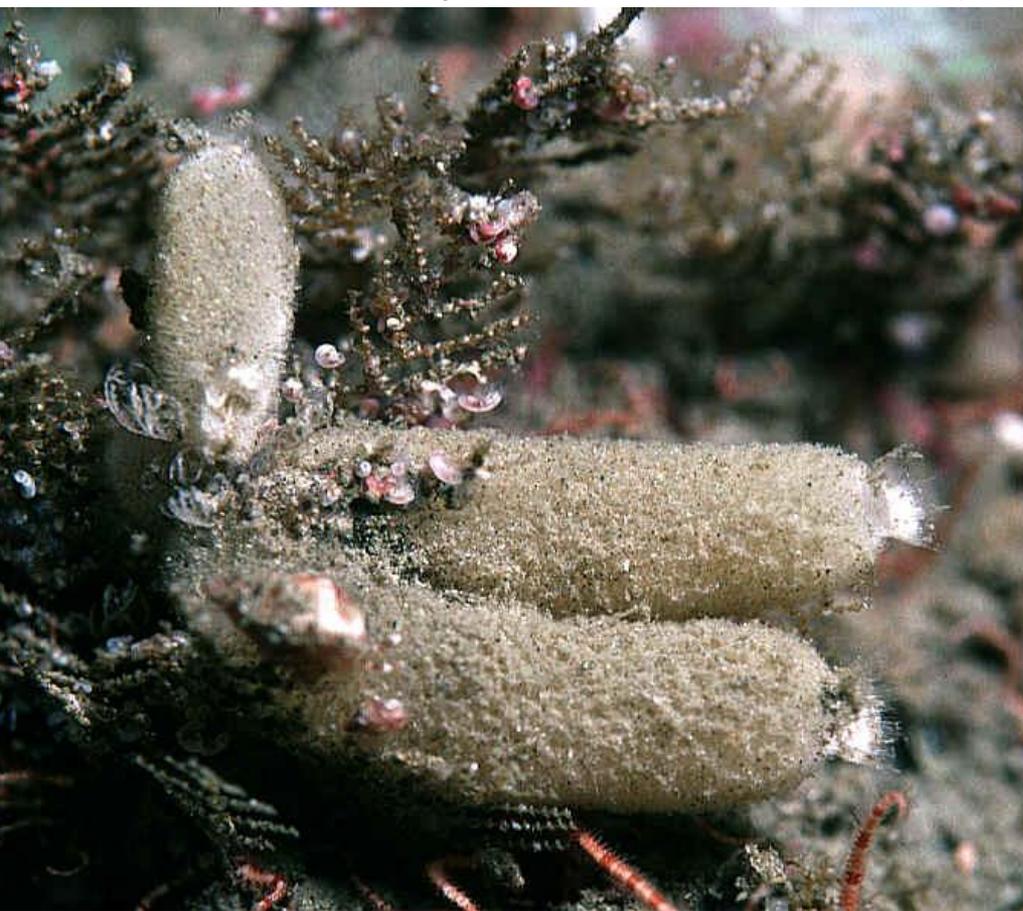
Три типа организации тела губок. Сикон

прозопиле = отверстие из канала в жгутиковую камеру
апопиле = широкое отверстие из жгутиковой камеры в атриум (спонгоцель, парагастральную полость)



1. Асимметричны, редко радиально симметричны
2. Оскулюм один
3. Хоанодерма складчатая
4. Хоаноциты заключены в жгутиковые впячивания парагастральной полости (карманы)
5. Наиболее сложные сиконоидные губки обладают утолщенной стенкой тела

Sycon ciliatum (Fabricius, 1780)



© W. Bay-Nouailhat

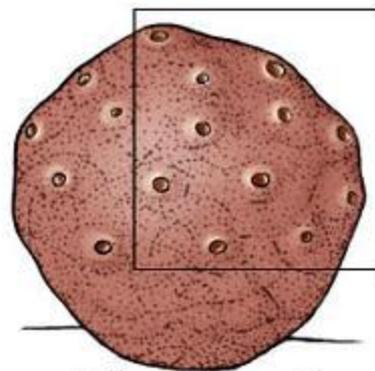
Sycon ciliatum – единственный представитель известковых губок в Чёрном море. Он имеет бокаловидную форму тела и встречается чаще всего на глубине 60 - 120 м.

Три типа организации губок. Лейкон

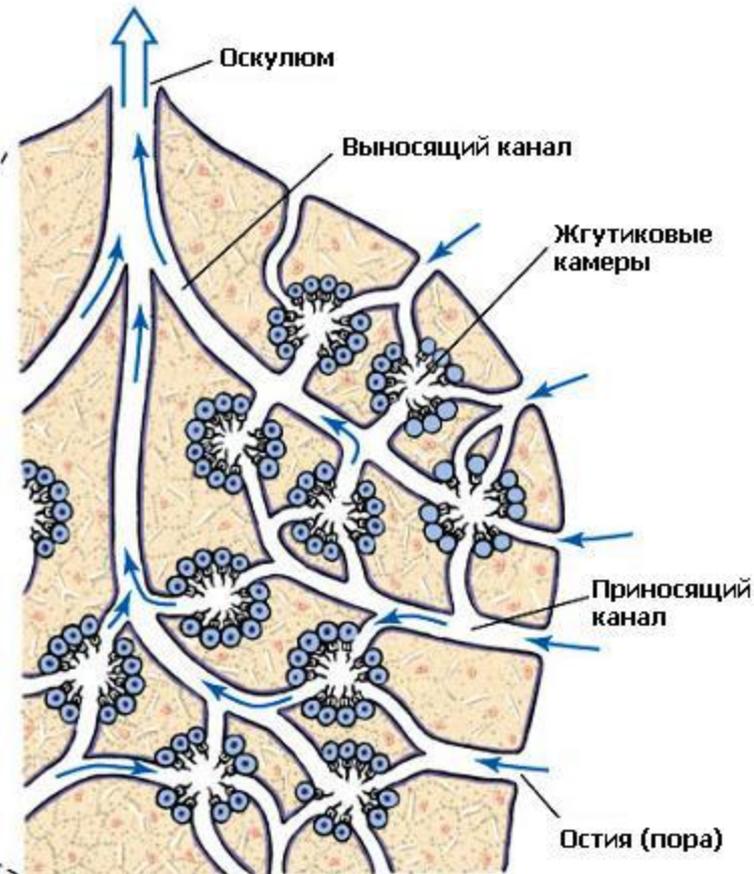
1. Толстая стенка тела, складчатая хоанодерма.
2. Увеличивается количество жгутиковых камер, но уменьшаются их размеры.
3. Атриум редуцируется до выносящих каналов.
4. Оскулюмов как правило много.



Euspongia officinalis L.



Лейкон (*Euspongia*)



Типы эпителиев губок

- (A) гомосклероморфа *Oscarella carmela*,
 (B) известковая губка *Sycon coactum*,
 (C) демоспонгия *Ephydatia muelleri*.

Экзопинакодерма у *O. carmela* необычна благодаря наличию у всех клеток ресничек. Ее клетки также более кубические, чем у *S. coactum* и *E. muelleri*.

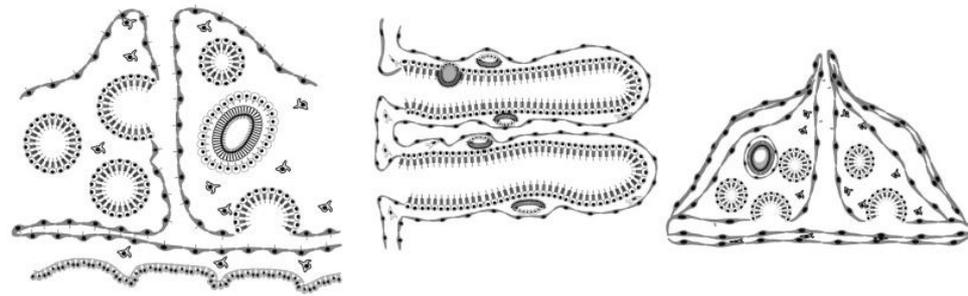
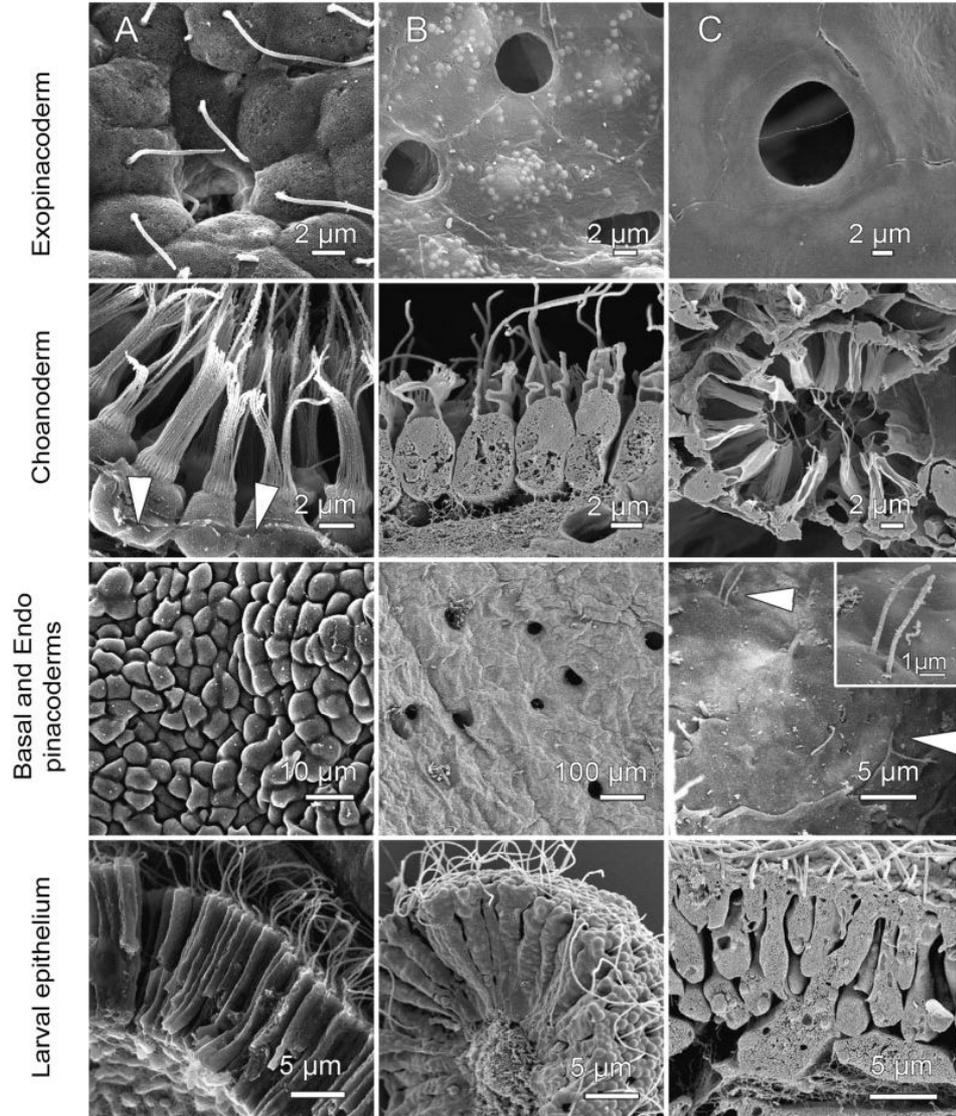
Хоаноциты пищедобывающего эпителия, хоанодерма, представлены у всех губок. У *Oscarella* в основании хоаноцитов можно заметить тонкую сетчатую базальную мембрану (стрелки).

Другие части взрослых губок демонстрируют различные эпителии. Базальная пинакодерма *Oscarella* лишена ресничек как и эндопинакоциты атриальной полости *Sycon*. Однако эндопинакоциты, выстилающие оскулюм *Ephydatia* и других пресноводных и морских губок несут реснички. Их функция в этих эпителиях остается неизвестной.

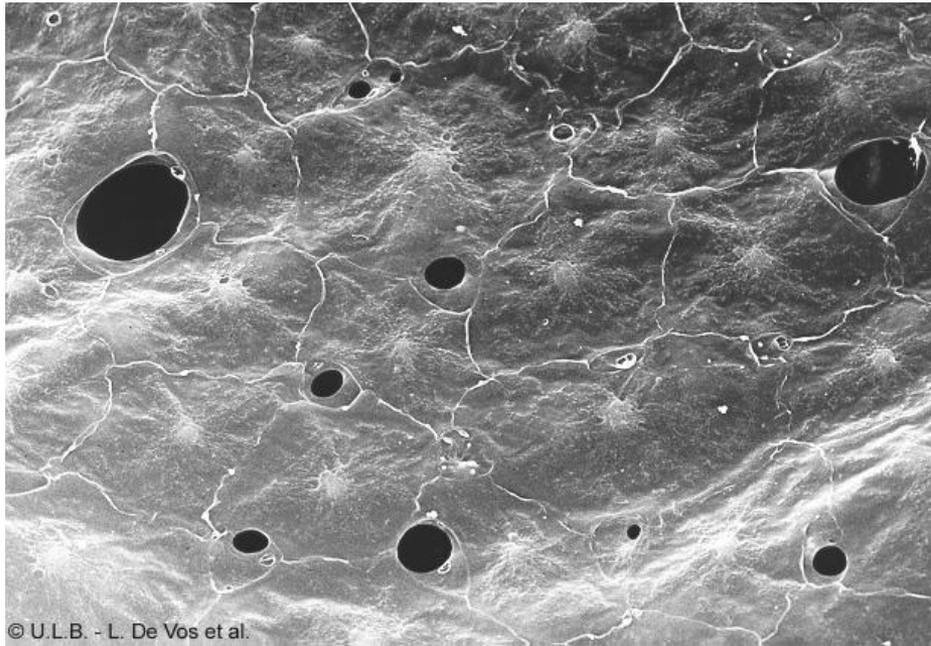
Личиночный эпителий губок состоит из цилиндрических жгутиковых клеток. Диаграммы иллюстрируют расположение эпителиев в каждой губке.

По: *Leys S.P. et al. Epithelia and integration in sponges // Integr. Comp. Biol. 2009 49:167-177; doi:10.1093/icb/icp038*

Integrative and
Comparative Biology

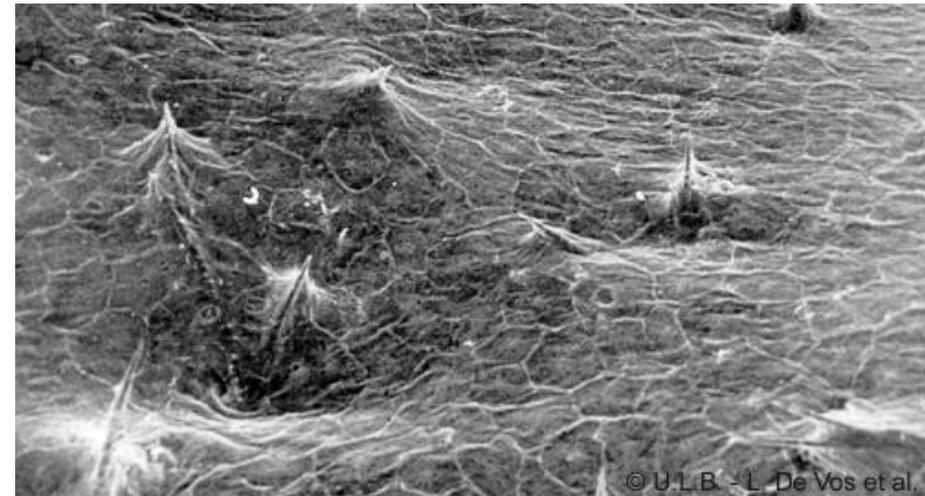


Типы клеток. Пинакоциты



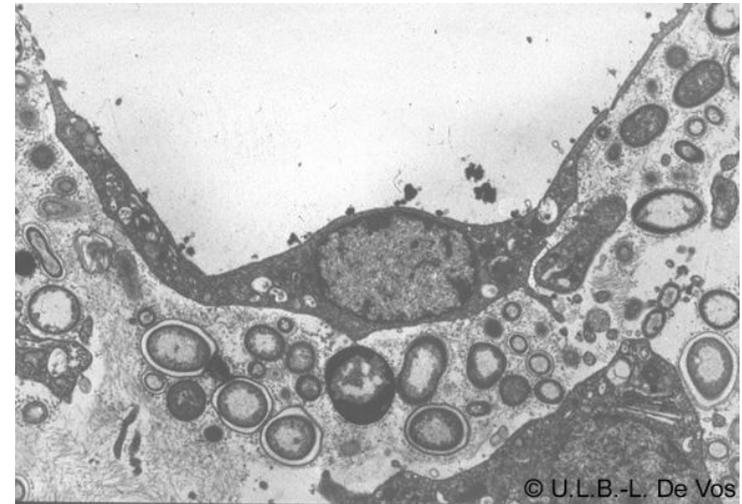
© U.L.B. - L. De Vos et al.

Пинакоциты и пороциты *Ephydatia fluviatilis*



© U.L.B. - L. De Vos et al.

Пинакодерма *Ephydatia fluviatilis*, пронизанная спикулами



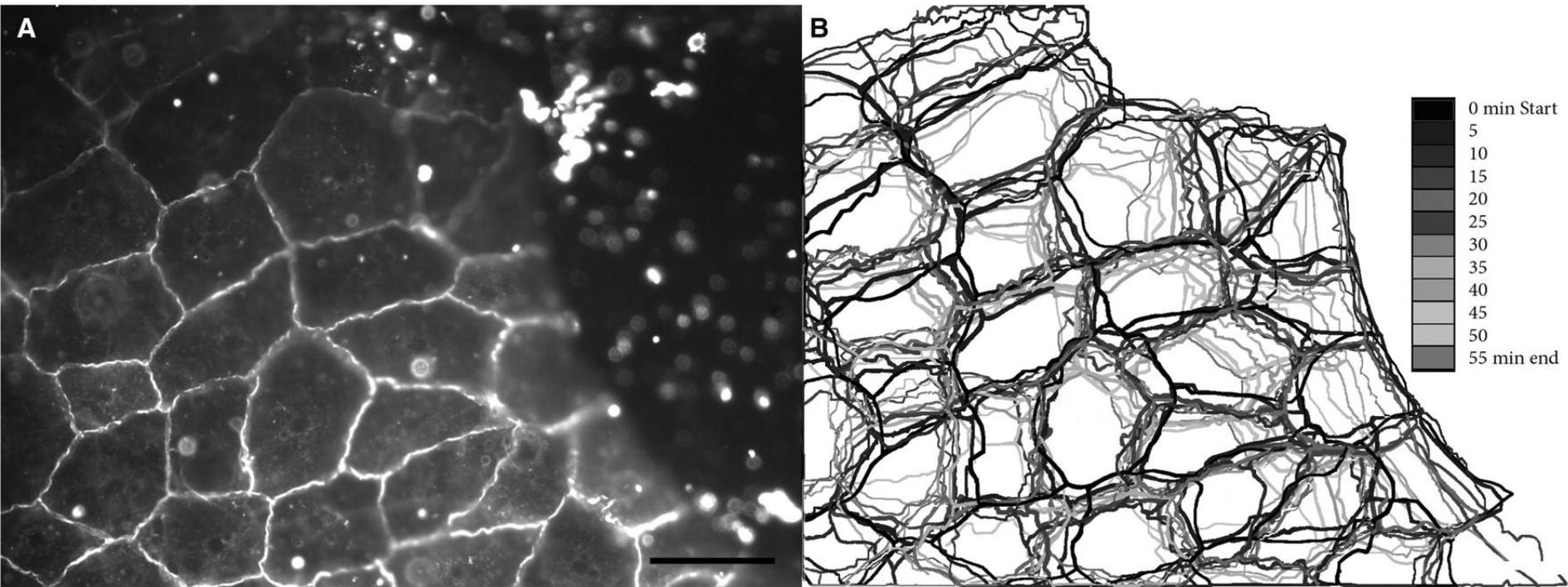
© U.L.B.-L. De Vos

(B) Эндопинакоцит *Hyrtios erectus*

1. Пинакоциты – плоские таблитчатой формы эпителиальные клетки, образуют пинакодерму
2. Эти клетки иногда способны к сократительной активности.
3. Некоторые становятся миоцитами, помогающими регулировать поток воды.



Движение экзопинакоцитов *E. muelleri*



Миграция клеток была отмечена во время использования флюоресцентной микроскопии

(А) Апикальные экзопинакоциты на периферии молодой губки были подкрашены липофильным красителем. Фото наружного слоя клеток были сделаны через каждые 5 мин, контуры клеток обведены.

(В) Линии были наложены и демонстрируют стабильность эпителия во времени, о чем свидетельствует частичное перекрыванием по окраинам клеток и в центре. Клетки связаны между собой в единый слой и перемещаются лишь при сокращении губки в целом.

По: *Leys S.P. et al. Epithelia and integration in sponges // Integr. Comp. Biol.*
2009 49:167-177; doi:10.1093/icb/icp038

Типы клеток. Пороциты

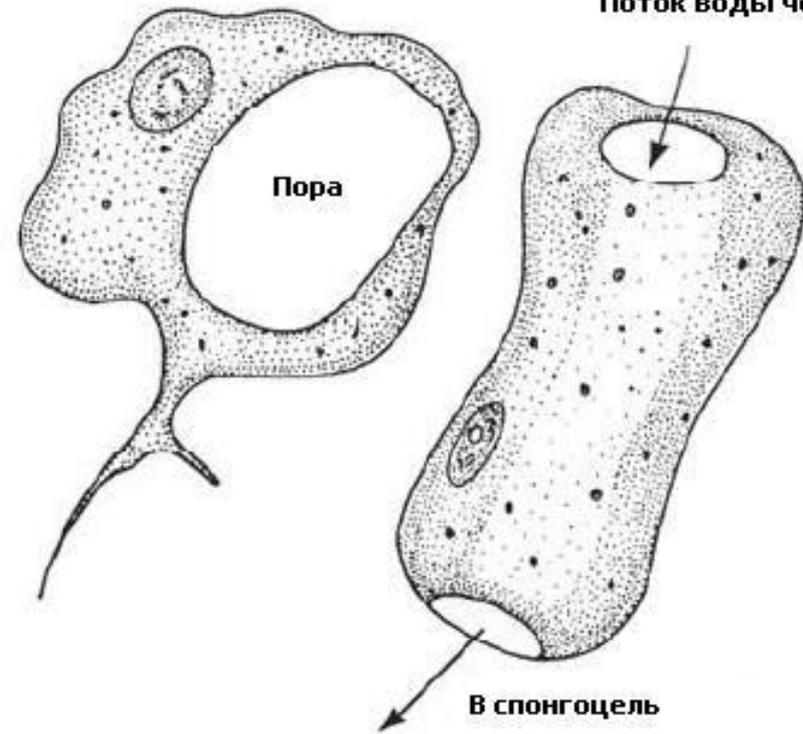
Поток воды через пору 1. Пороциты – более крупные клетки

покровного эпителия, имеют внутриклеточный канал, открывающийся наружу поровым отверстием.

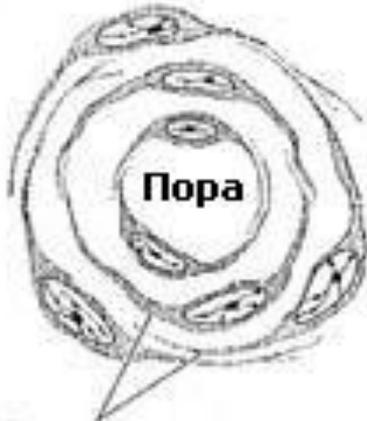
2. Они обеспечивают связь внутренних частей губки с наружной средой.

3. Поры бывают окружены особые веретеновидными клетки—миоцитами, способными к сокращению.

