

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЗООЛОГИЯ

Б. И. БАЛИНСКИЙ

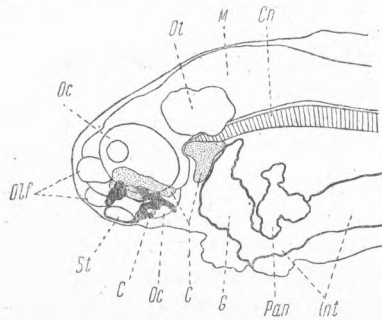
**К ВОПРОСУ О РАЗВИТИИ ЭКТОДЕРМАЛЬНОГО РОТОВОГО
ВПЯЧИВАНИЯ У АМФИБИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 6 III 1939)

Вопрос о развитии эктодермального ротового впячивания за последние годы служил предметом экспериментальных исследований нескольких авторов, работавших над зародышами различных амфибий^(1, 2, 3, 4, 5, 6, 7). К сожалению, между результатами, полученными различными авторами, имеются серьезнейшие противоречия, в частности резко расходятся данные упомянутых авторов по вопросу о времени и происхождении детерминации эктодермального ротового впячивания. На основании опытов удаления и трансплантации презумптивной ротовой эктодермы, а также опытов удаления энтодермы ротовой области, проведенных на зародышах *Amblystoma punctatum*, Адамс (l. c.) приходит к выводу, что развитие эктодермального ротового впячивания происходит в результате индукции со стороны ротовой энтодермы. Процесс индукции разыгрывается на стадии молодой хвостовой почки и, начиная с этой стадии, эктодерма ротовой области приобретает способность к самостоятельному образованию чрезвычайно рудиментарных ротовых впячиваний, лишенных полости, но образующих зачатки зубов. Маркус, который работал с зародышами бесхвостых амфибий, опытами, аналогичными опытам Адамс, доказывает, что у бесхвостых амфибий эктодермальное ротовое впячивание является уже детерминированным на стадии нейрулы и способно развиваться более или менее нормально и при отсутствии связи с ротовой энтодермой. Так как по Маркусу на стадии нейрулы ротовая энтодерма отделена от ротовой эктодермы мезодермальной прослойкой, то выходит, что об индукции эктодермального ротового впячивания энтодермой говорить не приходится. Наконец Штроер в результате разнообразных операций, на которых здесь останавливаться нет возможности, приходит к выводу, что эктодермальное ротовое впячивание индуцируется стенкой энтодермальной передней кишки на стадии между стадией средней гастролы и стадией нейрулы. Однако и в дальнейшем эктодермальное ротовое впячивание может дифференцироваться по данным Штроера только при наличии постоянной связи с ротовой энтодермой.

Значительный свет на затронутый вопрос проливают мои опыты, проведенные в весенние сезоны 1937 и 1938 гг. Опыты состояли в удалении более или менее значительных частей энтодермы зародышей на различных стадиях, начиная от стадии бластулы и кончая стадией глазных пузырей (стадии 9—21 по таблице Гаррисона). Либо удалялась целиком энтодерма (см. выше), либо удалялась только наиболее краниальная часть энтодермы — область ротовой и жаберной энтодермы. В результате во многих случаях

отсутствовал контакт между энтодермальной тканью и той областью кожной эктодермы зародыша, в которой образуется ротовое впячивание. Кроме того в нескольких случаях контакт между энтодермой и эктодермой ротовой области не устанавливался в результате нарушения гастрюляционного процесса. Уже на живых оперированных зародышах можно было видеть через некоторое время, что у части из них образовались эктодермальные ротовые впячивания. То же показало и микроскопическое изучение оперированных зародышей на срезах (фиг.). Вместе с тем обнаружилось, что результаты опыта очень различны в зависимости от стадии, на которой была произведена операция. В таблице приведено распределение подопытных зародышей по стадиям операции и показаны полученные при этом результаты. Как видно из таблицы, можно различить три периода в разви-



Графическая реконструкция головы оперированного зародыша № Uen-64 (вид сбоку), *M*—мозг, *Oc*—глаз, *Olf*—обонятельные мешки, *Ot*—слуховой пузырек, *Ch*—хорда, *C*—хрящи, *St*—эктодермальное ротовое впячивание, *G*—желудок, *Pan*—поджелудочная железа, *Int*—кишка.

тии эктодермального ротового впячивания по степени его зависимости от энтодермы. Если энтодерма была удалена до начала гастрюляции или в начале гастрюляции (стадии 9—10), т. е. до того, как ротовая энтодерма приходит в соприкосновение с эктодермой, то эктодермальное ротовое впячивание вообще не образуется. Только в одном случае (Uen-9) небольшое ротовое впячивание образовалось после операции на стадии 10+. Однако в этом случае в протоколе была сделана пометка, что первичная кишка была уже довольно сильно развита и на переднем конце уже начала расширяться. Следовательно представляется вероятным, что энтодерма здесь уже хотя бы ненадолго имела контакт с презумптивной ротовой эктодермой и что этот контакт оказался достаточным, чтобы произвести небольшое индуктивное действие. Что презумптивная ротовая эктодерма

