

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Б. И. БАЛИНСКИЙ

**ФОРМИРОВАНИЕ ДЕФИНИТИВНОГО КИШЕЧНОГО ТРАКТА
У АМФИБИЙ ПО ОПЫТАМ ЛОКАЛИЗИРОВАННОЙ ВИТАЛЬНОЙ
ПОКРАСКИ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузену 10 III 1940)

При моих исследованиях, посвященных изучению детерминации энтодермальных органов у амфибий (^{1,2,3}), мне пришлось столкнуться с тем, что нормальное развитие кишечного тракта является недостаточно изученным. В частности, отсутствуют до сих пор достаточно надежные и точные сведения о том, каково проспективное значение отдельных частей энтодермы по окончании гастрюляции, как расположен материал, идущий на построение основных энтодермальных органов, и какие именно перемещения осуществляются этим материалом при окончательном сформировании кишечного тракта. Эти данные могут быть получены путем применения введенного в эмбриологию Фогтом (⁴) метода локальной витальной покраски. Между тем этот метод к развитию энтодермы до сих пор в полном объеме применен не был. Сам Фогт проследил развитие энтодермы лишь до превращения архэнтерона во вторичную кишку (⁵). Работа Релиха (⁶) касается некоторых деталей того же периода развития.

Настоящая работа представляет собой результат опытов локализованной витальной покраски, проведенных мною над зародышами обыкновенного тритона (*Triton taeniatus*). В большинстве из описанных в этой работе экспериментов пропитанный краской (нильбляусульфатом) агар был введен через разрез в полость кишечника. После окраски агар вынимался, а рана вскоре заживала, не нарушая развития зародыша. Покраска производилась на стадии ранней нейрулы, а также на ряде последующих стадий. На стадии нейрулы архэнтерон ясно разделяется на два отдела — каудальный отдел, имеющий форму довольно узкого канала, и передний расширенный отдел. Проведенные опыты показали, что стенки расширенной передней части архэнтерона, включая и его заднюю, обращенную к желточным массам стенку, включают в себе материал ротово-жаберного, желудочного и дуоденального отдела кишечника (за исключением дорзального зачатка поджелудочной железы), а также материал начальной части тонкой кишки.

На фигуре изображен схематический план расположения материала отдельных зачатков. Как видно, ротово-жаберная энтодерма расположена в передней половине нижней стенки и в боковых стенках расширенной части архэнтерона, а также в верхней стенке, непосредствен-

но впереди отверстия суженной части архэнтерона (здесь расположен материал дорзальной стенки жаберной полости). Материал для жаберных мешков расположен в латеро-вентральной и латеральной стенке расширенной части архэнтерона. Верхние концы жаберных мешков заходят в пределы области, занятой медуллярной пластинкой. Материал зачатка желудка основной массой расположен в области отверстия суженной части архэнтерона, а отсюда постепенно сужающимися боковыми крыльями вытягивается вдоль углов между задней и боковыми стенками расширенной части архэнтерона и переходит на нижнюю стенку, где правое и левое крыло, повидимому, соединены между собою. Зачаток печени расположен в задней части нижней стенки расширенной части архэнтерона в виде растянутого поперечно узкого серпа. Зачаток двенадцатиперстной кишки занимает большую часть задней стенки расширенной части архэнтерона.