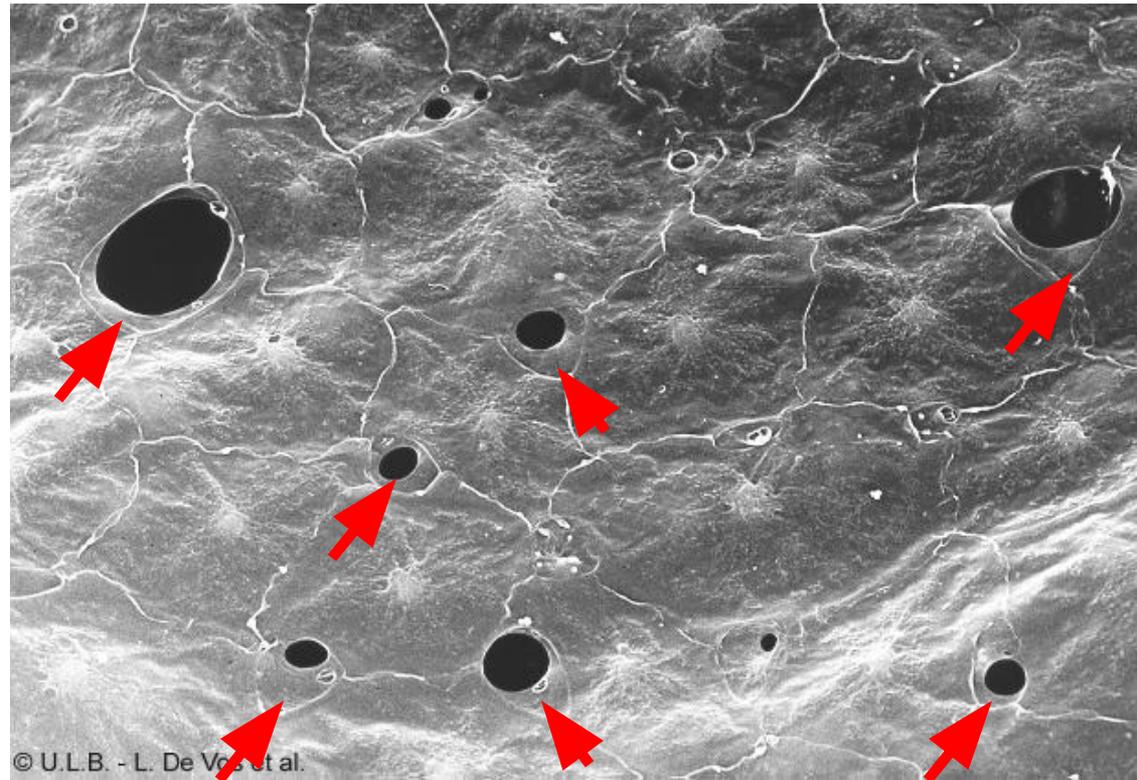
Пинакоциты и пороциты (показаны стрелками) *Ephydatia fluviatilis*



Пороциты: вид сверху и сбоку



Миоциты



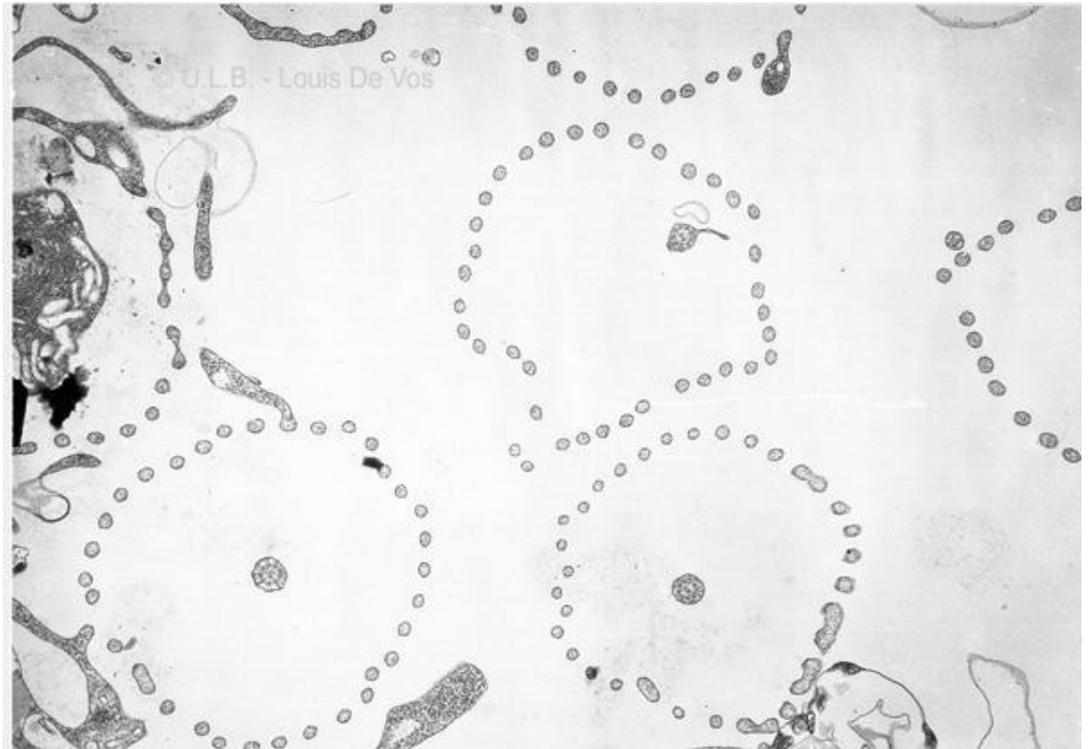
Типы клеток. Хоаноциты



Продольный срез хоаноцита *Spongia nitens*



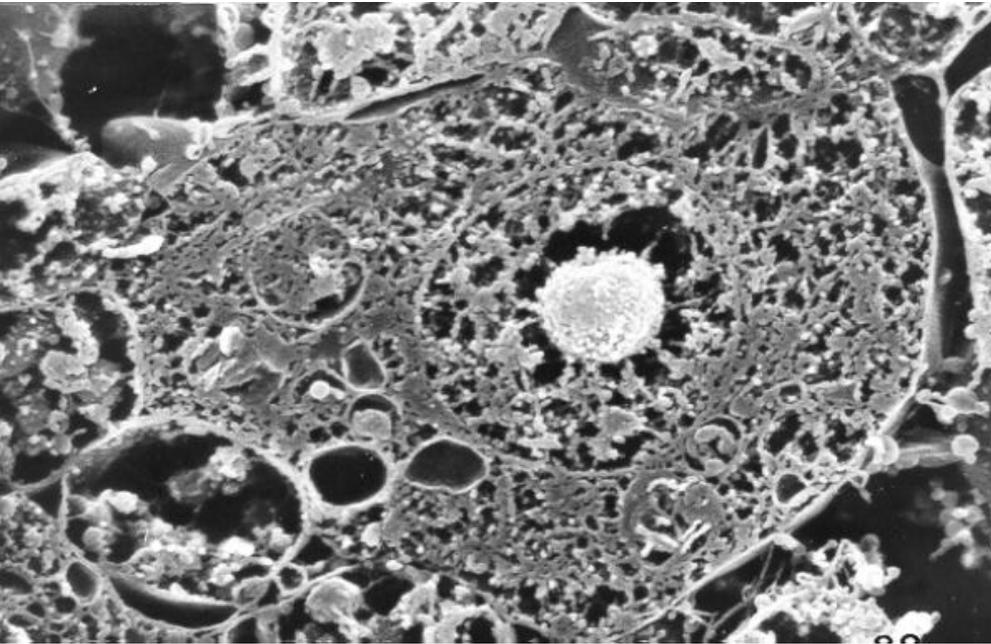
Гликокаликсные связи между микровилями у *Dysidea pallescens*.



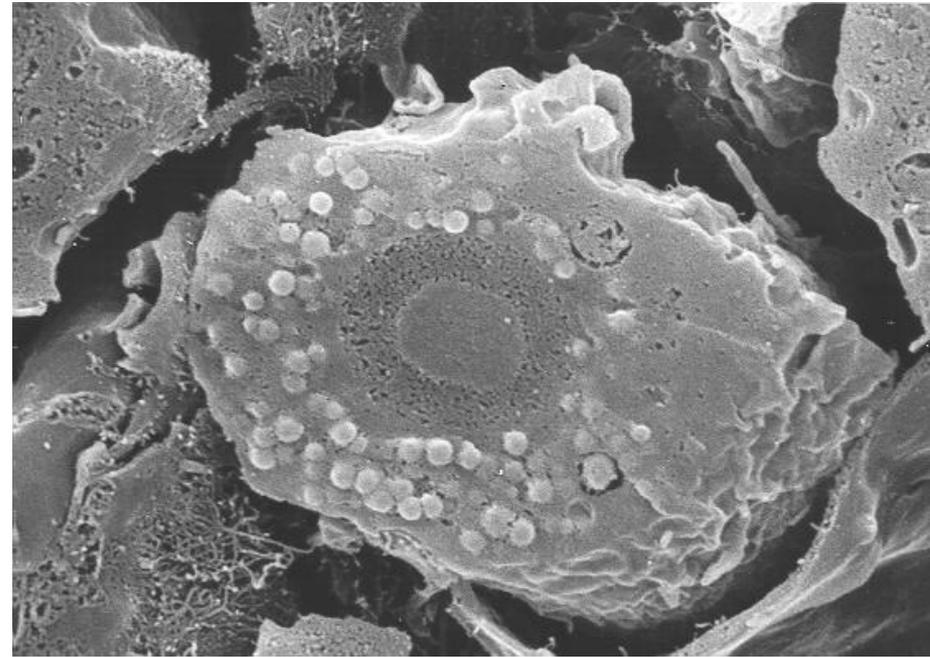
Поперечное сечение через воротнички хоаноцитов *Ephydatia fluviatilis*

- 1. Хоаноциты** – овальные клетки одним концом погруженные в мезохил.
- 2.** На противоположном конце клетки располагается жгутик, окруженный воротничком.
- 3.** Воротничок состоит из близко расположенных микровилей (нитевидных выростов цитоплазмы), образующих фильтровальный аппарат.

Типы клеток. Археоциты и амебоциты



Археоцит *Ephydatia fluviatilis*



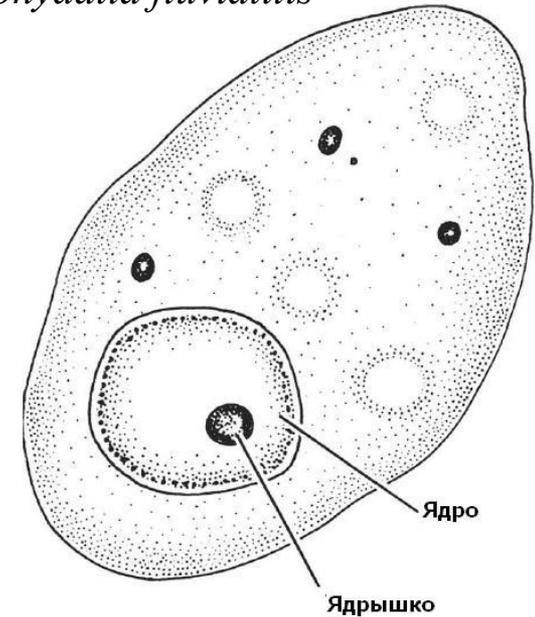
Трофоцит *Ephydatia fluviatilis*

1. Эти клетки амебоидно двигаются в мезохиле

2. Они могут выпускать псевдоподии и фагоцитировать

пищевые частицы в пинакодерме.

3. Археоциты способны дифференцироваться в любые другие типы клеток (тотипотентны).



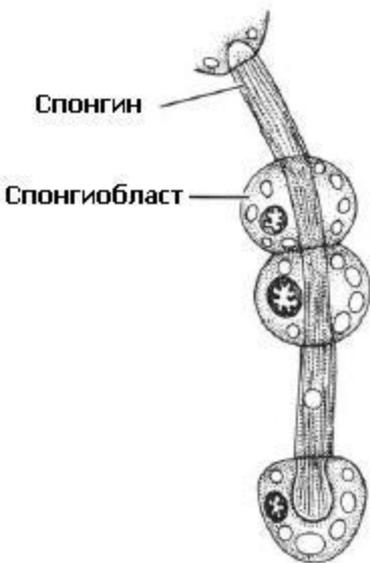
Типы клеток, образующих скелет

Из археоцитов могут образовываться 4 типа клеток, формирующих скелет:

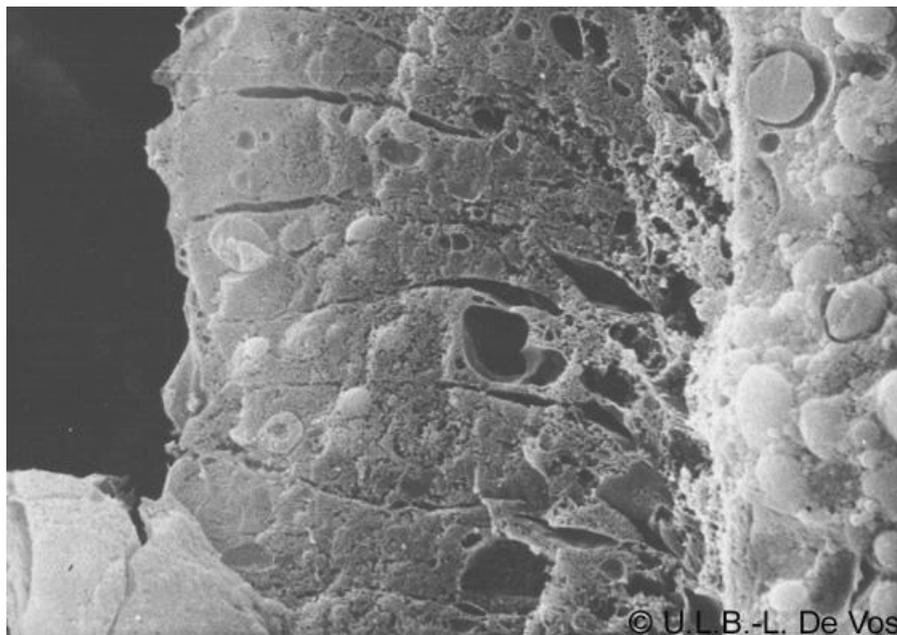
1. **Склеробласты** – образуют минеральные спикулы;
2. **Спонгиобласты** – волокна спонгина;
3. **Колленциты и лофоциты** выделяют волокнистый коллаген;



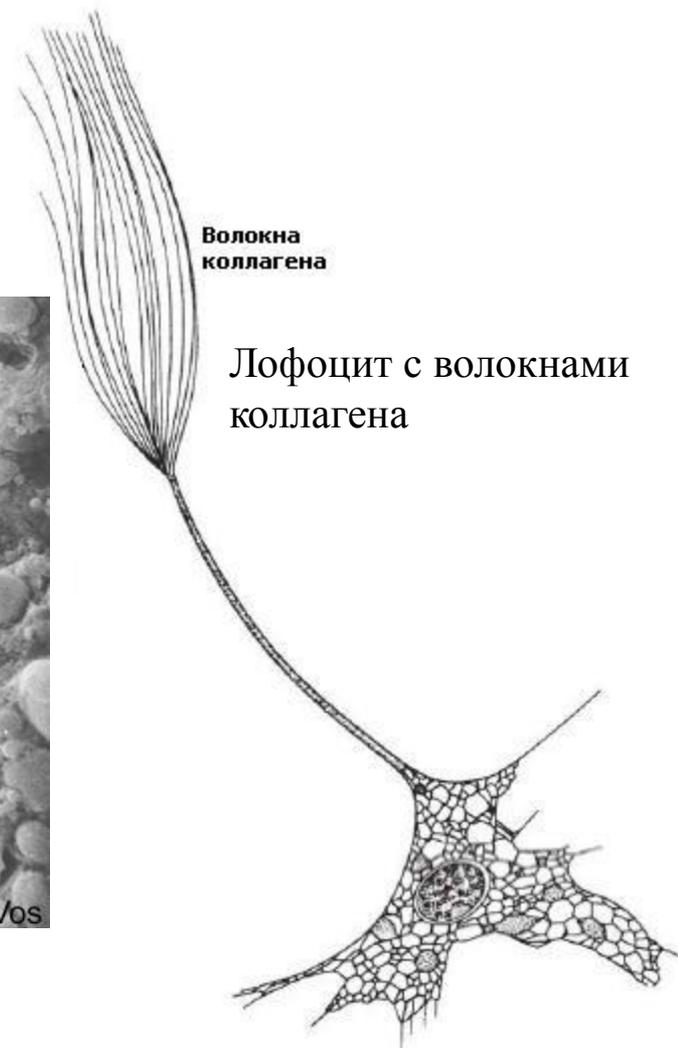
Склеробласт со спикулой внутри



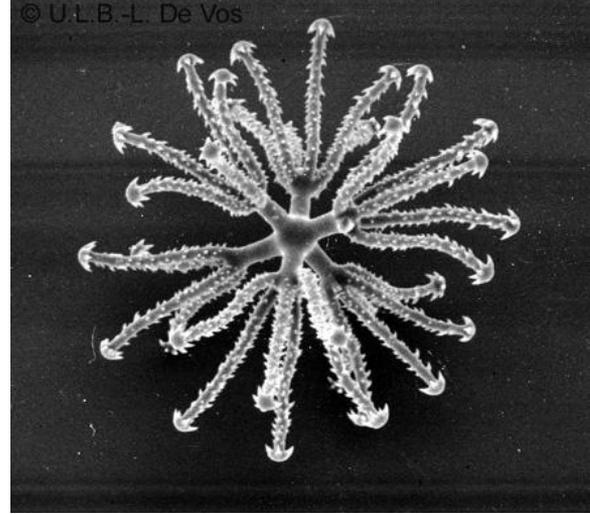
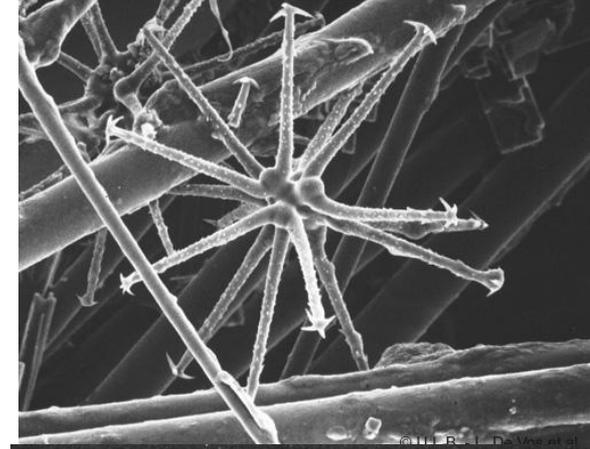
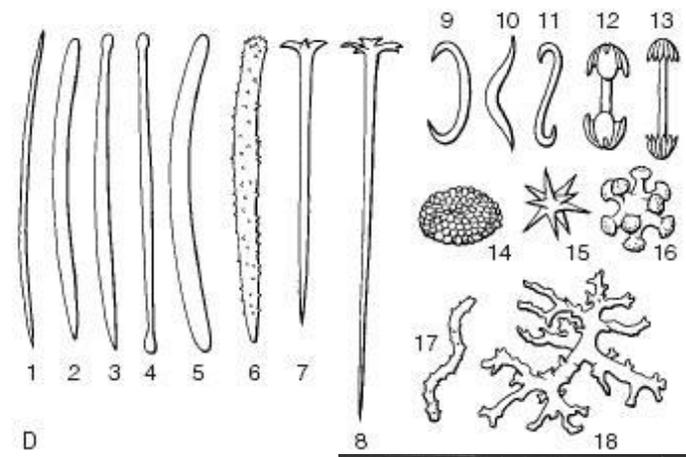
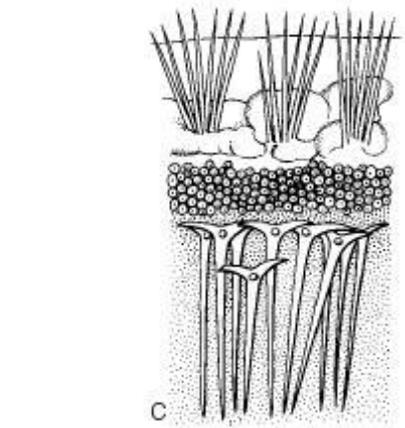
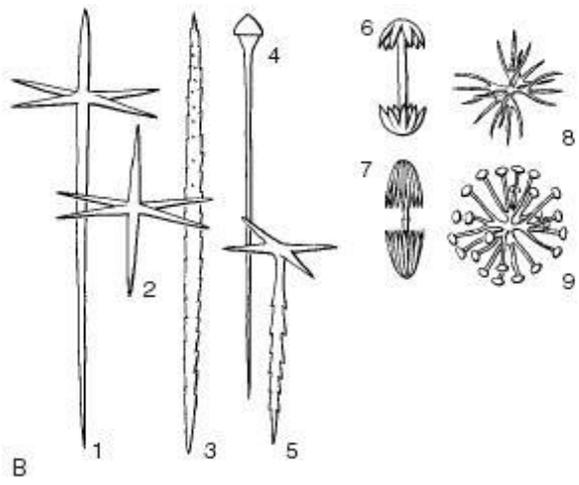
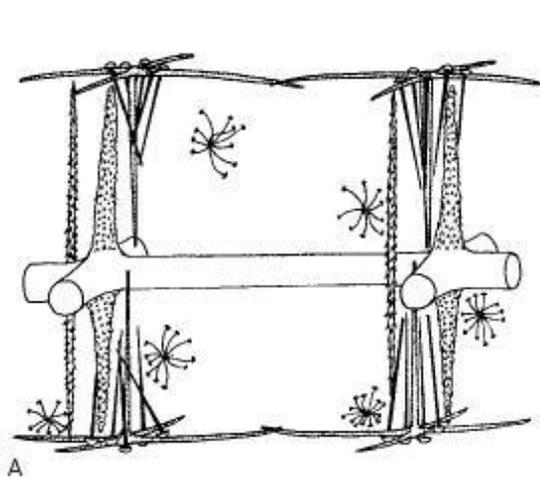
Формирование
волокна спонгина
несколькими
спонгиобластами



«Стопка» спонгиобластов *Haliclona cinerea*



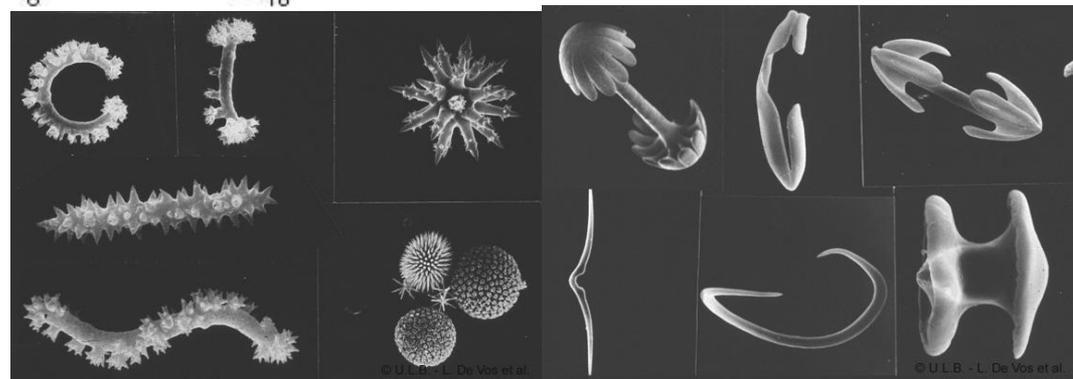
Минеральный скелет стеклянных и кремнеугольных губок



Шестиосная и многоосная кремнеземные спикулы *Euplectella* sp.

Скелет из спикул и отдельные спикулы:
 А – скелет стенки тела *Farrea sollasii* (Hexactinellidae);
 В – мегасклеры (1–5) и микросклеры (6–9) Hexactinellidae;
 С – скелет стенки тела *Geodia* (Demospongia);
 D – мегасклеры (1–8) и микросклеры (9–18) Demospongia.

Кремнеземные микросклеры Demospongia



Минеральный скелет стеклянных губок

(a) Фотография типичной особи стеклянной губки корзинка Венеры *Euplectella aspergillum*, показывающая похожий на решетку скелет из спаянных кремнеземных спикул и организация базальных спикул (b-d).

(b) SEM микрофотография гладкой проксимальной части базальной спикулы, (c) зазубренная дистальная часть, (d) якорная часть на конце спикулы.

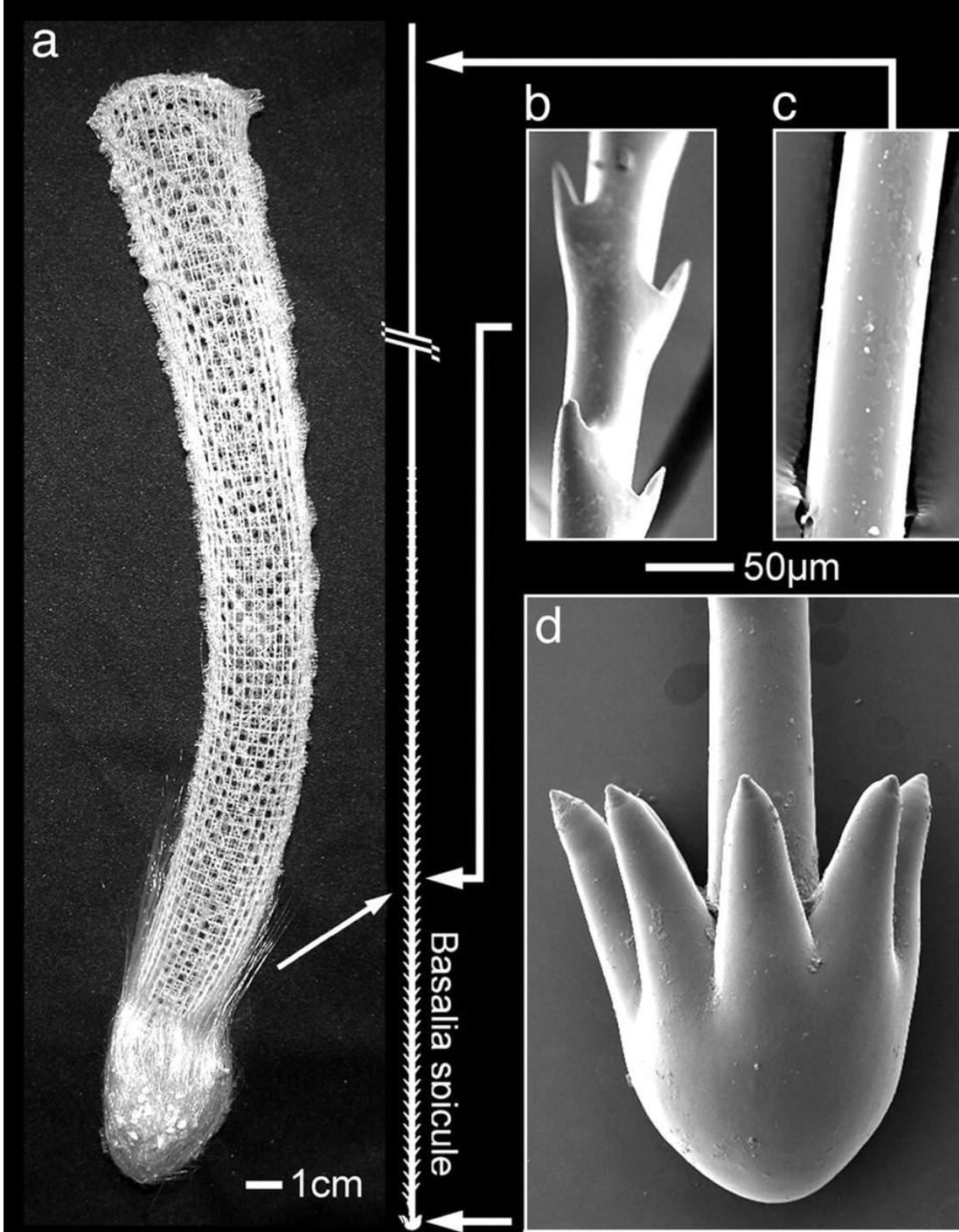
В центре показана схема строения отдельной спикулы из основания губки.



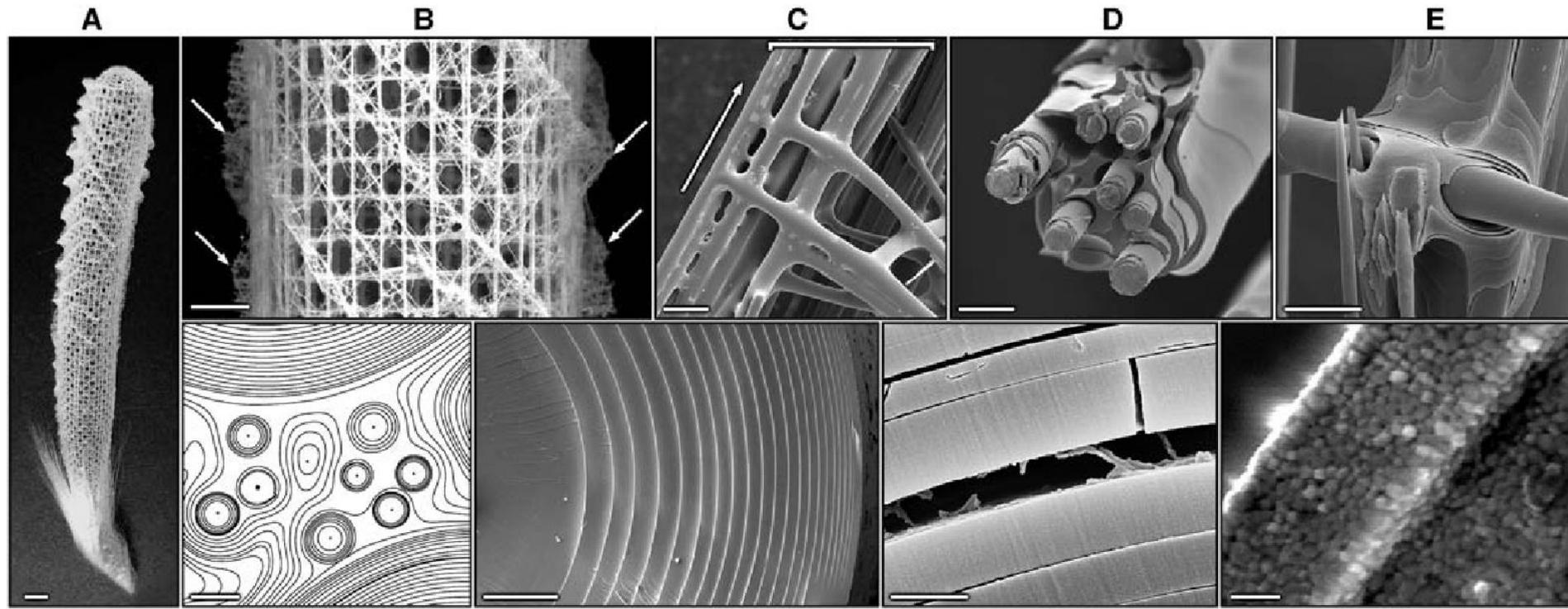
Joanna Aizenberg

Professor of Harvard School of Engineering and Applied Sciences

По: Aizenberg J. et al. Biological glass fibers: Correlation between optical and structural properties // PNAS 2004; 101: 3358-3363

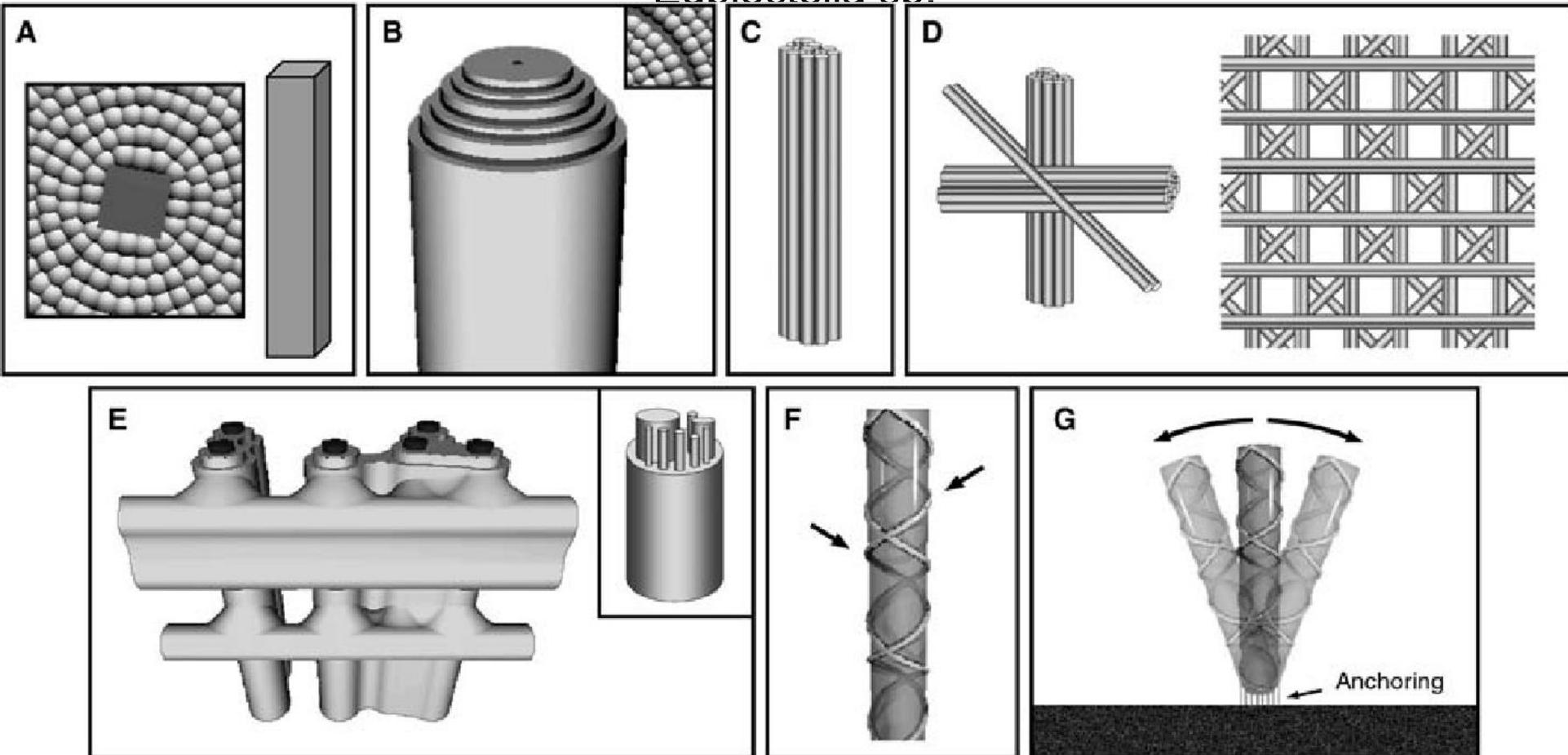


Структурный анализ минерального скелета *Euplectella* sp.



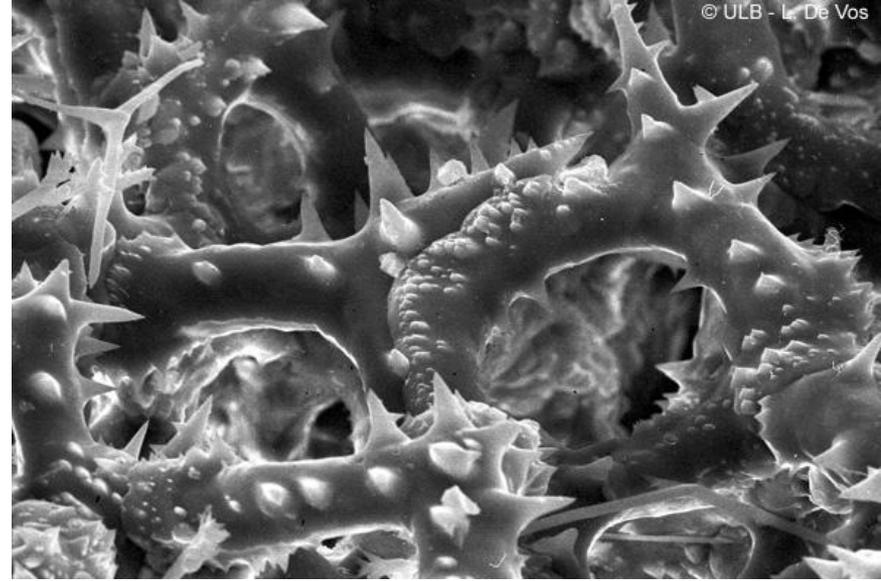
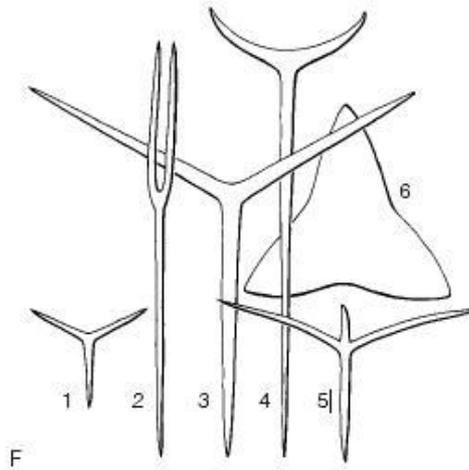
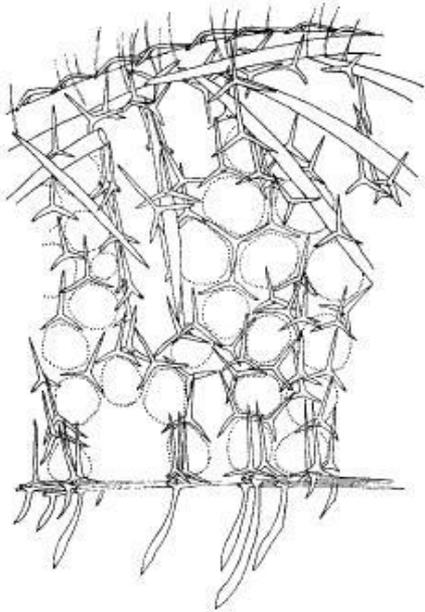
(A) Фото внутреннего скелета в виде цилиндрической стеклянной корзинки. Масштаб 1 см. **(B)** Участок корзинки с квадратно-решетчатой структурой вертикальных и горизонтальных балок с диагональными усиливающими элементами, расположенными в шахматном порядке. Прямоугольные гребни на поверхности цилиндра показаны стрелками. Масштаб 5 мм. **(C)** SEM фото: каждая балка связана поперечными скобами и усложнена многочисленными спикулами (стрелка показывает длинные оси скелетной решетки); масштаб 100 μm . **(D)** SEM фото разломанной и частично протравленной одиночной балки, ее керамическая волокнистая структура; масштаб 20 μm . **(E)** SEM протравленной области соединения: спикулы решетки сцементированы пластинчатыми кремнеземными слоями; масштаб 25 μm . **(F)** Контрастная SEM фото поперечного сечения через одну спикулярную балку: она состоит из многих разноразмерных спикул, окруженных слоистым кремневым матриксом; масштаб 10 μm . **(G)** SEM фото поперечного сечения типичной спикулы с характерным слоистым строением; масштаб 5 μm . **(H)** SEM фото разломанной спикулы с органической прослойкой между силикатными слоями; масштаб 1 μm . **(I)** Обесвеченная биосиликатная поверхность из связанных наночастиц; масштаб 500 нм.

Euplectella sp.



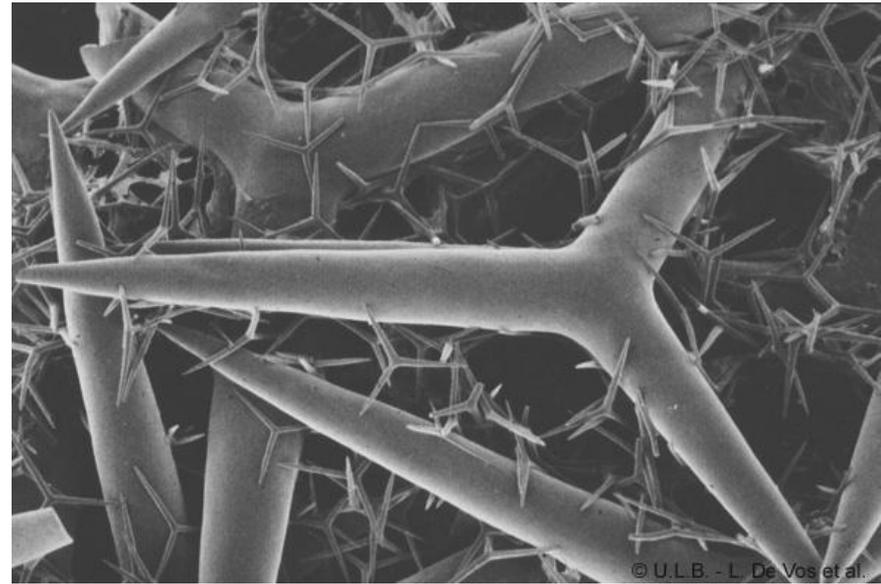
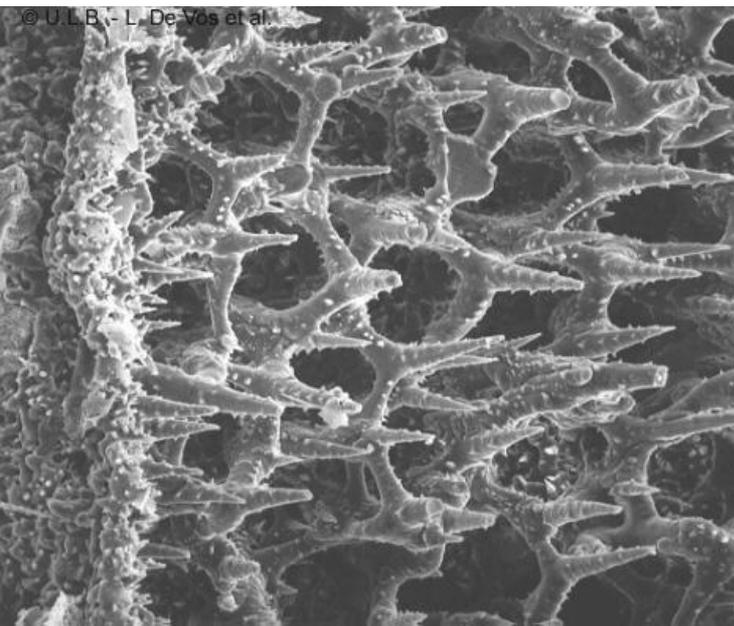
(A) Объединенные кремневые наночастицы, отложенные вокруг ранее образованного органического осевого волокна (показано справа). **(B)** Слоистая структура спикулы, образованная чередованием органических и силикатных слоев. Вклейка – область органической склеивающей прослойки. **(C)** Спикулы, объединенные в балки. **(D)** (Справа) Вертикально и горизонтально расположенные балки спикул образуют квадратно-решетчатую корзинку, каждая вторая клетка усилена диагональными элементами. (Слева) Структура узла. **(E)** Цементация узлов и спикул в скелетной решетке слоями кремнеземного матрикса. (Вставка) Волокнистое усиление балок **(F)** Поверхностные гребни защищают от округления скелетную трубку. **(G)** Гибкое заякоривание прочной корзинки в мягких грунтах морского дна.

Минеральный скелет известковых губок



Известковый скелет *Minchinella lamellosa*

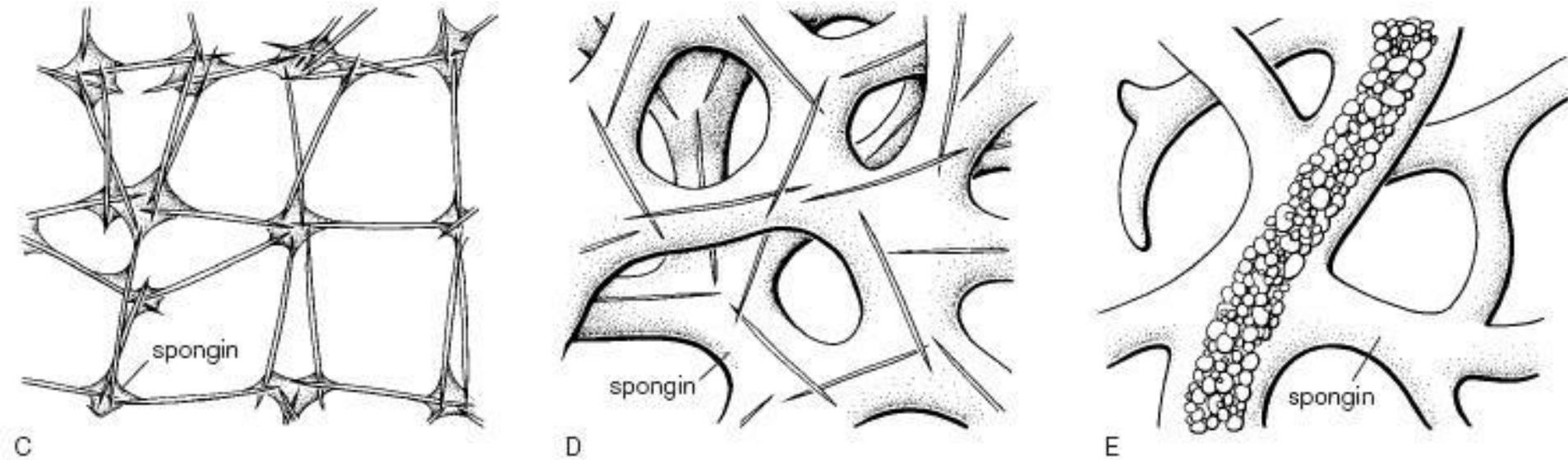
Е – скелет стенки тела лейконоидной губки *Afroceras ensata* (Calcarea); F – спикулы известковых губок.



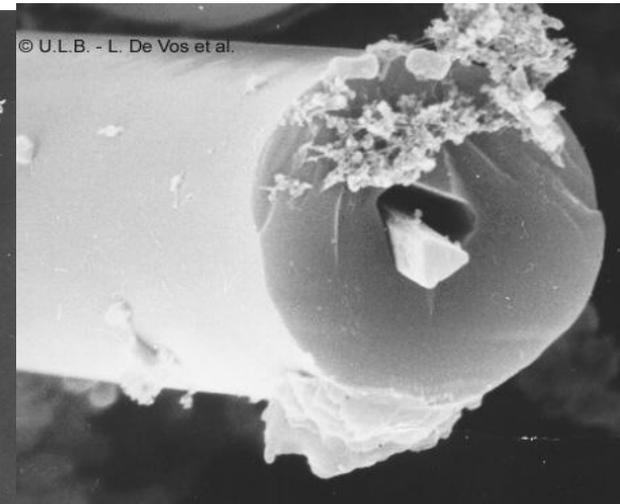
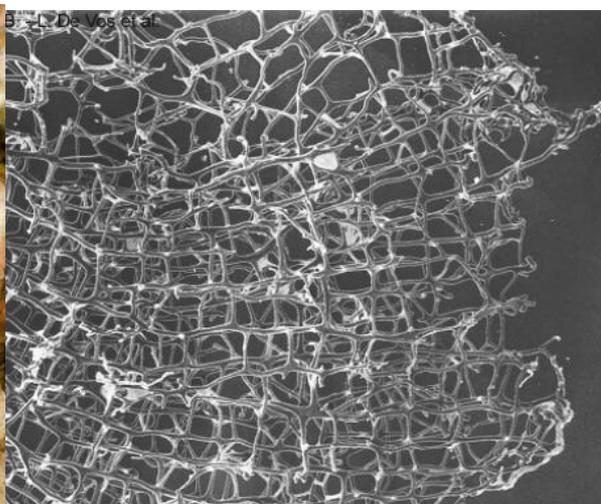
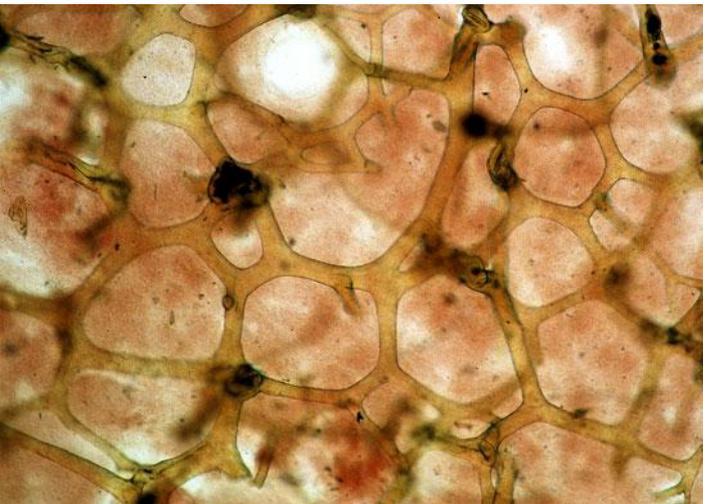
Трехосные известковые спикулы *Leucetta imberbis*

Четырехосные спикулы
Plectoninia neocaledonense

Органический спонгиновый скелет и скелеты с участием спонгина

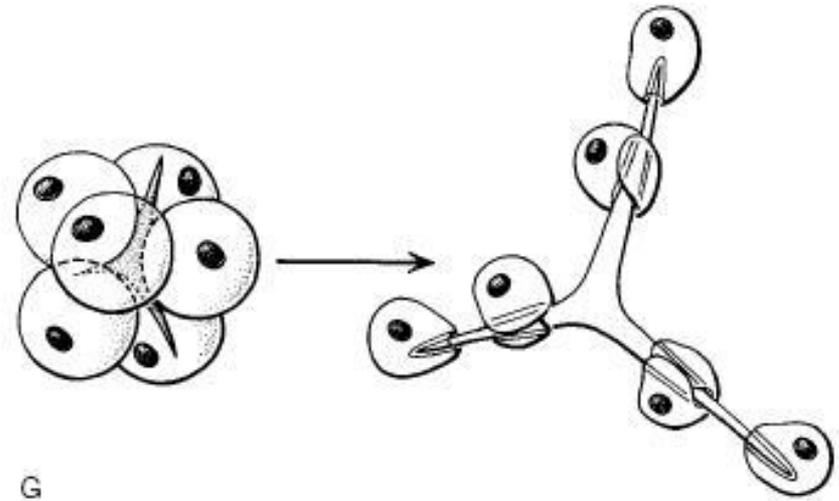
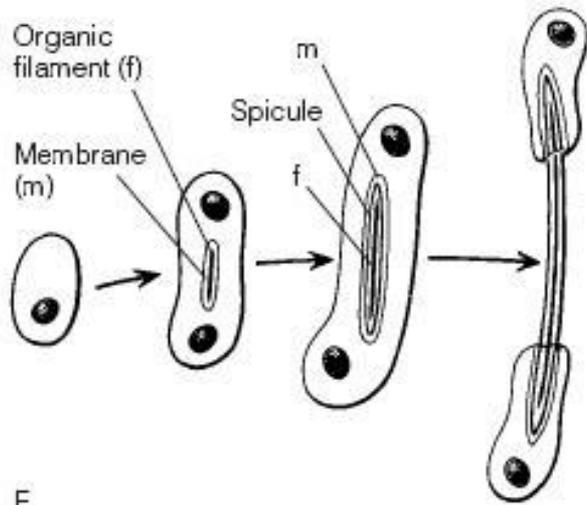


С – кремнеземные спикулы, кончики которых спаяны спонгином, образуют скелетную решетку у *Haliclona rosea*;
D – спонгиновые волокна, усиленные находящимися внутри них кремнеземными спикулами, образуют сеть у *Endictyon*;
E – спонгиновая сеть у *Hippospongia communis*, укрепленная включениями песчинок в спонгиновые волокна

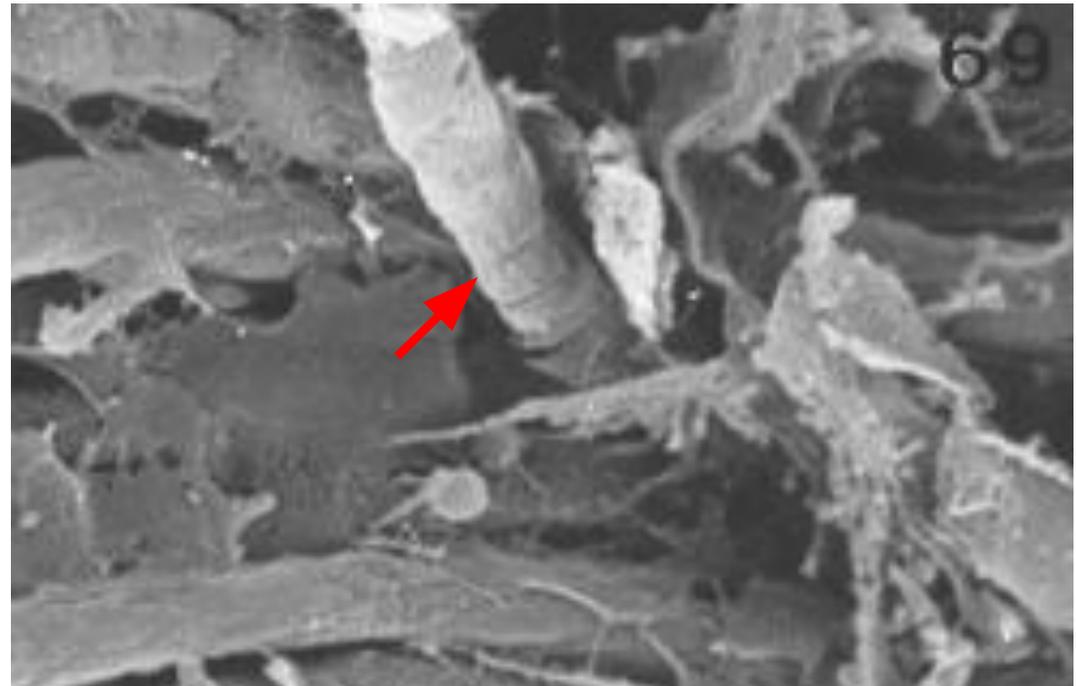
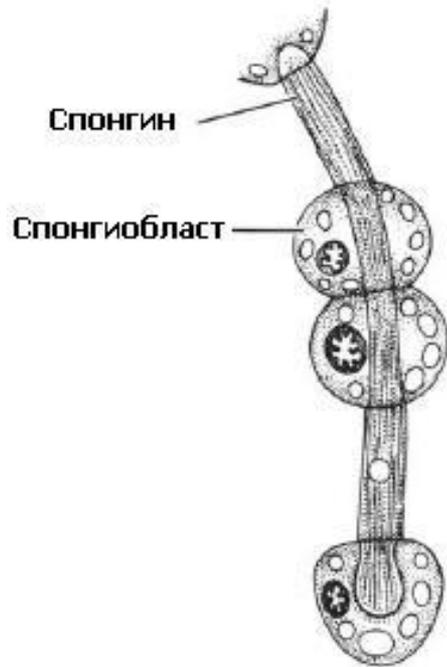


Оптические (слева) и электронномикроскопические фотографии сети спонгиновых волокон и сечение отдельного волокна спонгина (справа).