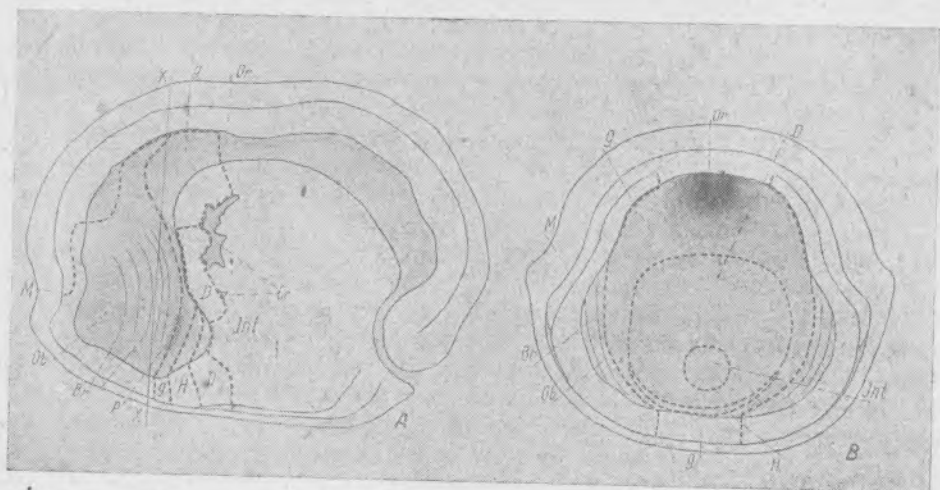


Схема расположения презумптивного материала различных энтодермальных органов на стадии нейрулы. А—вид зародыша, разрезанного по медиальной плоскости. В—вид зародыша, у которого фронтальным разрезом (по линии $x-x$ на А) удалена наиболее передняя часть. М—медуллярная пластинка. Об—ротово-жаберная энтодерма. Br—жаберные щели. G—материал желудка. P—материал легких. H—материал печени. D—материал двенадцатиперстной кишки. int—материал начала тонкой кишки. Or—отверстие, ведущее из расширенной в суженную часть архэнтерона. Cr—щели между задней стенкой расширенной части архэнтерона и основной массой желточной энтодермы.

Материал начальной части тонкой кишки расположен в нижней части задней стенки расширенного отдела архэнтерона и со всех сторон окружен материалом двенадцатиперстной кишки. Материал зачатков легких расположен в области боковых крыльев зачатка желудка на одном уровне с нижней частью зачатков жаберных мешков.

Мои эксперименты обнаружили, что полость кишки раннего зародыша, даже после полного отделения хордомезодермы от энтодермы не становится на всем своем протяжении полостью дефинитивного кишечного тракта. В состав полости дефинитивного кишечного тракта входит только передняя, расширенная часть полости архэнтерона. Полость задней части архэнтерона, его суженный канал, впоследствии между Гаррисоновскими стадиями 34 и 35, зарастает и исчезает совсем. Закрывается и отверстие, ведущее из расширенной части в суженную часть архэнтерона. При окраске энтодермального материала, лежащего вокруг отверстия, ведущего в суженную часть архэнтерона, я всегда находил впоследствии краску

в дорзальной стенке желудка. Около стадии 35 дорзальная стенка желудка, формирующаяся на месте отверстия суженной части архэнтерона, отделяется вертикальной щелью от позади лежащих энтодермальных частей. Проход из желудка в тонкую кишку образуется совершенно заново и идет по совершенно иному пути, а именно, в области так называемого «печеночного выроста», который в действительности представляет собой не зачаток одной лишь печени и желчного пузыря, как это принято думать, но зачаток всей двенадцатиперстной кишки.

При формировании кишечного тракта в энтодермальном материале происходит ряд характерных формативных движений, которые могут быть разделены на несколько групп. Первая группа движений связана с оформлением жаберной кишки и происходит в конце периода нейруляции. Эти движения были уже ранее изучены Релихом. Мои опыты в общем подтверждают данные Релиха. В частности, на моем материале можно было хорошо проследить поперечное растяжение вентральной стенки жаберной области, благодаря которому материал жаберных щелей раздвигается в стороны и вверх. Вторая группа формативных движений в энтодерме связана с общим удлинением тела зародыша и с его выпрямлением. Относящиеся сюда движения состоят в продольном растяжении, особенно вентральной стенки кишечника. Растяжение неравномерно в различных участках и особенно сильно в области желудка и двенадцатиперстной кишки. Третья группа представлена движениями, непосредственно связанными с формированием дефинитивного кишечного тракта, в частности, его желудочно-дуоденального отдела. Главной составной частью этих движений является инвагинация всей задней стенки расширенной части архэнтерона, в результате которой образуется «печеночный вырост» (двенадцатиперстная кишка). Инвагинация начинается на стадии ранней хвостовой почки. Вершина инвагинирующего мешка образована материалом, отмеченным на фигуре как материал начальной части тонкой кишки. Материал, расположенный на задней стенке расширенной части архэнтерона, при инвагинации «печеночного выроста» вытягивается вниз и назад и оказывается в дорзальной стенке кишечника. Благодаря вытягиванию средней части задней стенки расширенного отдела архэнтерона в инвагинационное углубление боковые части задней стенки сближаются между собой и складываются в виде книжки, образуя боковые стенки кишечного тракта в желудочной и дуоденальной области. При дальнейшем углублении «печеночного выроста» происходит направленное назад растяжение прилегающего к нему спереди материала, в особенности материала нижней стенки расширенной части архэнтерона, что приводит к сужению расположенных здесь зачатков, в частности, зачатка печени. При этом материал боковых крыльев зачатка желудка резко сдвигается по боковым стенкам кишечника вниз к средней линии. В результате этого движения материал желудка оказывается расположенным в виде приблизительно равномерного кольца вокруг канала кишечника, в то время как первоначально основная масса желудка лежала дорзально. Материал печени в результате всех описанных перемещений лежит в начальной части «печеночного выроста», образуя участок его вентральной стенки. В дальнейшем (стадии 34—35) материал печени выползает из состава стенки двенадцатиперстной кишки, а новая вентральная стенка в этом участке образуется за счет сближения материала боковых стенок.