Способы формирования элементов минерального и органического скелета губок

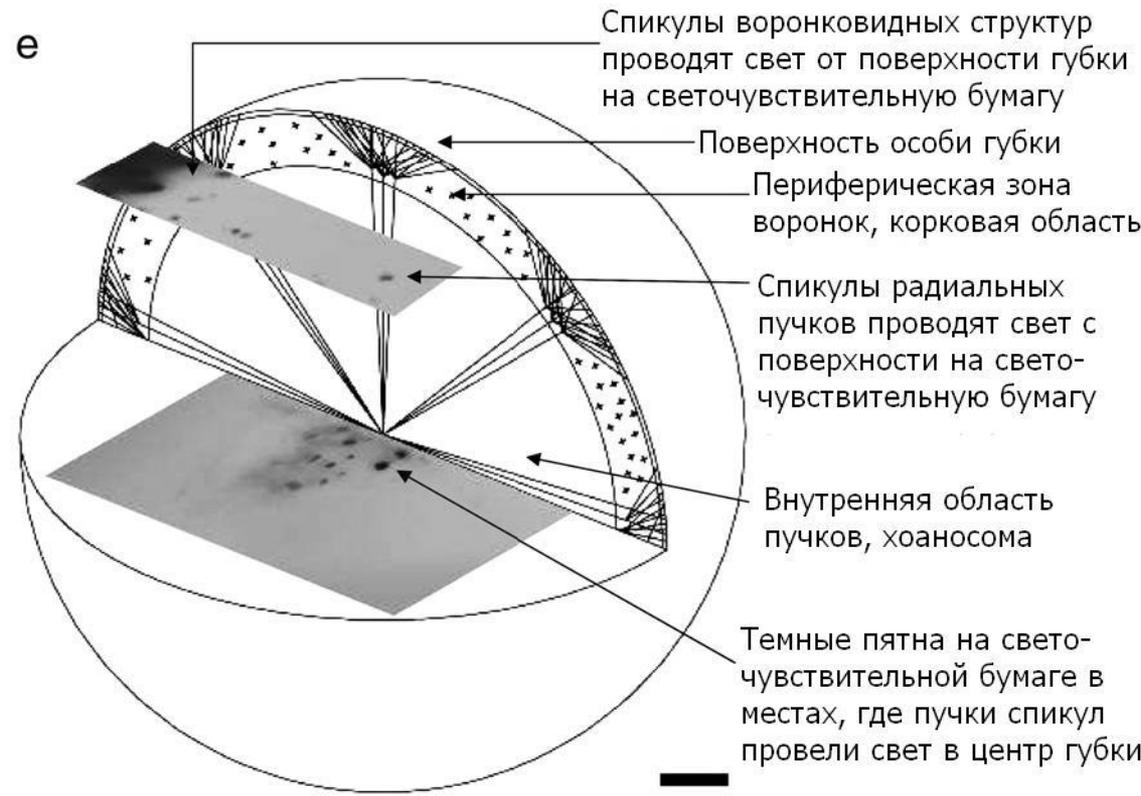
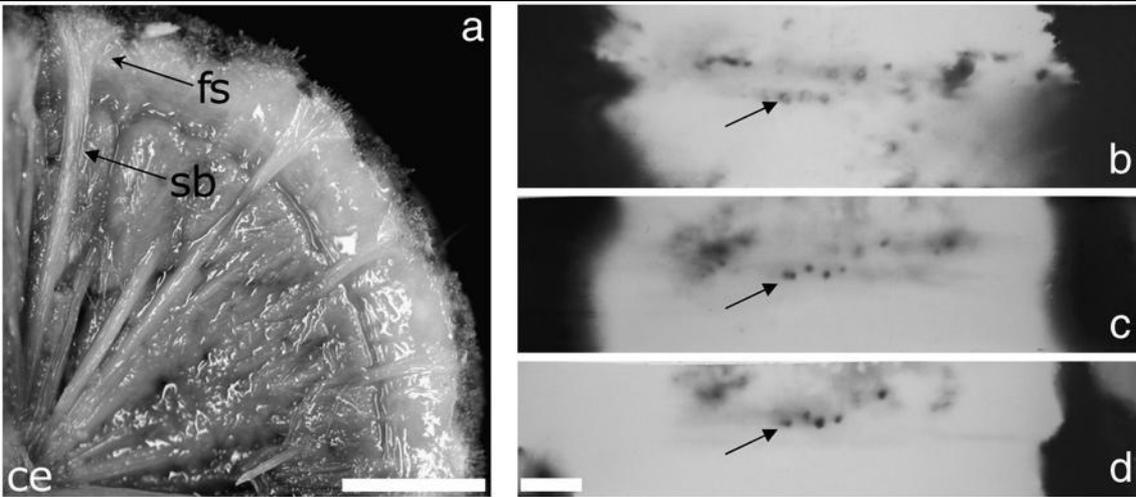


Формирование склероцитами кремнеземной одноосной (F) и известковой трехосной спикул (G)



Формирование спонгиоцитами волокна спонгина. На фото видна стопка клеток, формирующих волокно

Проведение света – ранее неизвестная функция спикул губок



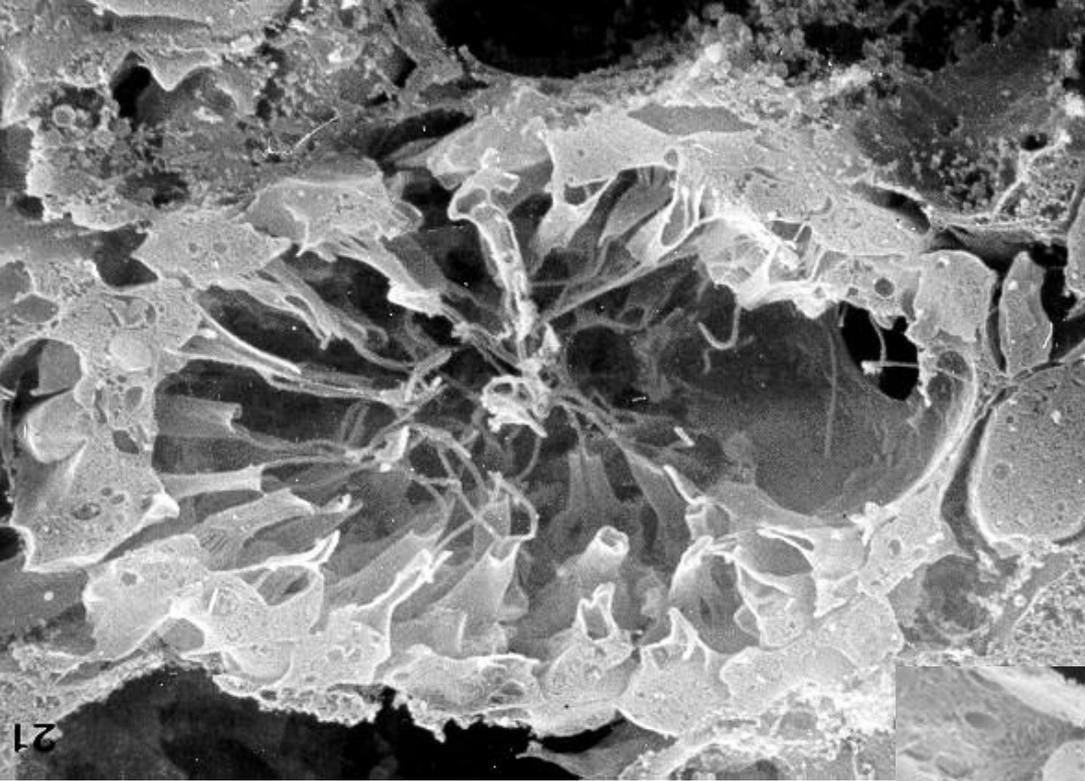
Проведение света у *Tethya aurantium*.

a: поперечное сечение живой губки *Tethya aurantium*. Воронковидные структуры из спикул (fs) и идущие затем от поверхности к центру губки (ce) пучки спикул (sb).

b-d: 3 полоски фотобумаги (5×1.5 см – 5×1 см), вставленные в особь *T. aurantium*, которая затем была освещена на 1 мин дневным светом. В 3 независимых экспериментах характерные пятна воспроизводятся (см. стрелки) в местах передачи света пучками спикул на поверхность бумаги.

e: Схематически зарисован эксперимент с 2 полосками фотобумаги, вставленными в различные зоны внутри *T. aurantium*. Через 1 мин. искусственного освещения пятна на них показывают прохождение света по ворокам из спикул в корковую зону, а затем по пучкам спикул в хоаносому. Масштаб – 1 см.

По материалам статьи:
 Brummer F. et al. (2008) Light inside sponges // *J. of Experimental Marine Biology and Ecology*. 367. P.61–64



Жгутиковые камеры – фильтровальный аппарат губок

Leucosolenia имеет около 81000
приносящих каналов и более 2 млн.
жгутиковых камер.

Поток воды приносит кислород и
мелкие частицы, а уносит углекислый
газ и продукты обмена веществ.

Некоторые крупные губки могут
фильтровать до 1500 л воды в день

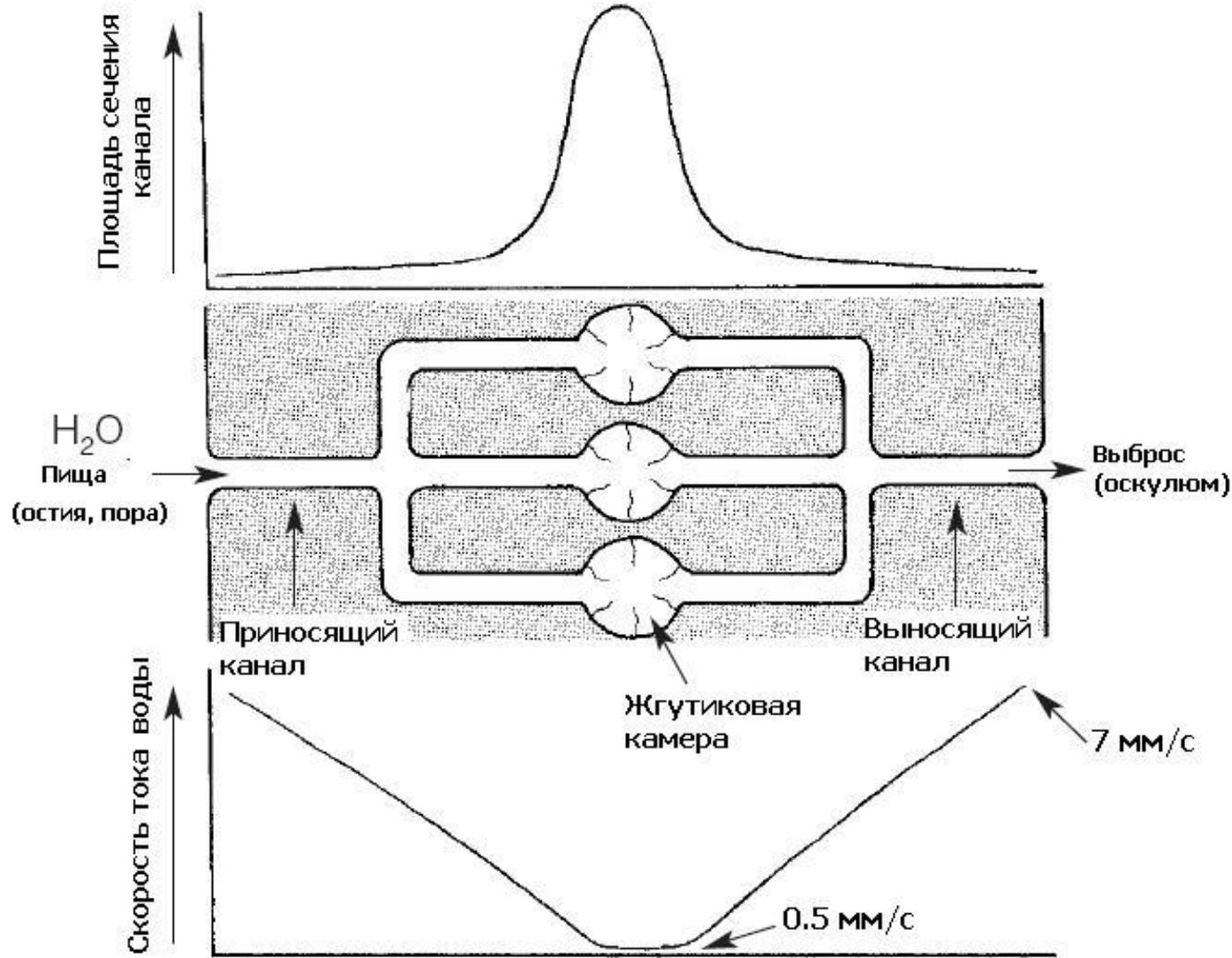
12

~ 7600 жгутиковых камер на мм^3 у
самых простых асконоидных губок
(*Leucosolenia*)

~ 18000 жгутиковых камер на мм^3 у
наиболее сложных лейконоидных губок

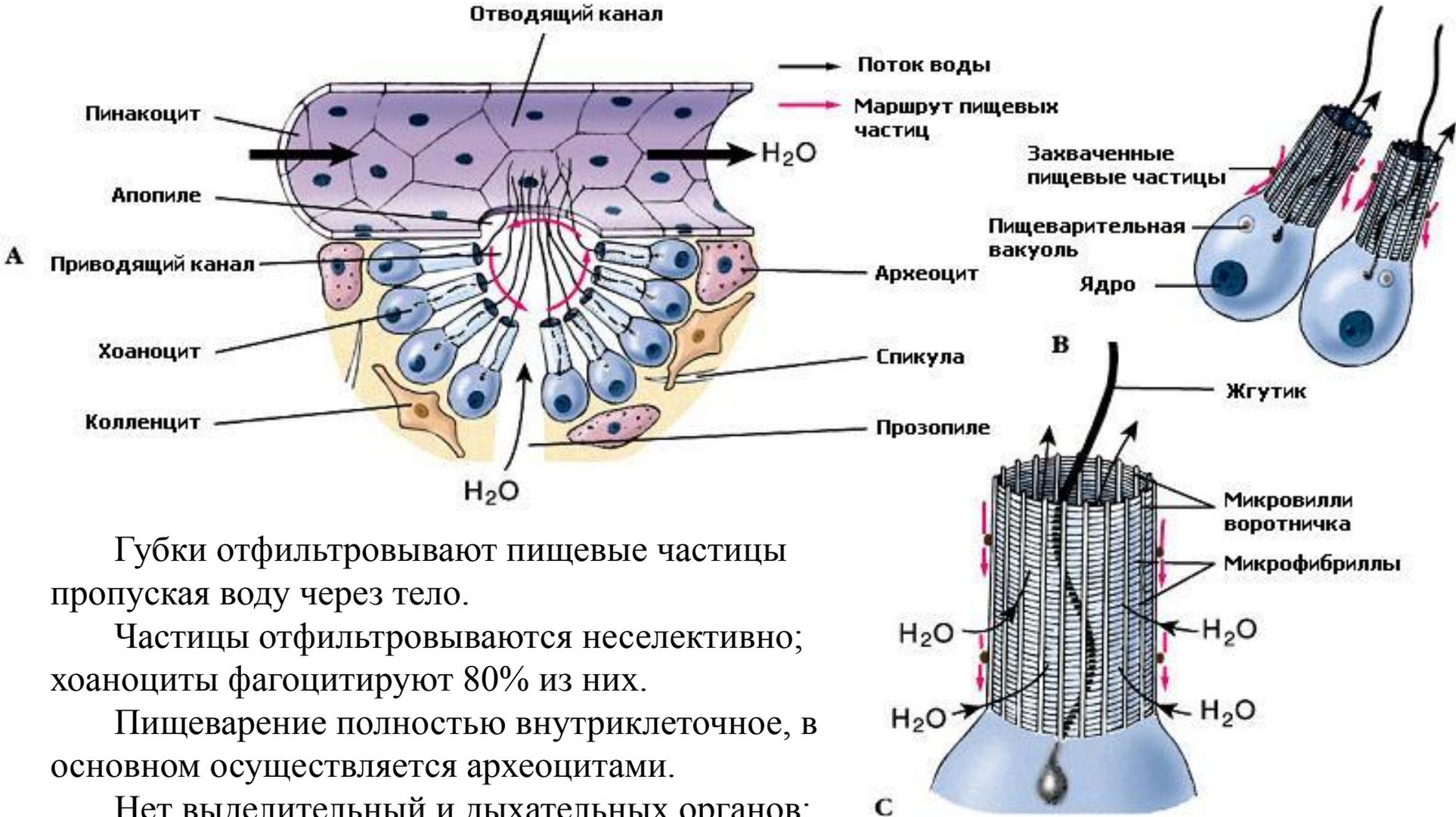


Движение воды через тело губки и эффективность обмена веществ



Площадь сечения жгутиковых камер в 30 раз больше, чем у пор и оскулюма, поэтому скорость тока воды в камерах замедляется 14 раз. Более медленный ток воды повышает эффективность захвата пищи хоаноцитами (по Reiswig, 1975)

Строение и функционирование хоаноцитов в жгутиковых камерах



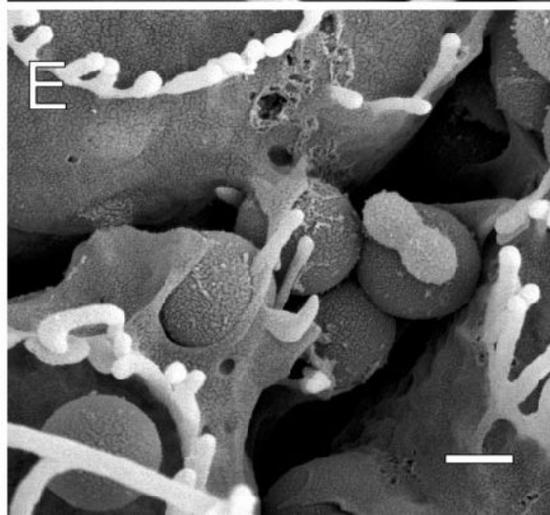
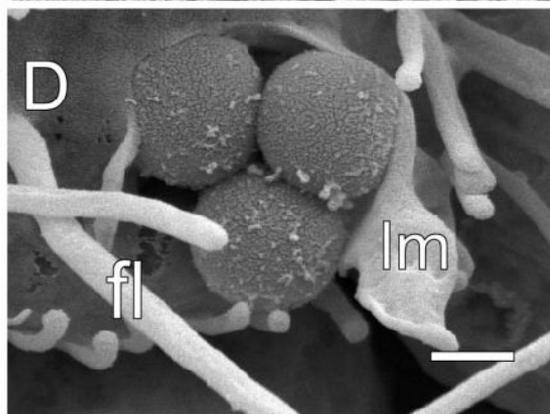
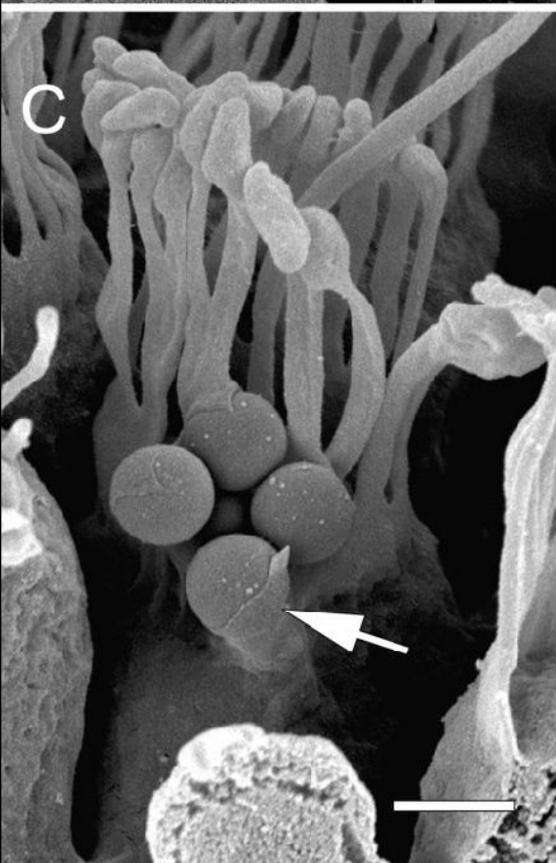
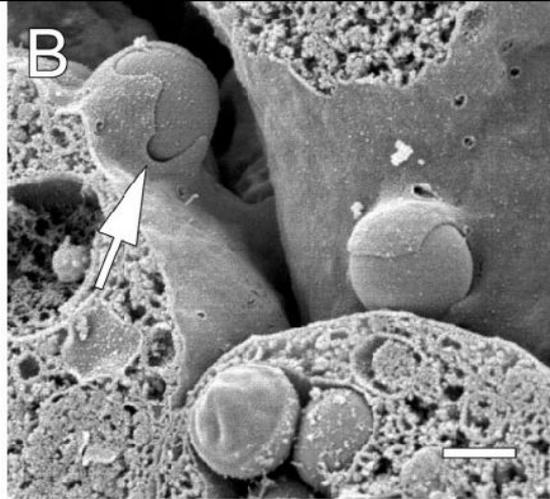
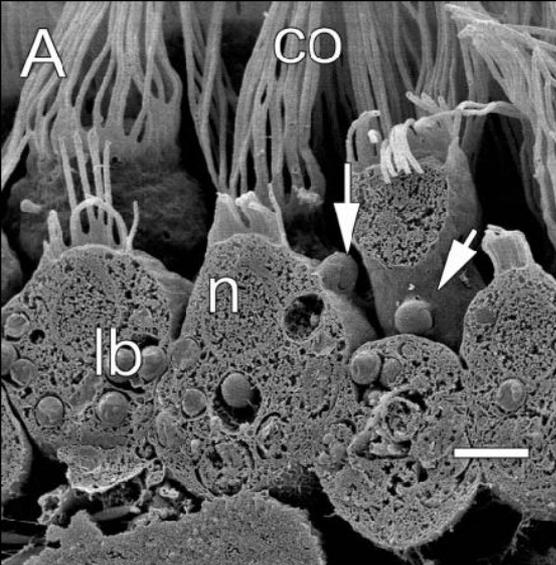
Губки отфильтровывают пищевые частицы пропуская воду через тело.

Частицы отфильтровываются неселективно; хоаноциты фагоцитируют 80% из них.

Пищеварение полностью внутриклеточное, в основном осуществляется археоцитами.

Нет выделительный и дыхательных органов: достаточно диффузии.

Нет нервной системы. Отмечены лишь медленные движения открывающихся и закрывающихся пор.



Функционирование хоаноцитов у известковой губки *Sycon coactum*

Микрофотография показывает фагоцитоз частиц размером 1мкм ламеллиподиями хоаноцитов:

(А) Шарики (lb) внутри клеток и поглощаемые (стрелки) на их боковых сторонах (co, воротничок; n, ядро). Масштаб: 2 мкм.

(В) Детали заглатывания шариков ламеллиподиями на фото (А). Клеточная мембрана образует явный захват (стрелка) частицы. Масштаб: 1 мкм.

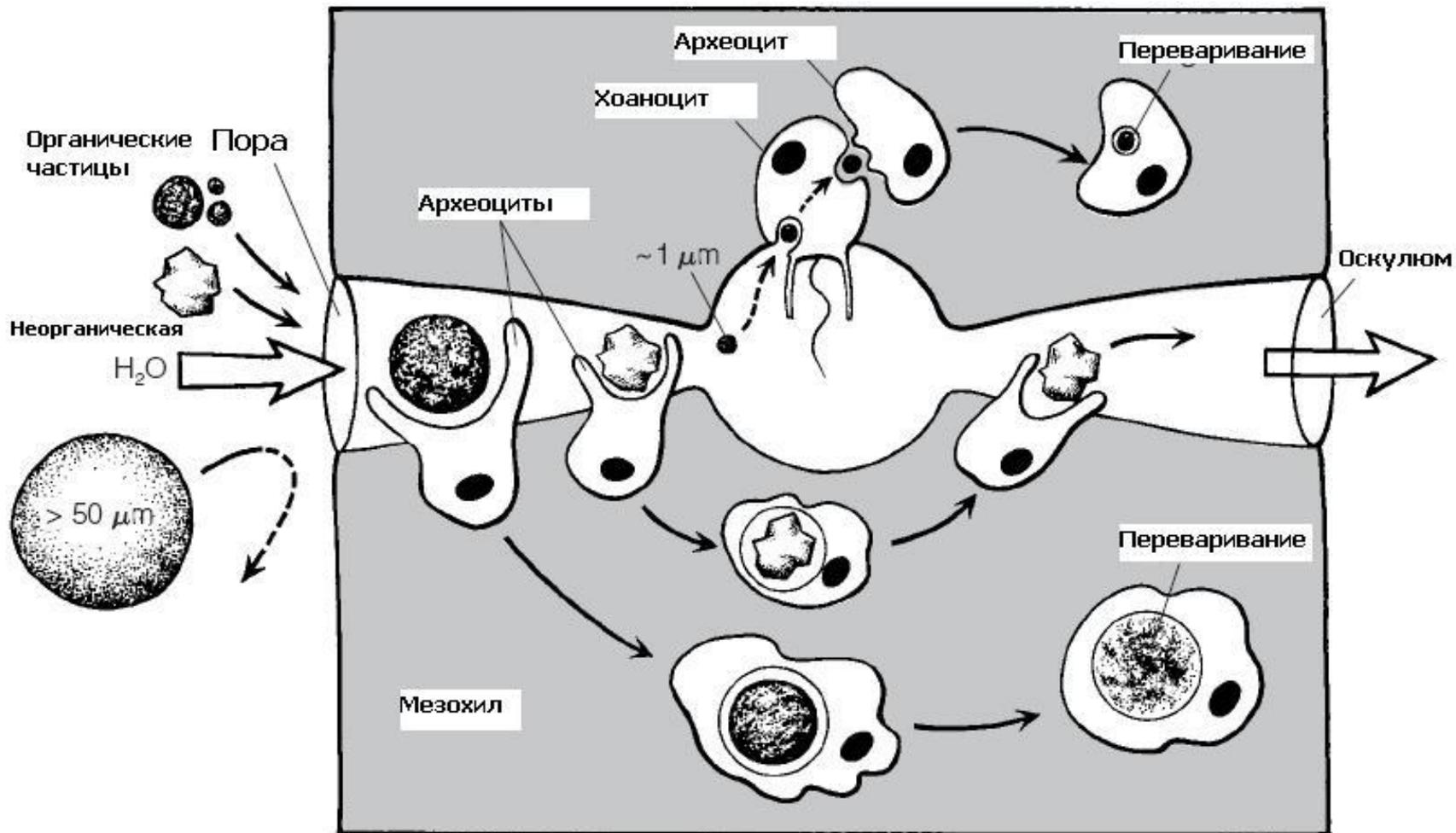
(С) Ламеллиподия поглощает группу шариков в основание воротничка одиночной клетки. Масштаб: 1 мкм.

(D) Комок шариков в процессе заглатывания расширением ламеллиподии (lm) на апикальной поверхности хоаноцита между жгутиком (fl) и воротничком. Масштаб: 0.5 мкм.

(E) Три хоаноцита используют широкую ламеллиподию для заглатывания шариков застрявших между клетками. Масштаб: 0.5 мкм

По статье: Leys S.P., Eerkes-Medrano D. **Feeding in a Calcareous Sponge: Particle Uptake by Pseudopodia** // *Biol. Bull.* 2006. **211**: 157-171.

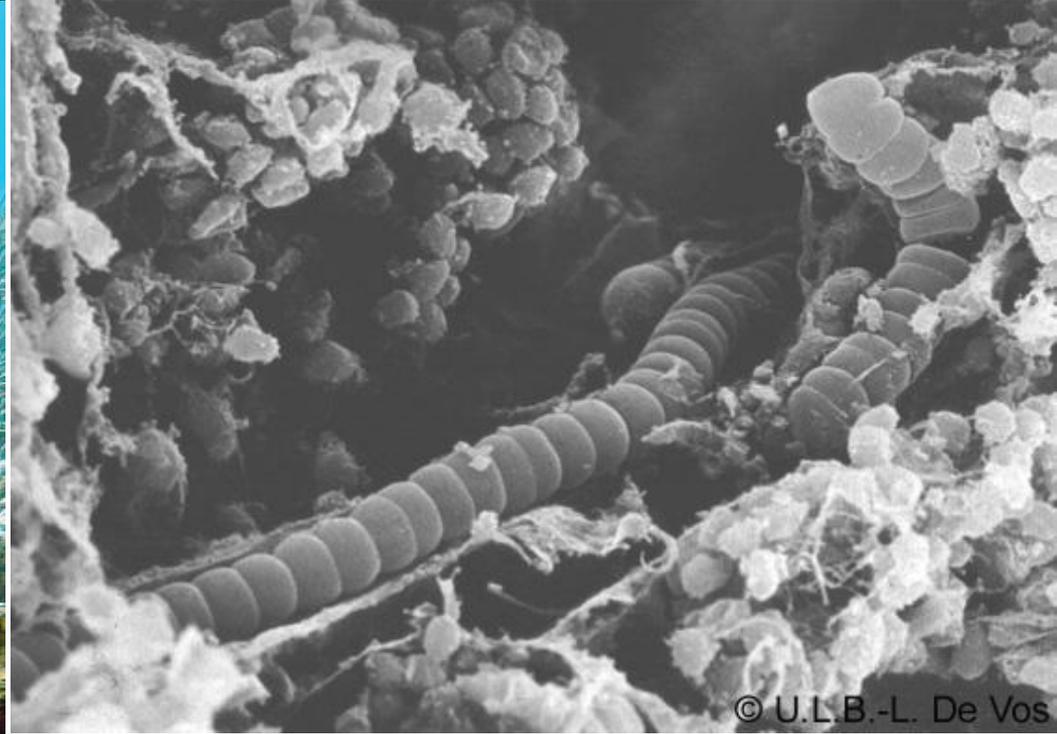
Типичный механизм питания губок (фильтрация)



В основном отфильтровываются частицы размером от 50 мкм до 1 мкм и менее (динофлагелляты, бактерии, вирусы), а также мелкий органический детрит и растворенное органическое вещество. Все клетки губок могут фагоцитировать пищевые частицы. Захват пищевых частиц происходит в приносящих каналах. Наиболее крупные частицы (>50 мкм) не проходят в поры и фагоцитируются только клетками экзопинакодермы. Частицы 5-50 мкм проникают в приносящий канал и фагоцитируются эндопинакоцитами или археоцитами, входящими в канал между пинакоцитами или пороцитами. Наименьшие частицы фагоцитируются хоаноцитами в камерах. Хоаноциты и археоциты переваривают частицы в вакуолях, но первые чаще передают пищевые объекты для переваривания археоцитам.

Несъедобные минеральные частицы также могут быть фагоцитированы археоцитами и выброшены за пределы тела.

Симбиотрофное питание



Oscillatoria spongelliae в теле губки

Губки вступают в симбиоз с одноклеточными (*Aphanocapsa spp.* and *Synechocystis sp.*) и многоклеточными цианобактериями (*Oscillatoria spp.*), одноклеточными зелеными водорослями (*Chlorella spp.*) динофлагеллятами (*Symbiodinium*), криптофитами (*Zoocryptella spp.*) и диатомовыми (*Nitzschia*).

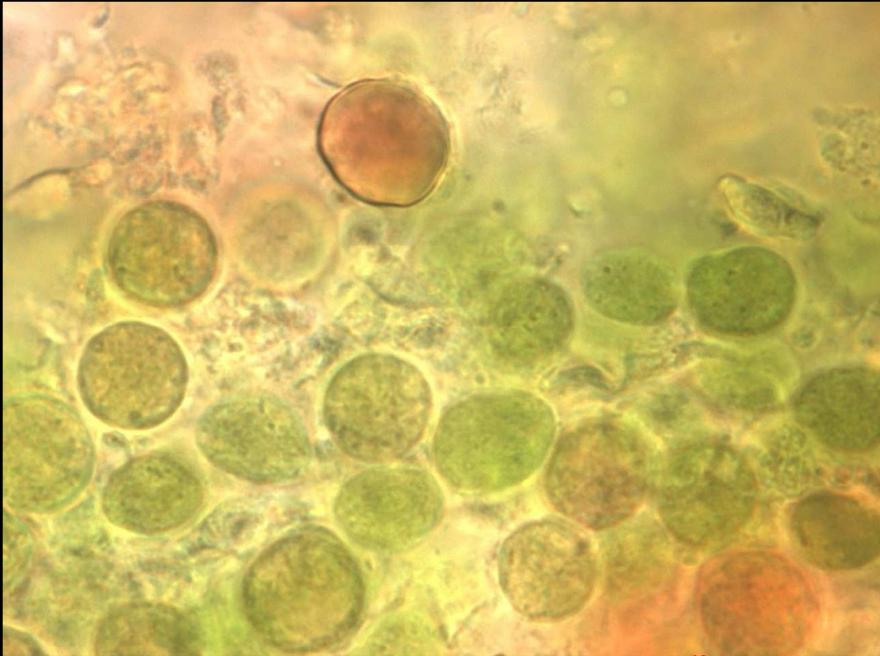
Цианобактерии и одноклеточные водоросли, обитающие в губках фиксируют углекислоту, снабжая гетеротрофную губку пищей и одновременно кислородом и энергией.

Губки имеют разнообразную окраску, которую им придают бактерии симбионты. На фото губка *Xestospongia muta* (на заднем плане). Симбионты составляют до 40% ее объема. *Agelas conifera* (спереди)

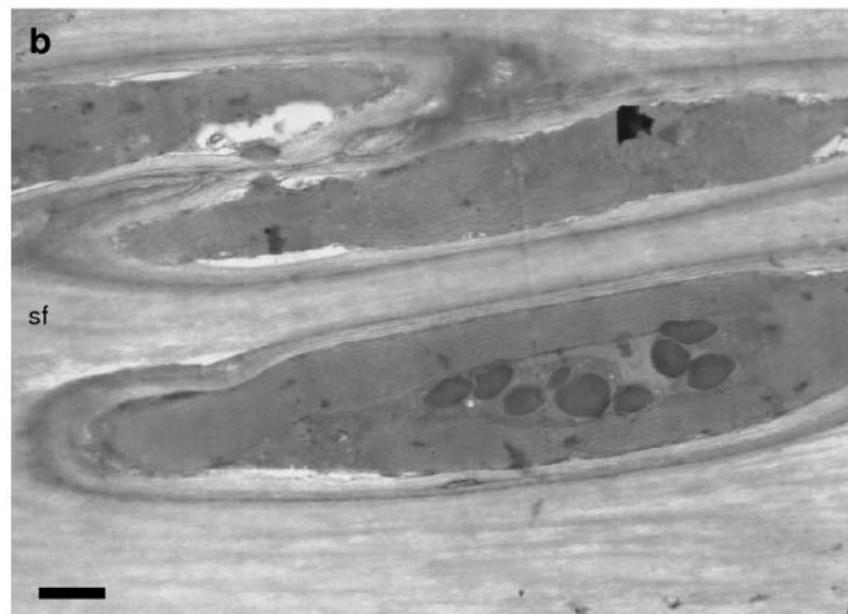
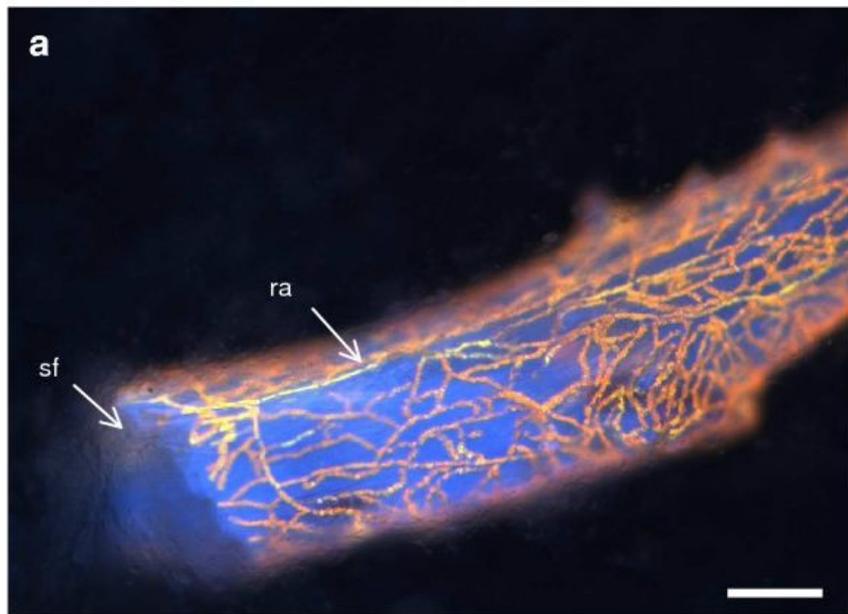
Примеры эндосимбионтов губок

Иллюстрации из статьи: Lemloh M.-J. et al. Diversity and abundance of photosynthetic sponges in temperate Western Australia // BMC Ecology 2009 9:4

Губки могут получать до 80% питательных веществ за счет деятельности эндосимбиотических водорослей и цианобактерий. Они потребляют синтезированный симбионтами глицерол и фосфорилированные энергоемкие соединения. Взамен губки предоставляют симбионтам убежище, углекислый газ и минеральные

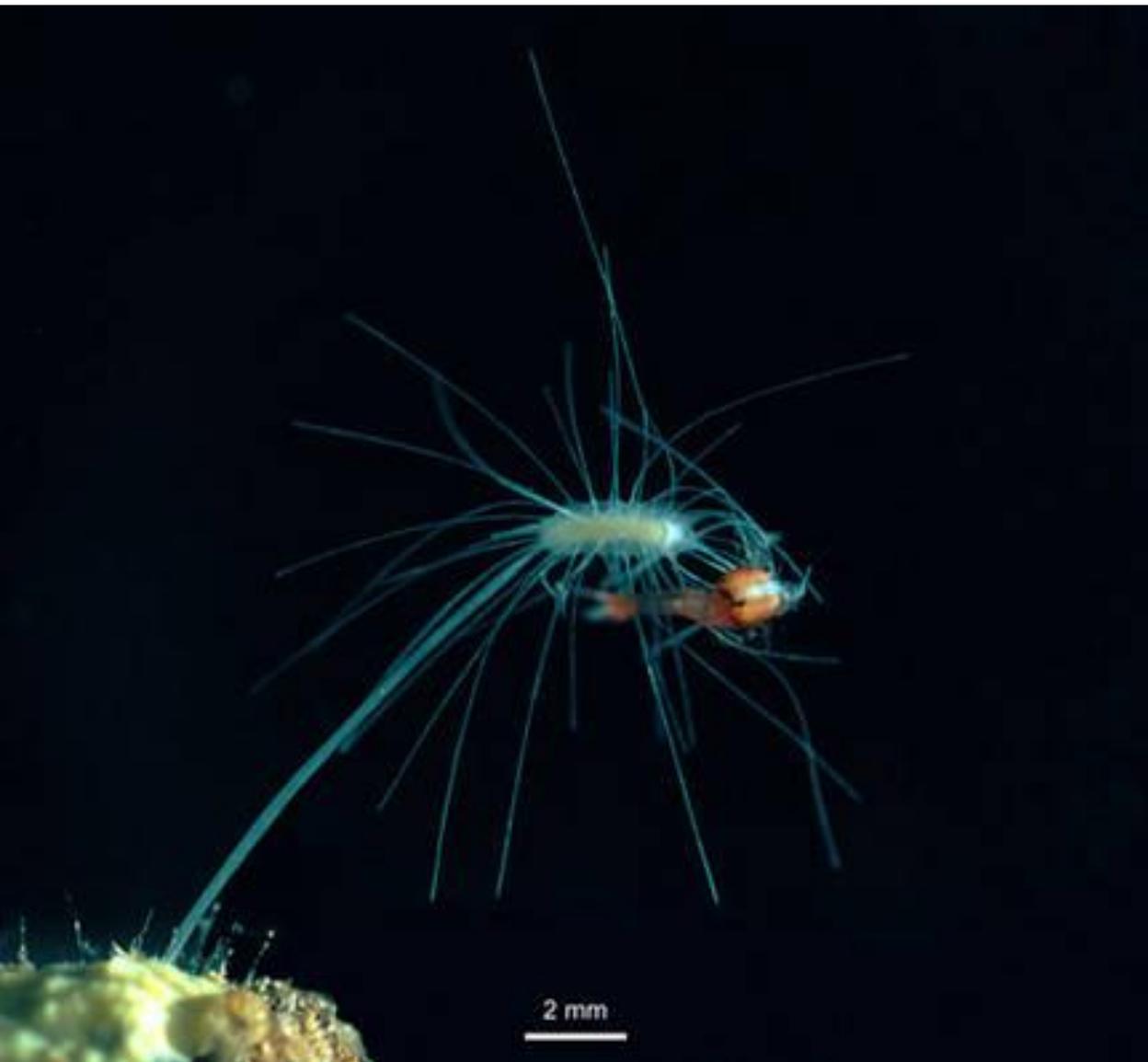


Зеленая водоросль *Synechocystis* sp. в губке *Mycale* sp. | продукты своего обмена веществ.



a) Автофлуоресценция симбиотических красных водорослей в губке *Mycale* sp. 2 покрывающих спонгиновое волокно (sf), масштаб = 100 мкм. b) родофиты, обнаруженные внутри волокна спонгина (sf) *Mycale* sp. 2 масштаб = 1 мкм.

Нетипичный механизм питания. Хищничество плотоядной губки *Asbestopluma*



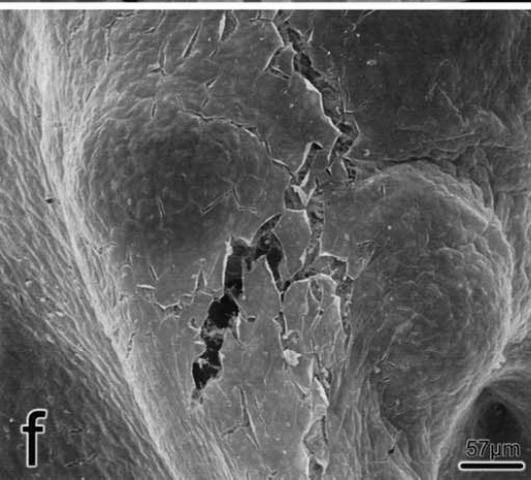
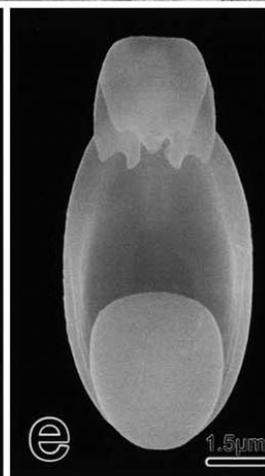
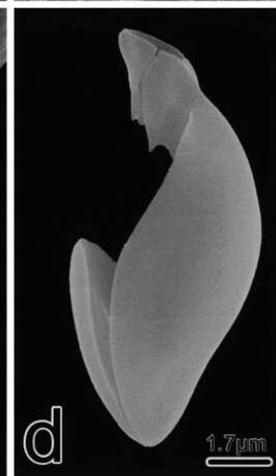
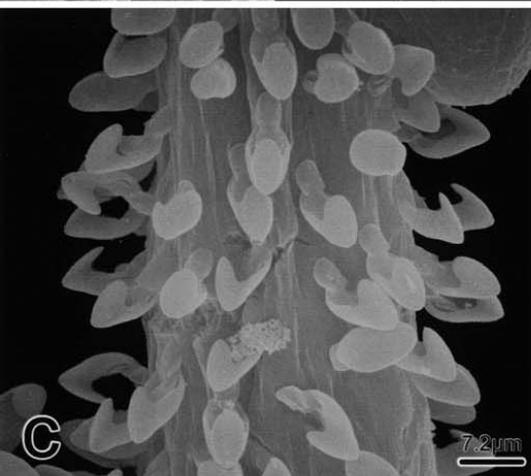
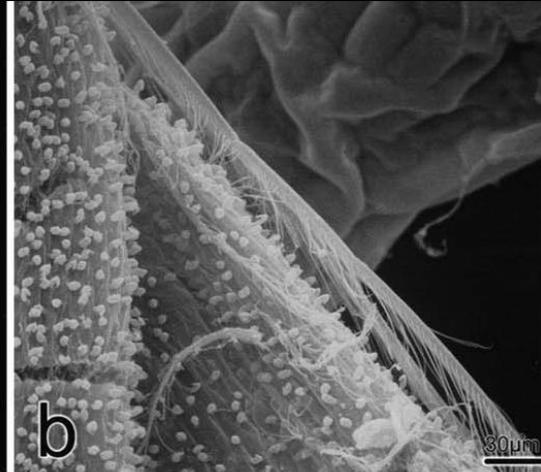
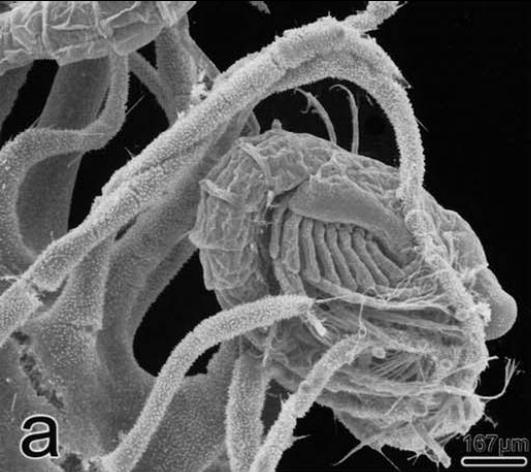
Prof. Jean Vacelet

Centre d'Océanologie de Marseille

Vacelet J., Boury-Esnault N.
Carnivorous sponges. //
Nature. 1995. Vol. 373, № 6512. P.
333–335

На русском языке см. Несис К.
Н. Хищные губки // Природа.
1996, №1. С. 70-72.

Морские ёршики – глубоководные губки (до 11000 м) известны с XIX в. Но лишь в 1995 г. французскими зоологами на глубине 18 м в средиземноморской морской подводной пещере была открыта *Asbestopluma hypogaea*. Этот мелководный вид можно было держать в аквариуме, поэтому стали возможными наблюдения за их питанием.



Нетипичный механизм питания. Хищничество плотоядной губки *Asbestopluma*

a Захват живой мизиды, запутавшейся в нескольких клейких ловчих нитях (**t=15 мин**).

b Части щетинки мизиды, удерживаемые крючками микросклер ловчей нити (**t=15 мин**).

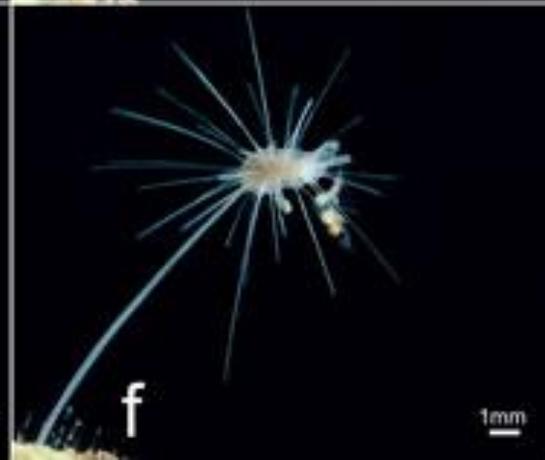
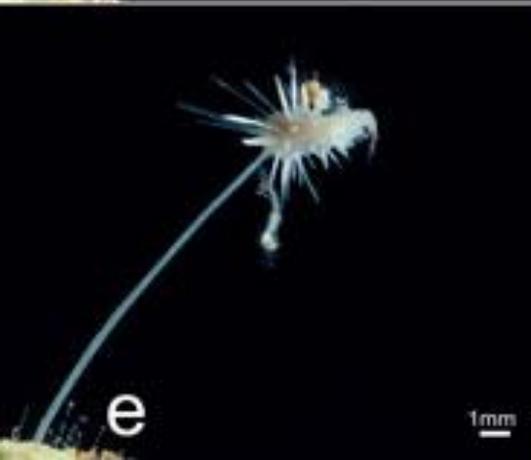
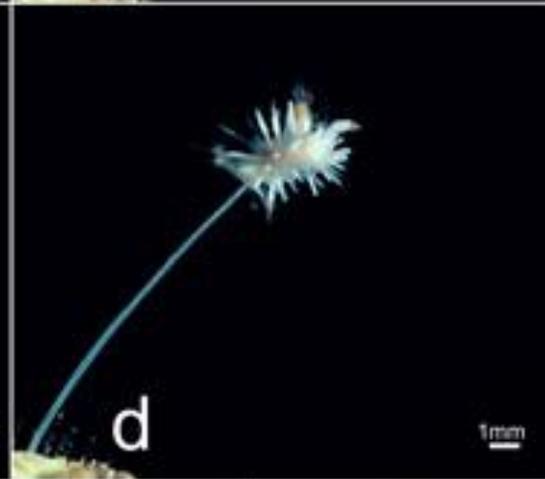
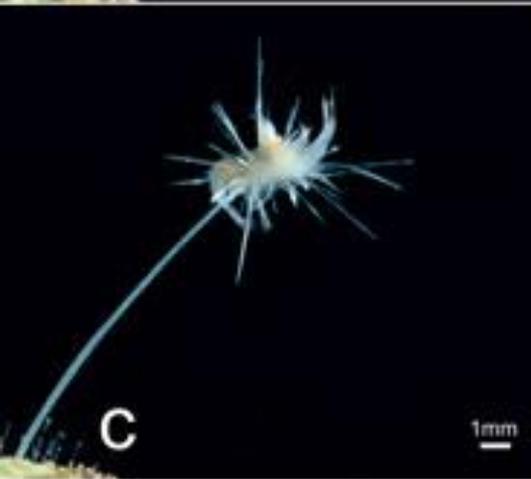
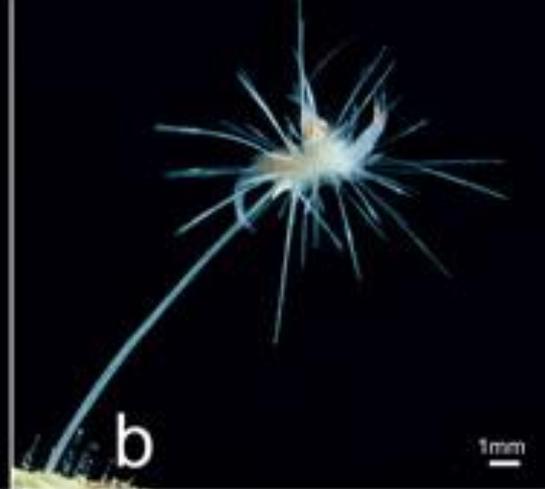
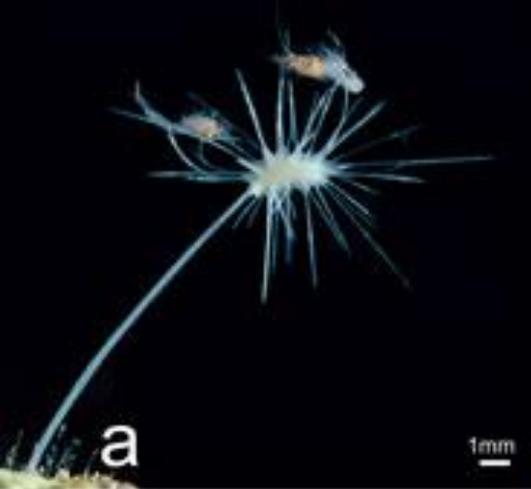
c Участок ловчей нити, покрытый крючковидными анизосклерами.

d, e Боковая и лицевая сторона анизосклер.

f Голова и два глаза мизиды, покрытые пинакоцитами губки, (**t=16 ч**).

g Срез через часть тела науплиуса артемии в процессе его окружения пинакоцитами губки (участок ловчей нити со склероцитами и анизосклерами показан стрелкой) (**t=12 ч**)

Из статьи: Vacelet J., Duport E. Prey capture and digestion in the carnivorous sponge *Asbestopluma hypogea* (Porifera: Demospongiae) // Zoomorphology (2004) 123:179–190



Захват и переваривание двух мизид *Hemimysis speluncola* хищной губкой *Asbestopluma hypogea*

1 a-f Фотографии процесса, выполненные через различные временные промежутки.

a t = 0, захват двух мизид.

b t = 14 ч, начало поглощения.

c t = 26 ч, процесс поглощения сопровождается укорочением ловчих нитей

d t = 3.5 дня, ловчие нити короткие, добыча полностью поглощена.

e t = 5 дней, выброс карапакса одной из мизид и новый рост ловчих нитей.

f t = 8 дней, выброс второго карапакса, ловчие нити приобретают их нормальную длину.