В результате опытов, поставленных с другой целью, я обнаружил двух зародышей аксолотля, у которых было нарушено формирование кишечного тракта. Детальное изучение этих зародышей показало, что они могут служить интересным добавочным подтверждением выводов, сделанных на основании опытов витальной покраски. Дело в том, что у них ряд уже

вполне дифференцированных частей кишечника сохранил то расположение, которое по нашим данным занимает материал соответствующих зачатков на ранних стадиях. В частности, желудочный отдел у них не отграничен от жаберного и «желудок» представляет собой заднюю стенку полости, боковые и передняя стенка которых образованы ротово-жаберной энтодермой. Легкие расположены не медио-вентрально, но по бокам, на одном уровне с жаберными щелями, в связи с боковыми крыльями «желудка». В то же время первоначальный проход архантерона у этих зародышей закрыт, а двенадцатиперстная кишка открывается непосредственно в нижнюю часть жаберной полости, ниже «желудочной» задней стенки этой полости. Очевидно, у этих зародышей были подавлены те формативные движения, благодаря которым материал желудка и легких нормально попадает на свое окончательное место.

Интересные выводы на основании проведенных исследований могут быть сделаны о судьбе зачатков легких. Морфологически различные зачатки легких появляются при нормальном развитии в области пищевода, медио-вентрально. Между тем опыты витальной покраски показывают, что зачатки легких первоначально расположены на латеро-вентральных стенках архантерона, на одном уровне с материалом жаберных мешков. На грани между жаберным и желудочным отделом впоследствии происходит взаимное смещение энтодермального материала: жаберная энтодерма раздвигается в стороны и вверх, желудочная сдвигается вниз и к средней линии, что хорошо видно на зародышах, у которых одновременно окрашена энтодерма жаберной и желудочной областей. Зачатки легких при этом сдвигаются вниз и ложатся медио-вентрально. При нарушении формативных движений легкие могут сохранить первоначальное положение и оказаться лежащими по бокам, на уровне жаберных щелей.

Эти факты могут служить подтверждением высказанной уже в литературе гипотезы (^{7,8}) о гомологичности легких с жаберными мешками. Возможно, что утрате задней парой жаберных мешков своей первоначальной функции могло содействовать происходившее первоначально лишь у отдельных особей или групп особей захватывание материала задней пары жаберных мешков интенсивно сдвигающейся вниз желудочной энтодермой. Таким образом захваченный жаберный материал попадал в такое положение, в котором жаберные щели не могли прорваться наружу, и это могло оказаться тем первичным изменением архаллактического характера, которое послужило основой для утраты первоначальной функции жаберного дыхания и для развития новой функции.

Институт зоологии
Академии Наук УССР
Киев

Поступило
17 III 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Б. И. Балинский, ДАН, XX (1938). ² Б. И. Балинский, Збірн. досл. над інд. розв. тварин, 12, Киев (1939). ³ Б. И. Балинский, Збірн. досл. над інд. розв. тварин, 13, Киев (1940). ⁴ W. Vogt, Roux'Arch., 106 (1925). ⁵ W. Vogt, Roux'Arch., 120 (1929). ⁶ K. Röhlisch, Roux'Arch., 129 (1933). ⁷ A. Goette, Zool. Jahrb. (Anat.), 21 (1905). ⁸ M. E. Makus ch o k, Anat. Anz., 39, 42, 46 (1911, 1912, 1914).