Из статьи: Vacelet J., Duport E. Prey capture and digestion in the carnivorous sponge *Asbestopluma hypogea* (Porifera: Demospongiae) // Zoomorphology (2004) 123:179–190

Внутренний транспорт, газообмен, выделение

Поступление газов и продуктов обмена (в основном, аммиак) из тела в воду осуществляется путем диффузии.

Продукты внутриклеточного пищеварения доставляются диффузно или археоцитами.

Транспорт питательных веществ у стеклянных губок осуществляется в пределах синцития вдоль пучков сократимых динеиновых трубочек.

Вода свободно поступает тело, поэтому у пресноводных видов функционируют сократительные вакуоли в клетках (в каждой по отдельности: централизованной осморегуляции нет).

Транспорт питательных веществ археоцитами у губки *Aplysina*

По материалам статьи:

Leys S.P. and Reiswig H.M. Transport pathways in the neotropical sponge *Aplysina*. // *Biological Bulletin* 195 (1998): 30-42.

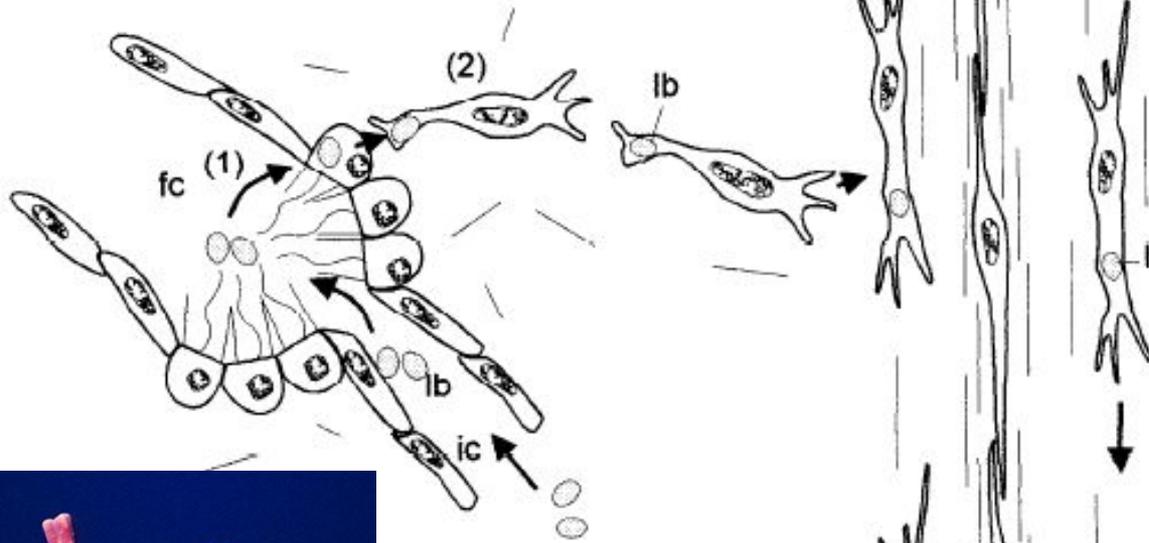


Dr. Sally Leys

Department of Biology,
University of Victoria,
Victoria, British Columbia,
Canada

Prof. Henry Reiswig

Redpath Museum and
Biology Dep., McGill
University, Montreal,
Quebec, Canada



Aplysina cauliformis –
губка, на которой было
проведено это
исследование

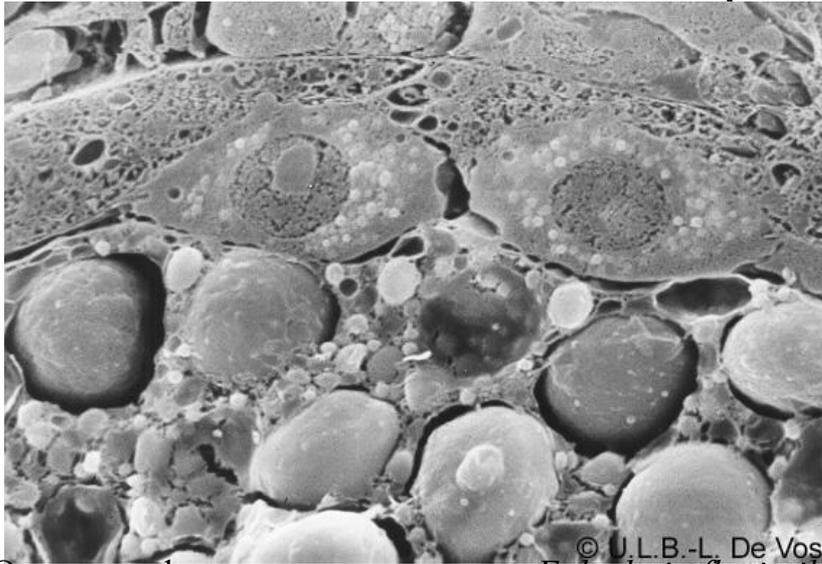
Рисунок демонстрирует путь прodelываемый шариками латекса (lb), которые были съедены *Aplysina cauliformis*.

Шарики были внесены через приносящие каналы (ic) в жгутиковые камеры (fc), где они были фагоцитированы (1) хоаноцитами.

Затем шарики передаются блуждающим амeboидным клеткам (2), которые наталкиваются на тяжи из удлиненных клеток (ec) и плотно упакованных коллагеновых (спонгиновых) фибрилл (co).

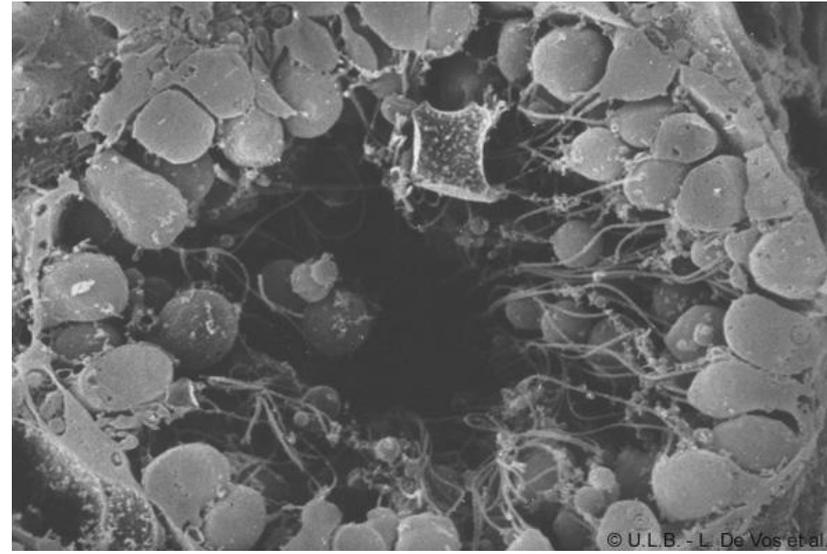
Амебоциты следуют вдоль волокон коллагена, таким образом транспортируя латексные шарики вверх и вниз вдоль тяжа (3)

Половое размножение. Гаметогенез



© U.L.B.-L. De Vos

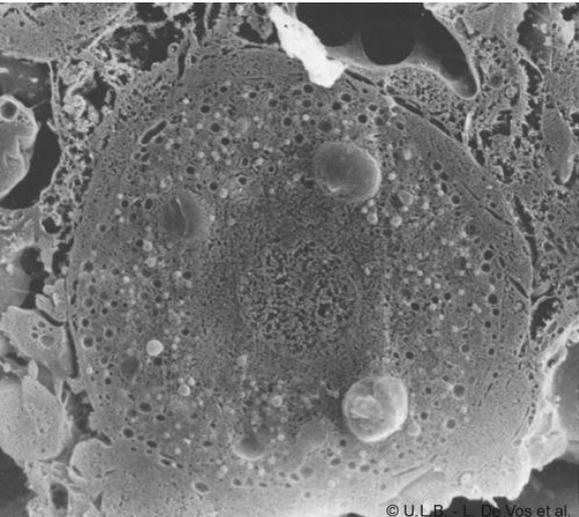
Ооциты и фолликулярные клетки *Ephydatia fluviatilis*



© U.L.B.-L. De Vos et al.

Сперматогенез *Ephydatia fluviatilis*

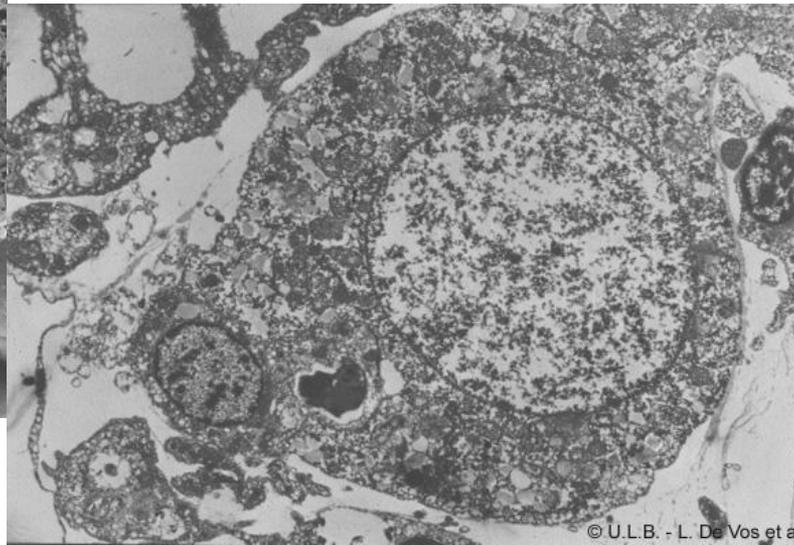
Яйца губок образуются из археоцитов, реже из хоаноцитов, а **сперматозоиды** – из хоаноцитов, иногда на их образование идут целые жгутиковые камеры, погружающиеся в мезохил



© U.L.B.-L. De Vos et al.

Яйцеклетка *Ephydatia fluviatilis*

Проникновение ядра сперматозоида в яйцеклетку



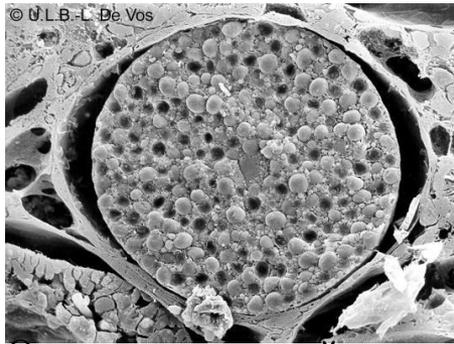
© U.L.B.-L. De Vos et al.



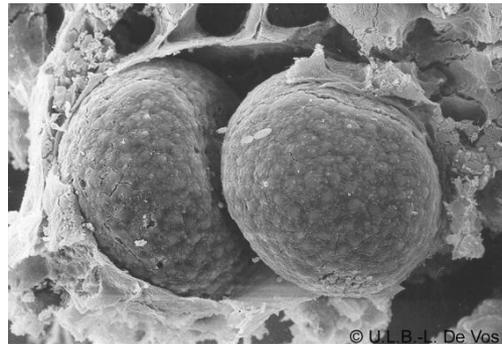
© U.L.B.-L. De Vos

Сперматозоид *Ephydatia fluviatilis*

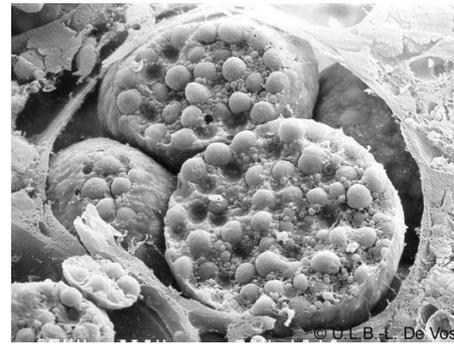
Дробление яйца и формирование личинки



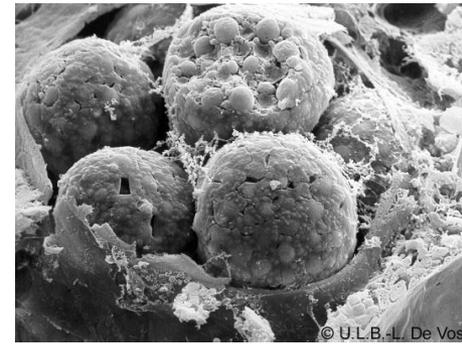
Оплодотворенное яйцо
богатое желтком



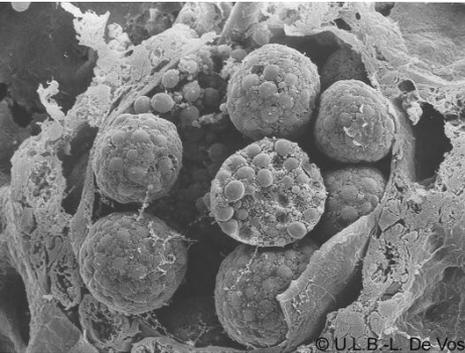
Стадия 2-х бластомеров



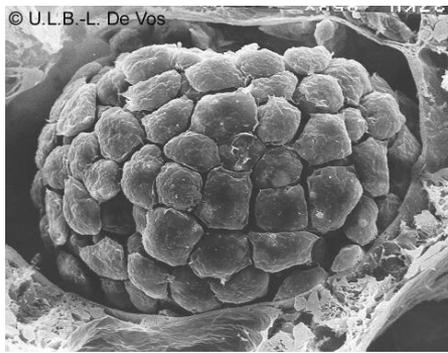
Стадия 4-х бластомеров



Стадия 8-х бластомеров



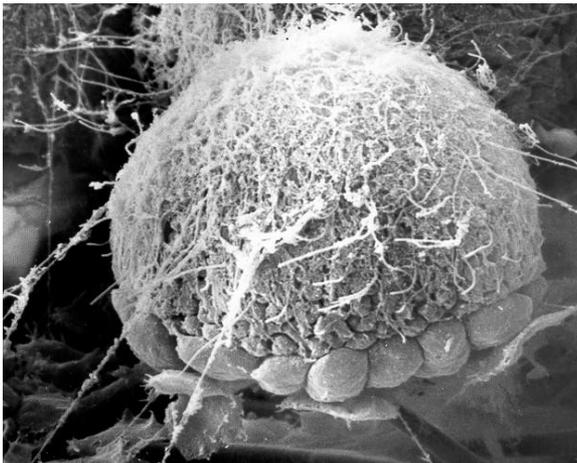
Стадия 16-х бластомеров



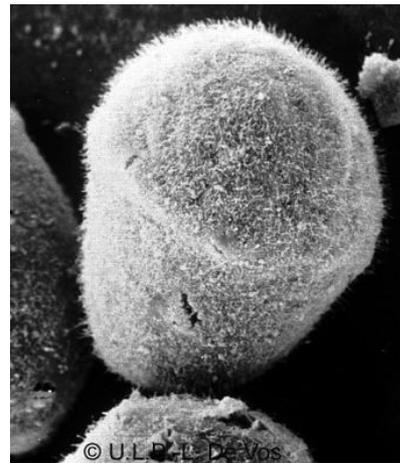
Стадия морулы



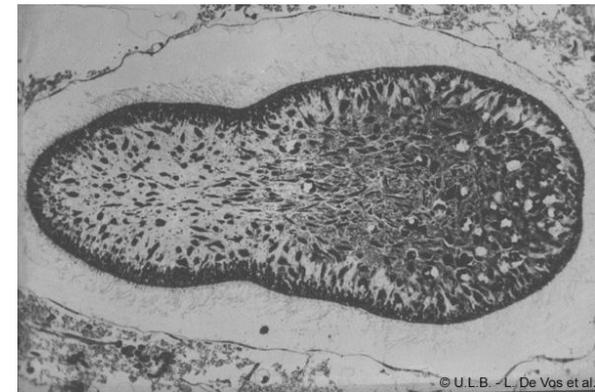
Паренхимула в разрезе (SEM –
сверху и оптика – снизу)



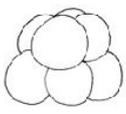
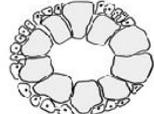
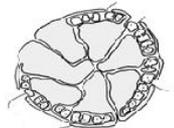
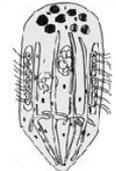
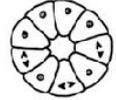
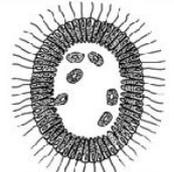
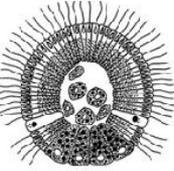
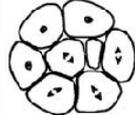
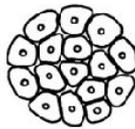
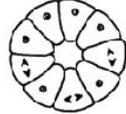
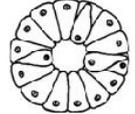
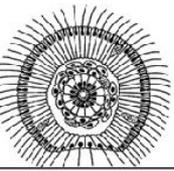
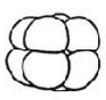
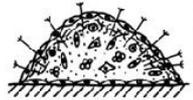
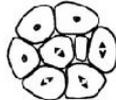
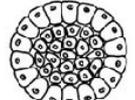
Амфибластула



Дисферула



Разнообразие типов развития и личинки в различных группах Porifera

Type of development	Cleavage	Blastula	Morphogenesis	Larva
Trichimella				
Calciblastula				
Amphiblastula				
Cinctoblastula				
Disphaerula				
Direct development				
Parenchymella				

Стадия развития стеклянных губок. Это стерробластула с пояском жгутиковых клеток по экватору. Внутри клетки, заполненные желтком, склероцитами со спикулами, иногда есть жгутиковые камеры.

Личинка известковых губок – однослойная жгутиковая бластула. В ходе развития в бластоцель мигрируют клетки и образуют там рыхлое скопление, а также симбиотические бактерии.

Представляет собой полый шар, состоящий из клеток двух типов: жгутиковых на переднем полюсе и безжгутиковых, но богатых желтком – на другом. Бластоцель смещена к анимальному полюсу. У известковых губок.

Складчатая жгутиковая личинка, состоящая из цилиндрических эпителиальных клеток, среди которых разбросаны в небольшом количестве безжгутиковые овоидные клетки. У некоторых обыкновенных губок

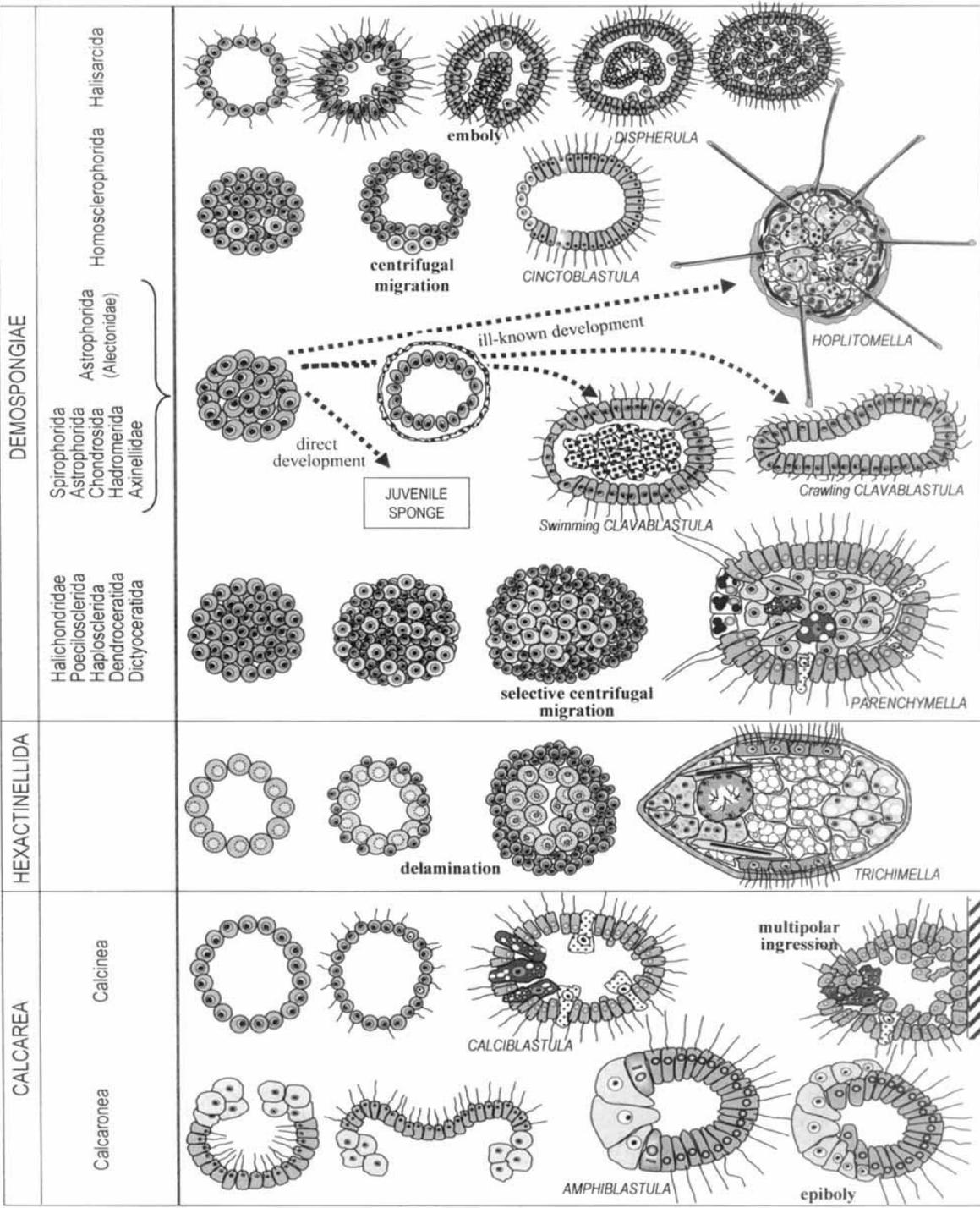
Состоит из двух жгутиковых сферо. Внутренняя сфера формируется путем инвагинации латеральных клеток. Дисферула полностью покрыта жгутиками, но на заднем полюсе они более редкие. У обыкновенных губок.

Прямое развитие протекает без свободноживущей личинки. Все процессы эмбриогенеза протекают под оболочкой яйца.

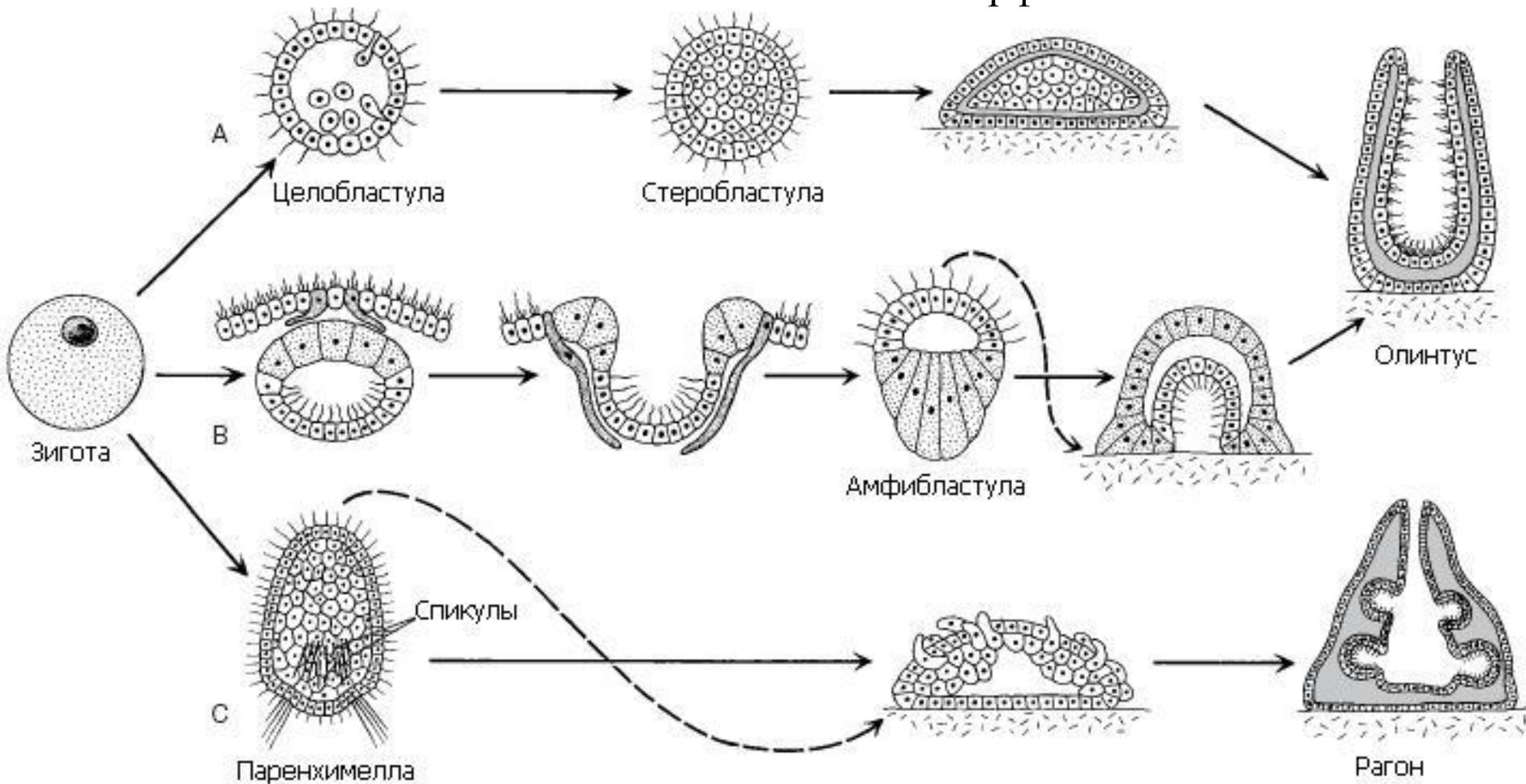
Характерна для большинства обыкновенных губок. Развивается без образования полости через стадию стерробластулы. В паренхимы большинство типов клеток, в т. ч. археоциты и жгутиковые камеры

Обобщенные представления о клеточных перестройках в эмбриогенезе губок

Клеточные перестройки, которые могут быть эквивалентны гастрюляции выделены жирным шрифтом; личиночные стадии помечены заглавными буквами. Стрелки показывают процессы развития не детализированные на рисунке.



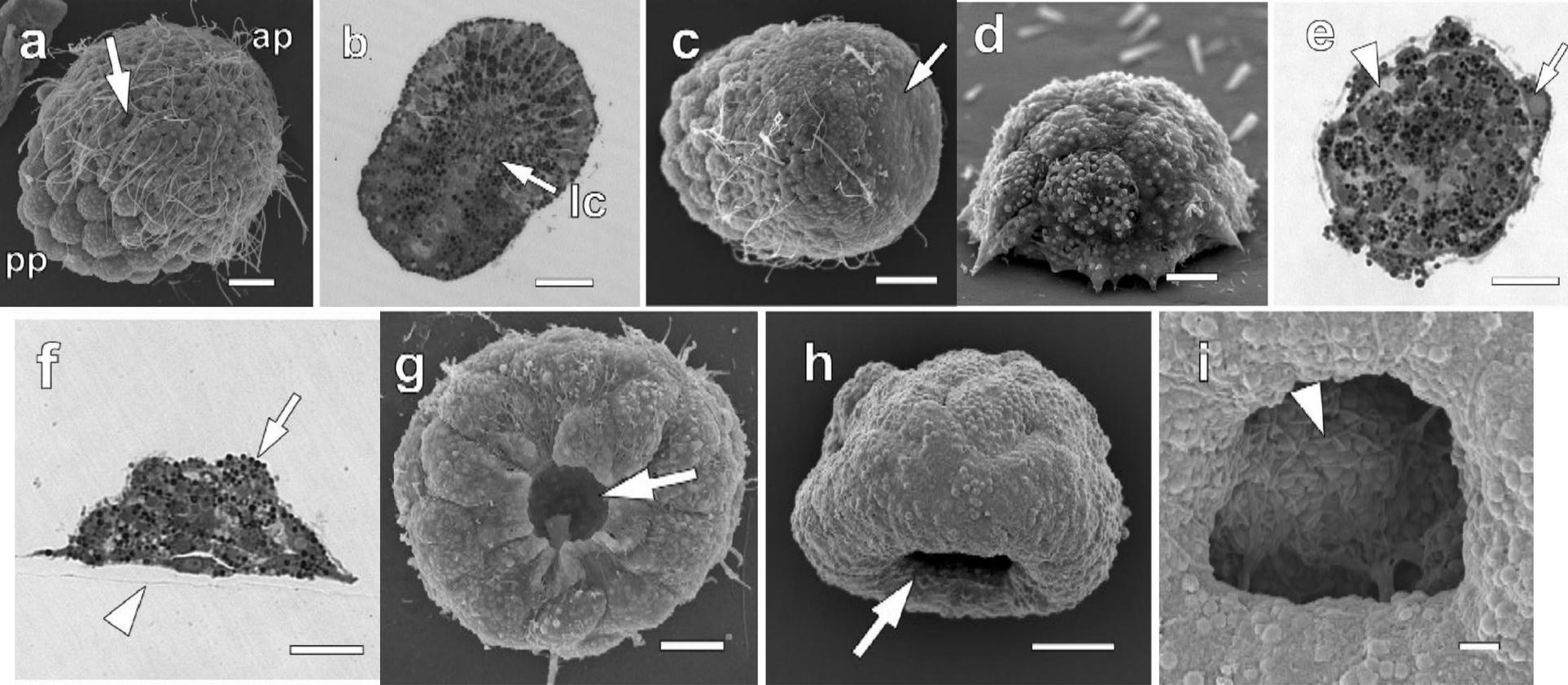
Развитие личинок и метаморфоз



А – у *Clathrina* (Calcarea, Calcinea) полая бластула развивается в мезохиле и выходит наружу. После выхода личинки целобластула превращается в стерробластулу (стадию оседания) в результате миграции клеток в полость;

В – у *Sycon* (Calcarea, Calcarea) яйцо образуется из хоаноцита, который утрачивает жгутик и покидает хоанодерму, погружаясь в толщу мезохила. После оплодотворения зигота делится с образованием шарообразной стадии, жгутики которой обращены в полость. Эта стадия напоминает жгутиковую камеру. После выхода из губки шар «выворачивается, и жгутики оказываются на поверхности личинки. В процессе метаморфоза наружные жгутиковые клетки теряют жгутики, снова погружаются вглубь тела и дифференцируются в хоаноциты. Претерпевшая метаморфоз особь называется олинтус.

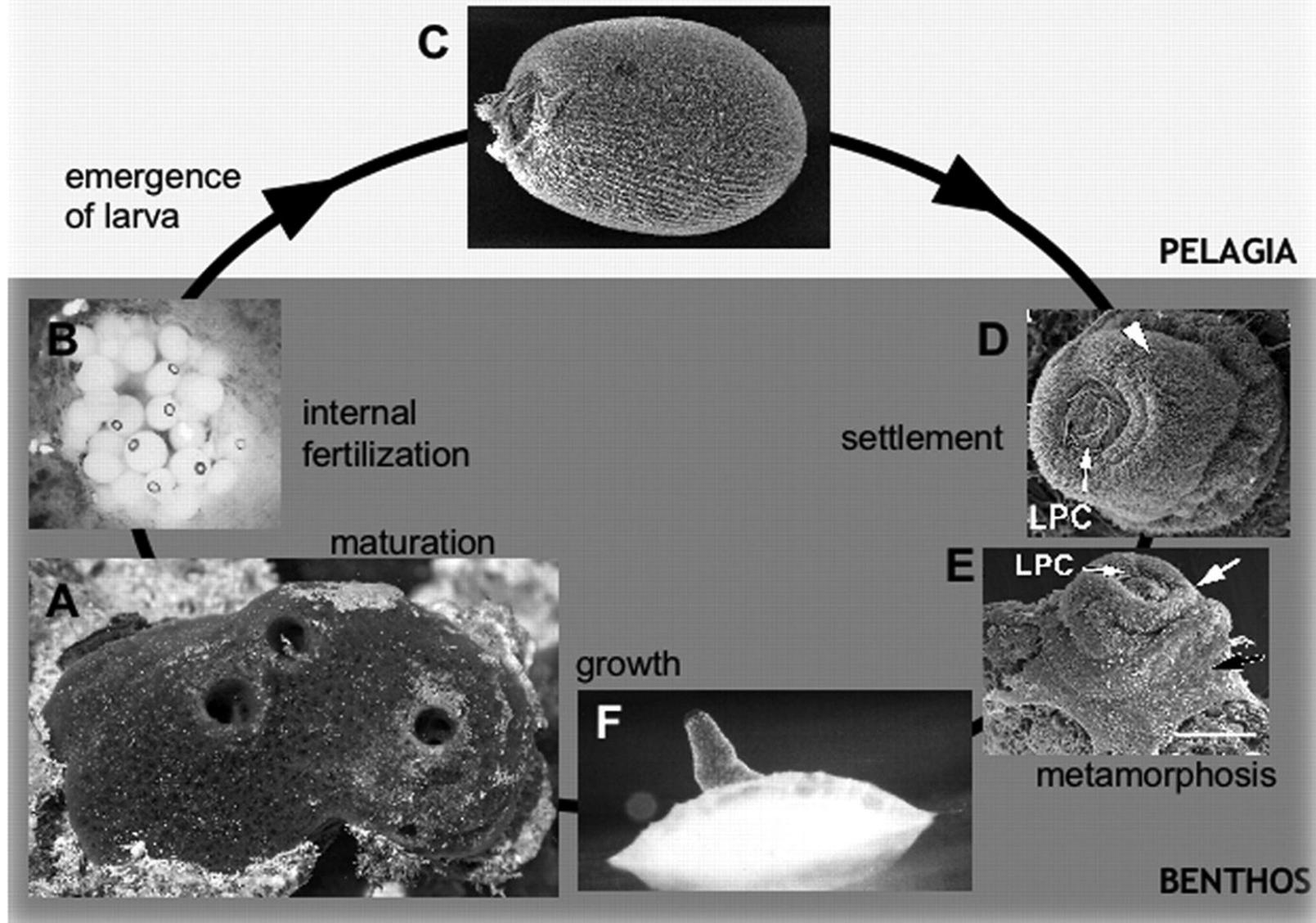
С – у *Haliclona* (Demospongiae) дифференцированная паренхимелла выходит из губки и ведет планктонный образ жизни; после оседания она претерпевает сложный метаморфоз и превращается в молодую особь, рагон.



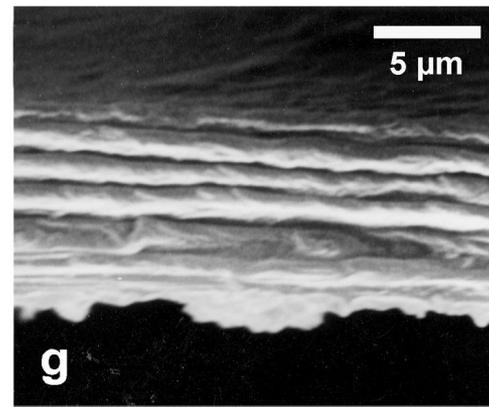
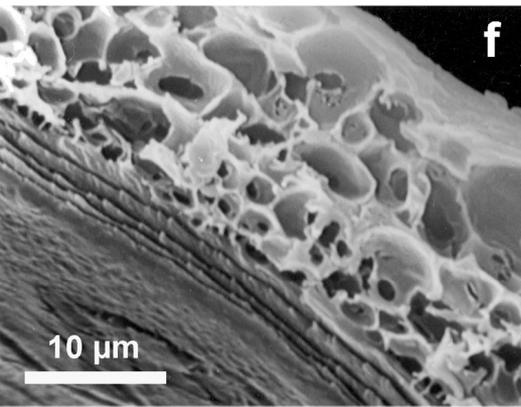
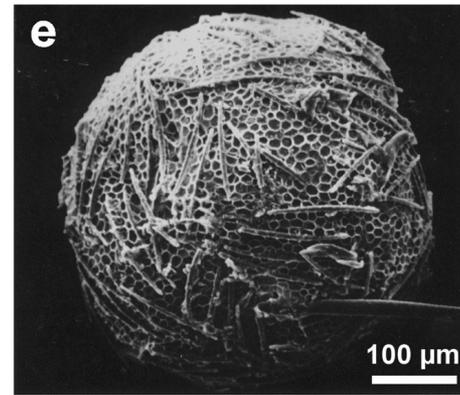
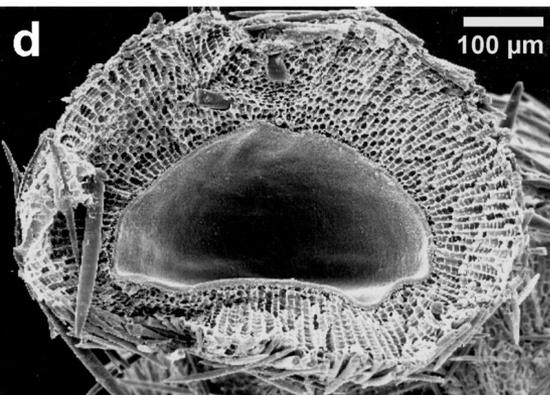
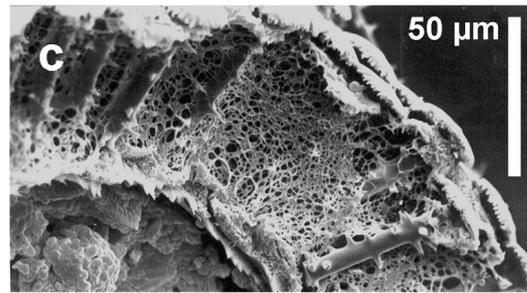
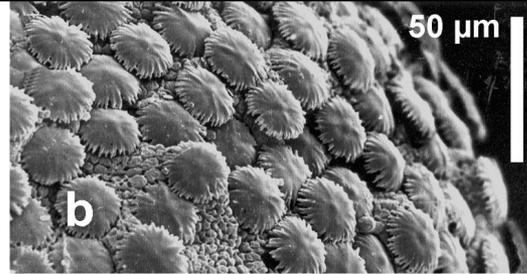
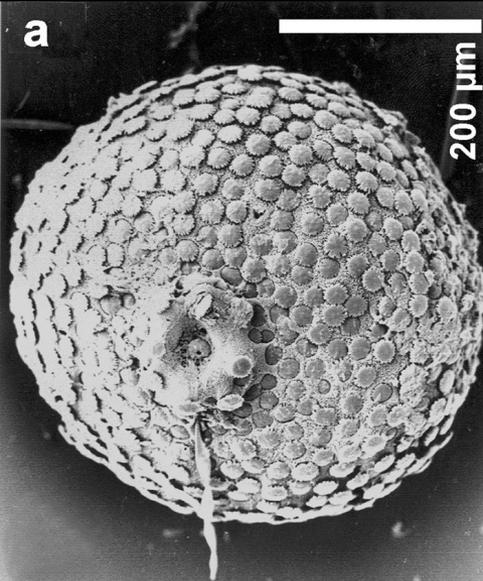
Световые и SEM фото личинок *Sycop* sp. cf. *S. raphanus*

(a) Свободноплавающая личинка (2ч) (b) Продольный срез той же личинки; lc, личиночная полость. (c) Личинка (12 ч) потеряла жгутики и уплощение (стрелка) на переднем полюсе, которым она прикрепится к субстрату. (d) Свежеосевшая постличиночная стадия. (e) Горизонтальный срез свежеприкрепившейся и прошедшей метаморфоз личинки (между 12 ч и 2 сут. после выхода из тела родителя). (f) Вертикальный срез личинки на той же стадии. (g-h) Впячивание на апикальной стороне осевшей личинки (стрелка) (i) Инвагинационное отверстие прикрепившейся личинки с ресничками внутри (стрелка). Масштаб: a–h: 10 μ m; i: 2 μ m.

Жизненный цикл демоспонгии *Amphimedon queenslandica*



По: Degnan, S. M. et al. The origin of the pelagobenthic metazoan life cycle: what's sex got to do with it? // Integr. Comp. Biol. 2006 46:683-690; doi:10.1093/icb/icl028
Copyright restrictions may apply.



Бесполое размножение.
Внутреннее почкование.
Структура геммул пресноводных
губок бадяг (сем. Spongillidae)

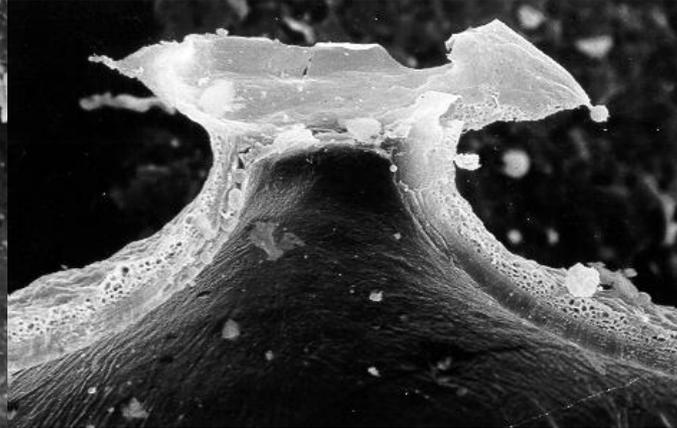
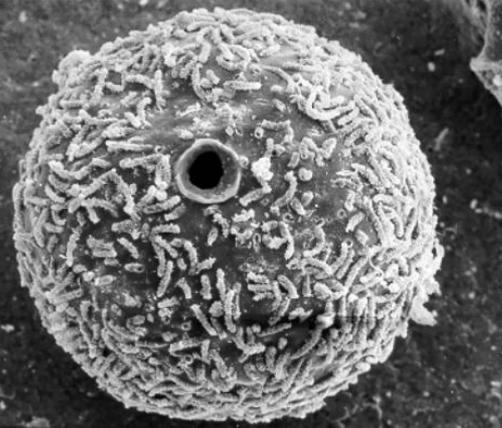
(a-c) *Umborotula bogorensis* демонстрирует игольчатые геммулосклеры, ориентированные радиально в воздухоносном слое (c).

Виды рода *Eunapius* демонстрируют особенный воздухоносный слой (d, *E. carteri*) с игольчатыми геммулосклерами, ориентированными не радиально (e, *E. nitens*).

Некоторые геммулы бадяги *Spongilla lacustris* лишены геммулосклер (f) и воздухоносного слоя (g).

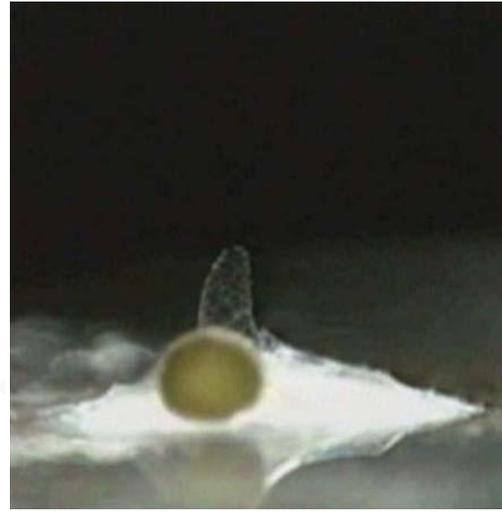
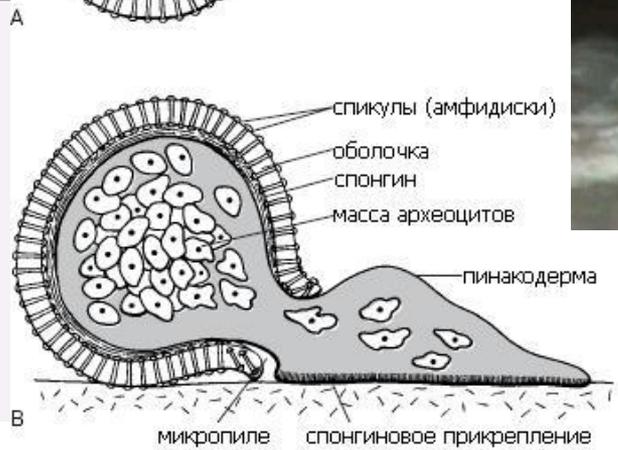
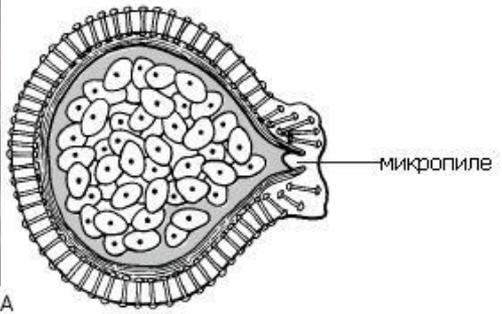
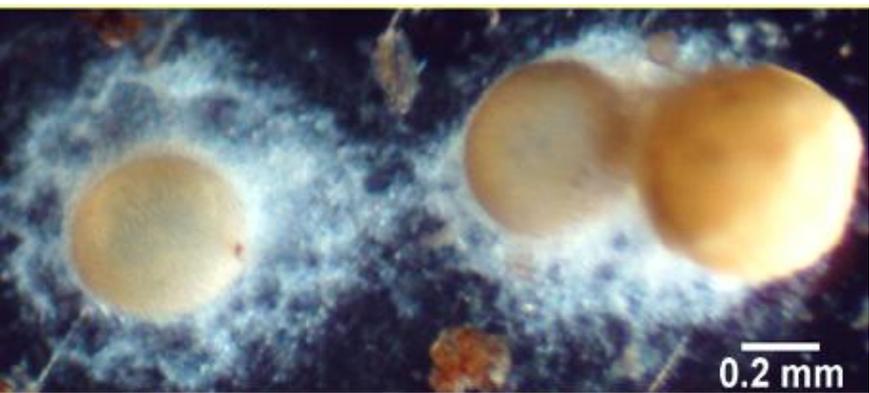
По материалам работы: Manconi R., Pronzato R. Gemmules as a key structure for the adaptive radiation of freshwater sponges: a morphofunctional and biogeographical study // In book: Porifera Research: Biodiversity, Innovation and Sustainability. 2007. P. 61-77.

Структура геммул пресноводных губок бадяг (сем. Spongillidae) и развитие молодых губок



Геммула бадяги с отверстием (микропиле), через которое могут выходить архециты.

Геммулы на поверхности субстрата после разрушения тела бадяги



Процесс выхода архецитов из геммул и формирование первого оскулюма молодой губки

Бесполое размножение. Наружное почкование



Вегетативное размножение наружным почкованием наиболее характерно для морского апельсина (*Tethya aurantium*).

Группы археоцитов по выступающим длинным спикулам выползают на поверхность губки и образуют оформленную внешнюю почку. Падая на дно каждая почка дает начало молодой губке.

Экология губок

- Губки распространены всесветно от полярных областей до тропиков.
- Большинство живут в спокойных, чистых водах, поскольку взвеси, приносимые течением или волнами забивают их поры, затрудняя питание и дыхание.
- Большинство губок обычно встречаются на твердой поверхности камней, но некоторые губки живут на мягких и даже жидких грунтах.
- Губки более многочисленны, но менее разнообразны в умеренных водах по сравнению с тропическими. Не исключено, что это объясняется большим количеством их консументов в тропиках.
- Стекланные губки наиболее обычны в полярных водах и на больших глубинах умеренных и тропических морей.
- Демоспонгии и известковые губки обильны и разнообразны на мелководьях внеполярных регионов.
- Губками питаются немногие организмы из-за кремневого скелета и токсичности тканей.
- Губки часто используются комменсалами.

Хищники губок



Губками питаются немногие организмы из-за кремневого скелета и токсичности тканей.



Комменсалы губок



Классификация губок

Подтип **Symplasma** (синцитиальные губки)

Класс **Стеклянные губки (Hyalospongia s. Hexactinellidae)**

1. Имеют синцитиальное строение.
 2. Спиккулы шестилучевые, образуются внутриклеточно.
 3. Склероциты не входят в состав синцития.
 4. Многие виды заякориваются в иле длинными одноосными спиккулами.
 5. Личинка трихимелла.
 6. Морские, чаще глубоководные.
- Известно 400 видов.



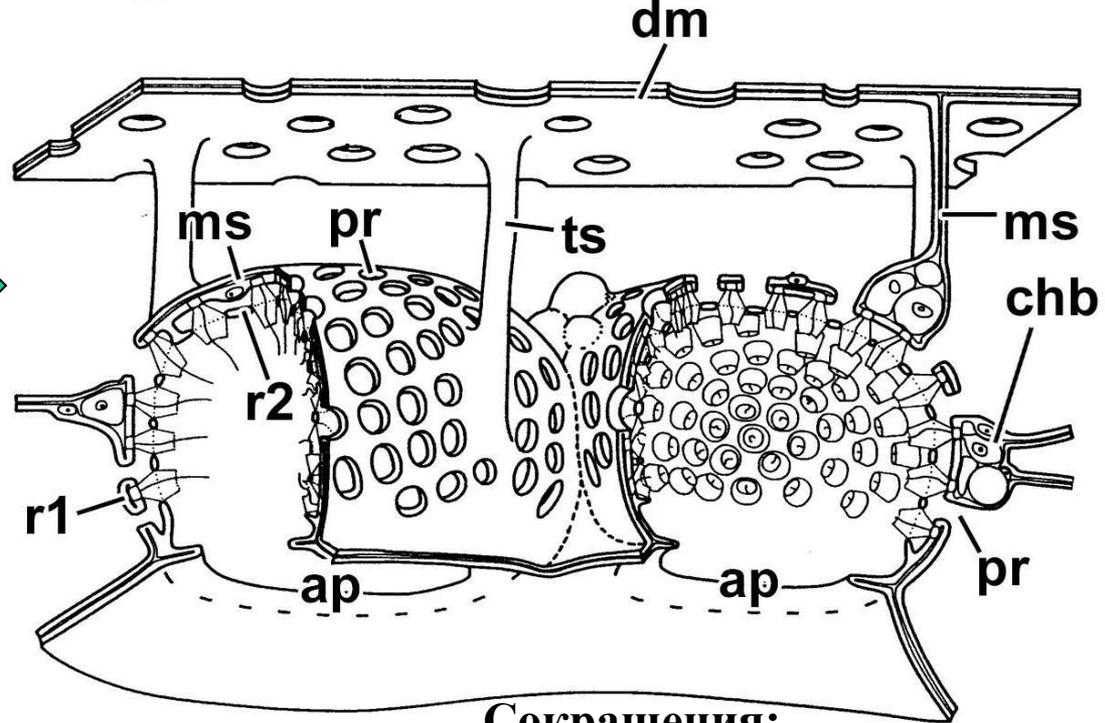
Hyaloneta sp.



Euplectella imperialis (слева) и *Megalodicopia hians* (справа)

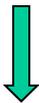
Строение синцития стеклянных губок

Хоаносома *Farrea ossa*
(по Reiswig, Mehl, 1991).

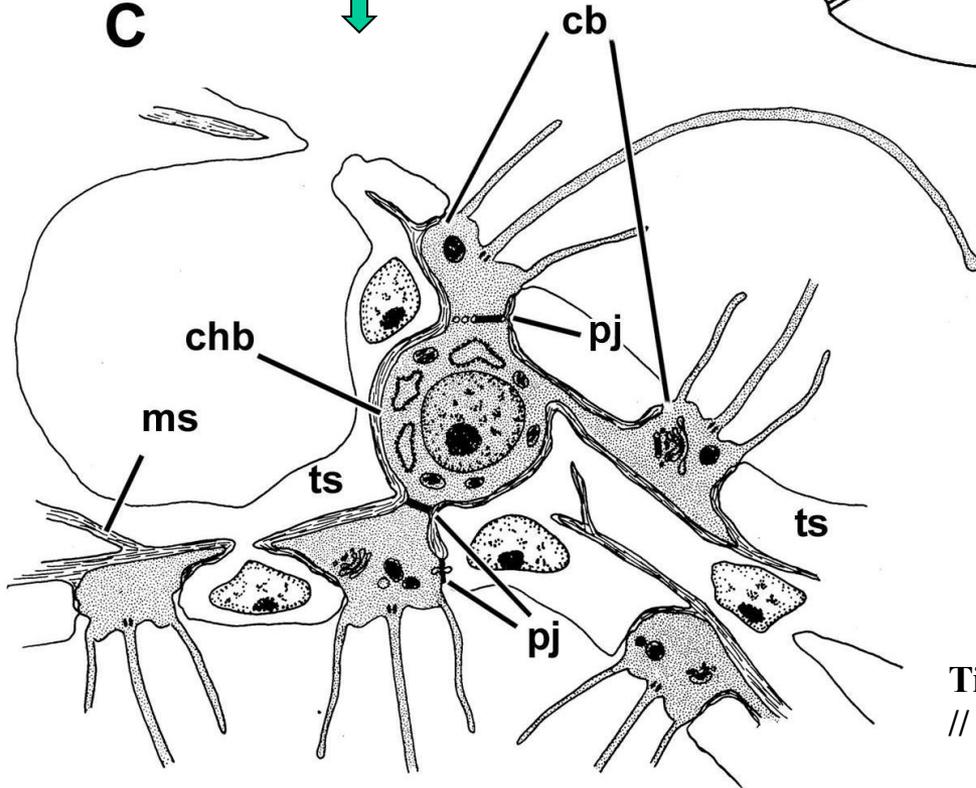


(по

Фрагмент ткани хоаносомы
Mackie, Singla, 1983).



С



Сокращения:

ap – апопиле; **cb** – воротничек;
chb – хоанобласт; **dm** – дермальная мембрана;
ms – мезохил; **pj** – клеточное соединение;
pr – прозопиле; **r1** – первичный ретикулум;
r2 – вторичный ретикулум;
ts – трабекулярный синцитий

Иллюстрации из: *Leys S.P. The Significance of Syncytial Tissues for the Position of the Hexactinellida in the Metazoa* // Integr. Comp. Biol. 2003. Vol. 43. P. 19–27.

Классификация губок

Подтип *Cellularia* (клеточные губки)

Класс Обыкновенные губки (*Demospongiae*)

1. Губки с лейкоидным типом организации.
2. Включают до 90% известных науке видов (8100 видов).
3. Скелет из кремнеземных спикул, спонгина или из того и другого.
4. Спикулы одно-, трех, четырехосные, всегда формируются внутриклеточно.
5. Мезохил хорошо развит.
6. Хоаноциты мельче археоцитов и пинакоцитов.
7. Морские и пресноводные виды.



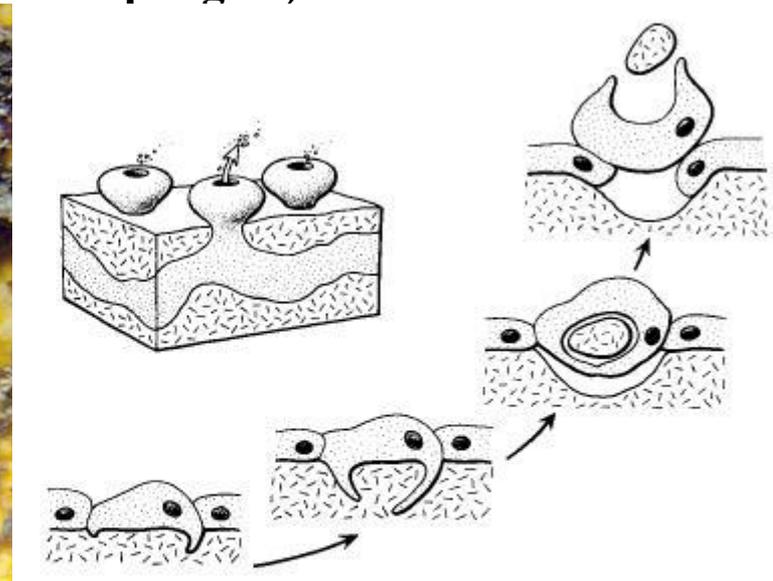
Два «наших» вида, *Ephydatia fluviatilis* (слева) и *Ephydatia muelleri* (справа).

Две формы бадяги *Spongilla lacustris*, обитающие в биотопах,



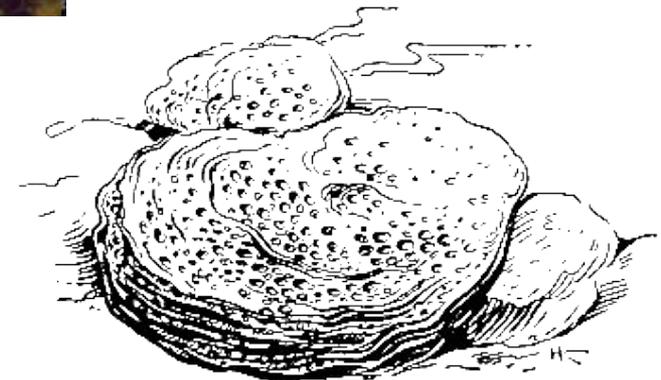
отличающихся скоростью течения воды. Сверху – бадяга, выросшая в затишном месте водоема, которое лишено воздействия течения. Снизу – особь того же вида, но обитающая на участке водоема с течением.

Класс Обыкновенные губки (Demospongiae)



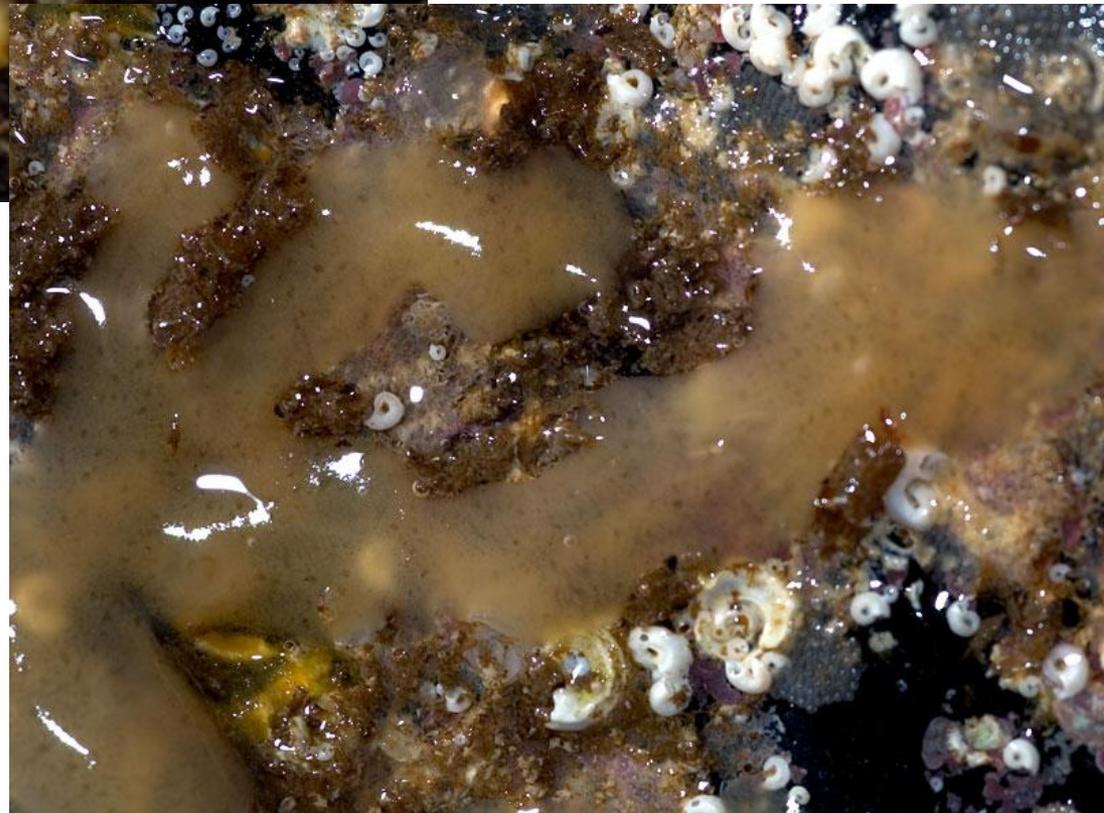
Механизм работы сверлящей губки: клетки-«травильщицы» выделяют кислоту. Так они отделяют частицы известняка, фагоцитируют их, а затем выбрасывают наружу из оскулюма

Сверлящая губка *Cliona celata* Grant, 1826 живет в ходах диаметром ок. 1 мм проделанных ею же в толще известняка. Наружу выдаются лишь участки ее тела, несущие поры и оскулюмы (более крупные отверстия). Губки с такой экологической специализацией разрушают в Мировом океане огромное количество известняка. Просверливая раковины устриц, вызывают их гибель. Опасные вредители устричных банок, на мелководье в теплых и умеренных морях; в т. ч. в Японском, Черном, Белом и Баренцевом морях.



Представители Demospongia

Плотоядная губка
Asbestopluma hypogaea на
скале в подводной
средиземноморской пещере.



Halisarca dujardini Johnston, 1842 –
один из немногих родов губок,
которые лишены и минерального, и
даже спонгинового скелета.
Подняться над субстратом нет
никакой возможности. Выглядит
неприглядно.

Классификация губок

Подтип **Cellularia** (клеточные губки)

Класс **Известковые губки (Calcarea)**

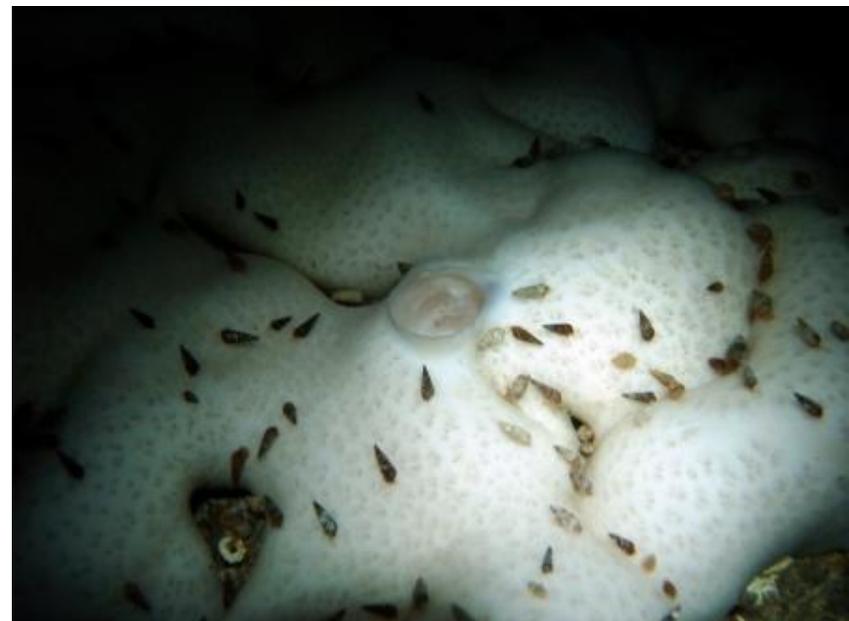
1. Губки с асконоидным, сиконоидным и лейконоидным типами организации.
2. Спикулы из кальцита, чаще всего не слившиеся трехосные, четырехосные и одноосные.
3. Каждая спикула формируется внеклеточно при участии нескольких склероцитов.
4. Мезохил тонкий.
5. Хоаноциты крупные, близки по размеру к пинакоцитам и археоцитам.
6. Личинка – амфибластула или целобластула.
7. Известно 500 морских видов.



Leuconia johnstoni (Carter, 1871)

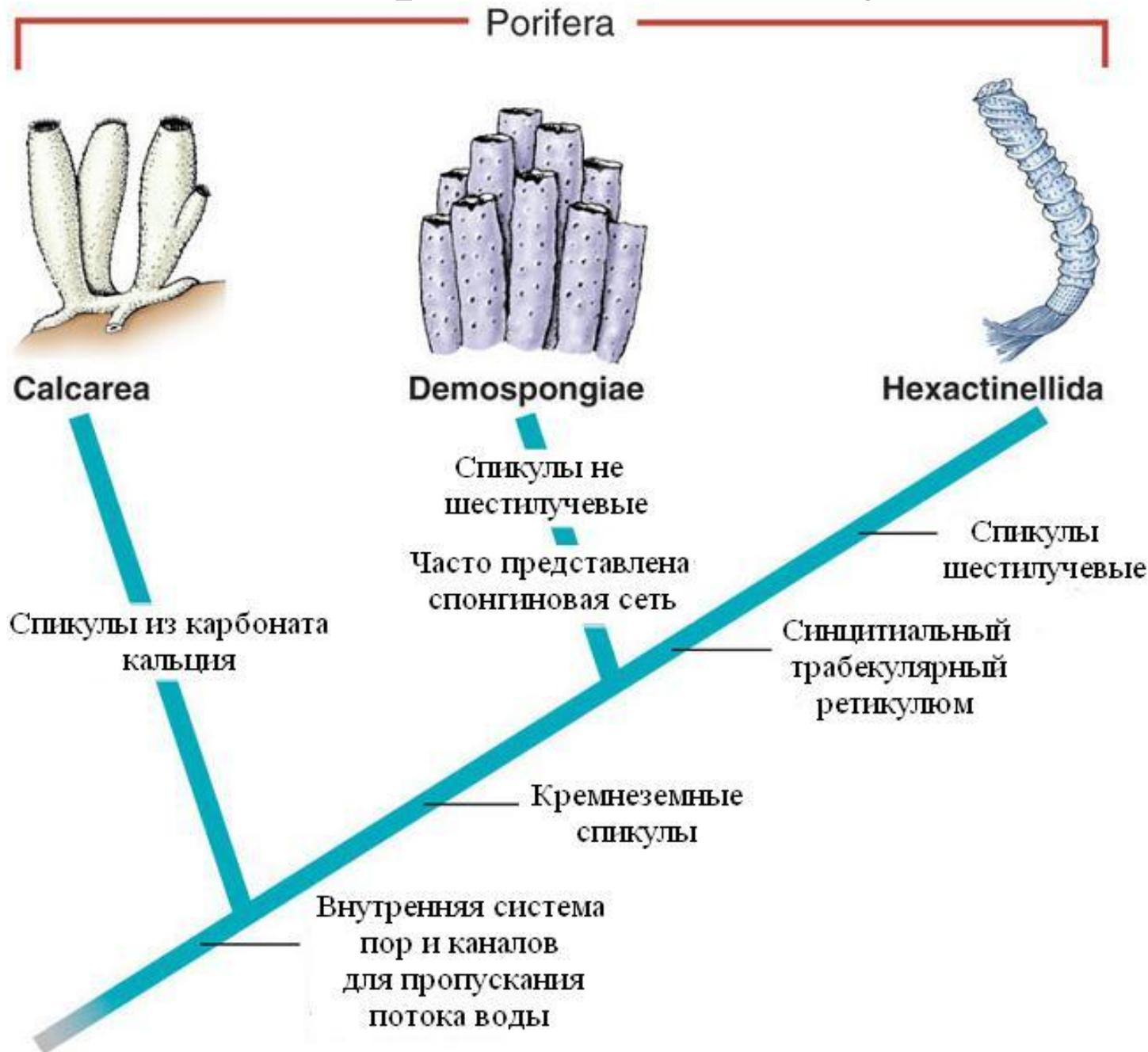


Асконоидная губка *Clathrina clathrus* (Schmidt, 1864) образует трубчатую сеть из тонких каналов



Скелет губки *Petrobiona massiliana* представляет собой плотную известковую массу

Кладограмма классов губок



Филогения губок

- Губки появились в Докембрии. Химические следы присутствия морских **демоспонгий** обнаружены в породах, образовавшихся **735 млн. лет т.н.** Первые спикулы демоспонгий известны из пород Невады возрастом в 750 млн. лет. Первые целые окаменелости губок известны в Эдиакарской фауне (580 млн. лет). Первые **стеклянные губки** появились **540 млн. лет** назад, а **известковые губки** - **530 – 523 млн. лет.**
- **Пресноводные демоспонгии** – самая молодая группа – **48 – 40 млн. лет.**
- По одной из теорий – губки произошли от хоанофлагеллят.
 - Однако, некоторые кораллы и иглокожие также обладают воротничковыми клетками, и губки обзаводятся ими позднее в индивидуальном развитии
- Исследование молекул рРНК наглядно подтверждает общность предка для воротничковых жгутиконосцев и многоклеточных.
 - **Губки и Eumetazoa – сестринские группы**, причем Porifera отделились от общего древа раньше радиально-симметричных организмов и плакозоев.

Значение губок в природе

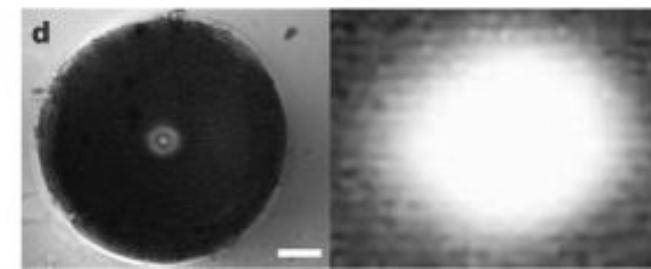
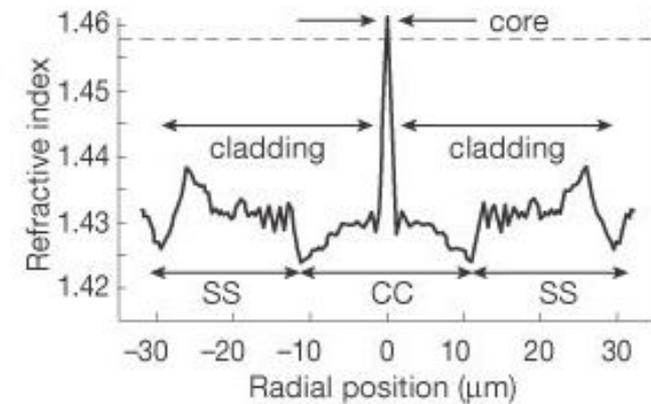
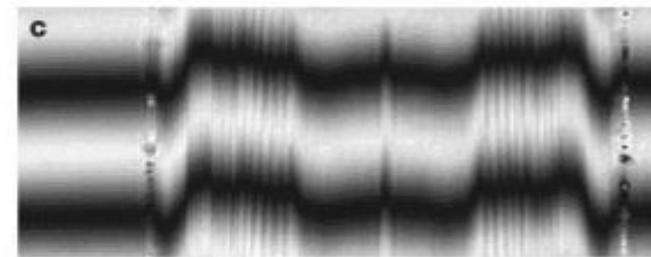
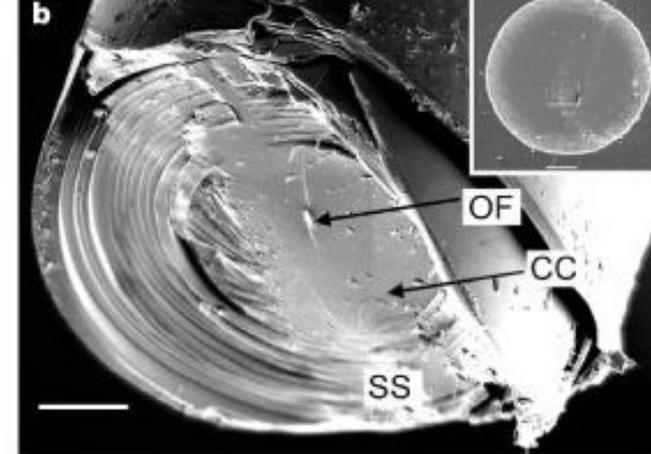
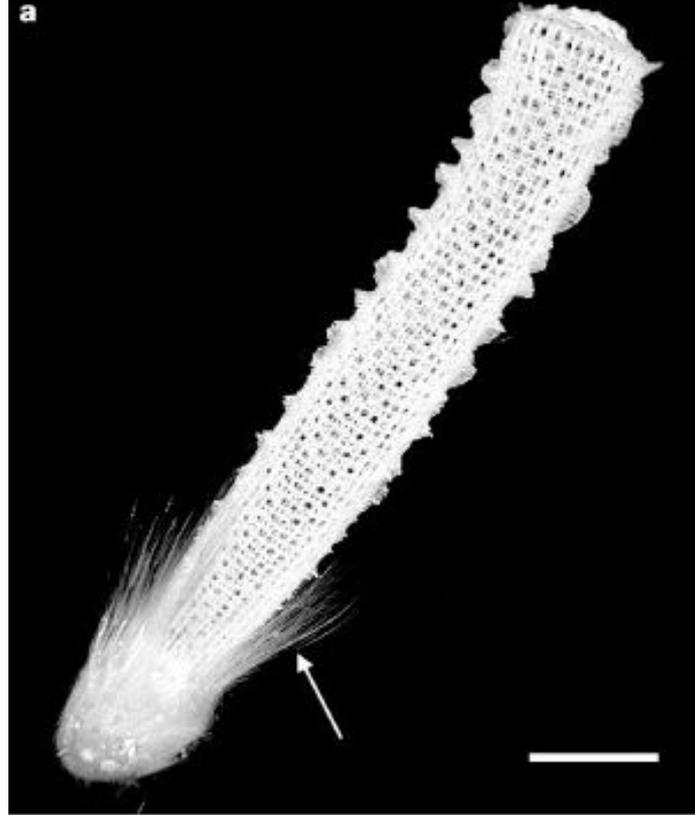
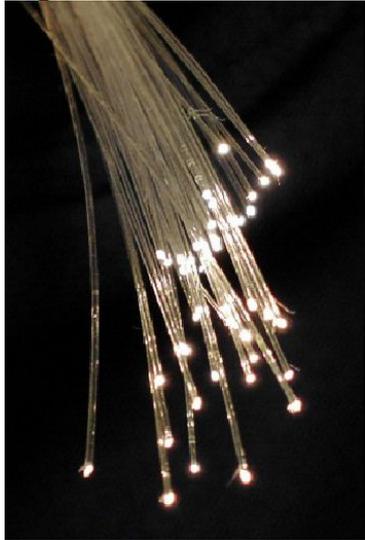
- Фильтраторы
(самоочищение воды от взвесей)
- Первичные продуценты в симбиозе с бактериями и водорослями
- Биодеструкторы
(биоэрозия, разрушение карбонатных пород, коралловых рифов, раковин моллюсков)
- Редко пищевые объекты других организмов



Редчайший случай использования губок в качестве орудия труда бутылконосым дельфином для добывания пищевых объектов из песчаного грунта. Надетая на рыло губка предотвращает травмы покровов при рытье грунта. Навык использования губок (sponging) передается от самок (spongers) к детенышам в процессе длительного обучения.

По: *Sargeant M.J. et al. (2008) Why Do Dolphins Carry Sponges? // PLoS ONE 3 (12): e3868. doi:10.1371/journal.pone.0003868*

Оптические и механические свойства спикул стеклянных губок превосходят оптоволокно, используемое в современной технике



a, Стеклянная губка в виде сетчатой корзинки с базальными спикулами (стрелка): масштаб 5 см. **b**, Механически очищенная спикула с тремя структурными зонами на скеле: OF, органическое волокно; SS, наружная слоистая оболочка; CC, центральный цилиндр. Врезка: однородное поперечное сечение ненагруженной спикулы. **c**, Интерферограмма (сверху) и соответствующий профиль показателя преломления спикулы (снизу). Пунктирная линия показывает показатель преломления стекловидного кремнезема. **d**, Волна проводится отдельными спикулами совместно с белым светом. Спикулы, залитые в эпоксид действуют как одноканальные или многоканальные волноводы (слева); свободные спикулы действуют как многоканальные волноводы (справа). Масштаб 10 μм.

По: *Aizenberg J. et al. Biological glass fibers: Correlation between optical and structural properties // PNAS 2004; 101: 3358-3363*



Практическое использование губок

Знаменитая туалетная губка (*Spongia officinallis*) добывается ныряльщиками на мелководных участках Средиземного, Мраморного и Адриатического морей. До сих пор используется при мытье. В средневековой Европе применялась в хирургии, для удаления крови при операциях. В античности использовалась также как небьющаяся посуда для питья из водоемов в походных условиях.

Практическое использование губок



Очищающие маски из бадяги

Бадяги традиционно использовались в виде молотого порошка, содержащего иголочки кремнезема, которые внедряются в верхний слой эпидермиса, вызывая местное раздражение кожных покровов, расширение подкожных капилляров. Это способствует активизации поверхностного кровоснабжения, ослаблению местных болей и обеспечивает рассасывающий эффект на пораженных местах. При применении бадяги происходит локальное освобождение биологически активных веществ: аутокидов, кининов, гистамина, простагландинов, которые способствуют заживлению поврежденных тканей, рассасыванию рубцов.



A close-up photograph of a sponge, likely Halichondria panicea, showing its characteristic yellowish-brown color and porous structure. The sponge has several prominent, thick, tubular structures that are slightly inflated at the top, giving it a somewhat finger-like appearance. The background is dark, possibly a rock or substrate, which makes the sponge stand out.

Благодарю за внимание!

Halichondria panicea (Pallas, 1766)