легко реагирует на слабые индуктивные воздействия со стороны ротовой энтодермы, показывают некоторые другие случаи, в которых контакт между эктодермой и энтодермой установился лишь на очень небольшом протяжении и в которых тем не менее иногда могло развиваться большое эктодермальное впячивание. Когда энтодерма была удалена на стадиях нейруляции (стадии 14—17), т. е. после того, как ротовая эктодерма уже некоторое время находилась в контакте с стенкой энтодермальной передней кишки, тогда в ряде случаев происходило автономное развитие эктодермального ротового впячивания, достигавшего иногда значительных размеров (ср. случай Uen-64, фиг.). Однако детерминация ротового впячивания на этих стадиях является далеко не полной. Это видно из того, что в значительной части случаев эктодермальный рот не развился, а кроме того развитие рта, даже там, где оно имело место, обычно неполно. Очевидно на этих стадиях энтодерма продолжает влиять на ротовую эктодерму, и это влияние еще имеет существенное значение для развития эктодермального рта. Наконец после операций на стадиях поздней нейрулы (замыкание нервной трубки) и глазных пузырей (стадии 18—21) эктодермальное ротовое впячивание развивается автономно и при отсутствии дальнейшей связи с энтодермой, и при этом развитие эктодермального рта происходит довольно полно. В ряде случаев эктодермальное ротовое впячивание и по размерам, и по конфигурации, и по гистологической дифференцировке мало чем отличается от нормального. Развитие ротового впячивания приближается

Развитие эктодермального ротового впячивания при
отсутствии контакта с ротовой энтодермой

Стадия операции	Эктодермальное ротовое впячивание отсутствует	Эктодермальное ротовое впячивание образовалось		
		Отверстия наружу нет	Узкая полость с маленьким отверстием	Большая полость с широким отверстием (сравнительно нормальный рот)
9	Uen-35, Gen-109, Gen-214, Uen-46, Uen-47, Uen-50			
10	Uen-4, Uen-7, Uen-13, Uen-25, Uen-30, Uen-43, Uen-53	Uen-9		
11	Uen-21			
12				
13				
14	Ent-376, Uen-66, Uen-70, Uen-72, Uen-74	Uen-69	Ent-468	Uen-64
15	Ent-377, Ent-441, Uen-71		Uen-55, Uen-60, Uen-62	
16	Uen-58, Uen-75	Ent-457		
17	Uen-57, Uen-76			
18	Uen-77		Uen-67	Uen-65
19		Uen-59		Uen-54
20				
21				Uen-61, Uen-68

к типу самодифференцировки, по крайней мере в отношении энтодермы, так как эктодермальное ротовое впячивание вступает в тесные взаимоотношения с другими частями головы (обонятельные мешки, скелетные части). Все же и на этих стадиях сильные нарушения могут затормозить и даже подавить развитие эктодермального рта. В моем материале такое подавление развития эктодермального рта произошло, правда, только в одном случае (Uen-77), случае не вполне достоверном: согласно протоколу здесь был нечаянно оборван кусок энтодермы, быть может как раз ротовой энтодермы. Полученные мною результаты позволяют объединить и обобщить как будто противоречащие друг другу результаты, полученные ранее

цитированными исследователями. Прежде всего следует отметить отсутствие принципиального различия в развитии эктодермального рта между хвостатыми и бесхвостыми амфибиями. И у хвостатых амфибий (мои данные), и у бесхвостых амфибий (данные Маркуса) уже на стадии нейрулы эктодерма способна образовать ротовое впячивание и при отсутствии контакта с энтодермой. Маркус считает, что способность эктодермы образовать ротовое впячивание возникает на этих ранних стадиях совершенно независимо от энтодермы. Однако это его мнение основано лишь на том, что будто бы на стадии нейрулы энтодерма и эктодерма ротовой области разделены прослойкой из мезодермы, а контакт между ними устанавливается лишь позже. Это утверждение Маркуса совершенно невероятно и находится в прямом противоречии с данными Фогта по гастрюляции у бесхвостых амфибий⁽⁸⁾. Совершенно очевидно, что и у бесхвостых так же, как и у хвостатых амфибий, контакт между энтодермой и эктодермой в ротовой области наступает на стадии поздней гастрюлы. Именно в это время и имеет место индуктивное воздействие со стороны ротовой энтодермы, в результате которого происходит развитие эктодермального ротового впячивания. С этого времени появляются первые начатки способности эктодермального рта к автономному развитию, причем эта способность в дальнейшем постепенно возрастает. Что Штроер не мог обнаружить этого автономного развития рта, а Адамс его обнаружила лишь в незначительной степени и на значительно более поздних стадиях, объясняется значительной травматизацией эктодермального материала в их опытах: Адамс удаляла ротовую энтодерму сквозь дыру, прорезанную как раз на месте рта; Штроер испытывал способность ротовой эктодермы к самодифференцировке только в опытах трансплантации, в которых он не только отделял ротовую эктодерму от ротовой энтодермы, но еще и травматизировал ее, а может быть и подвергал индуктивным воздействиям в новом окружении. Сказанным я не хочу отрицать возможности существования некоторых количественных отличий в развитии ротового впячивания у хвостатых и бесхвостых амфибий, которые касаются прежде всего скорости, с которой стабилизируется детерминация этого органа.

Институт зоологии
Академия Наук УССР.
Киев.

Поступило
8 III 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. Adams, J. Exp. Zool., 40 (1924). ² E. Adams, J. Exp. Zool., 58 (1931). ³ E. Marcus, Zool. Jb. Abt. An. Ont., 52 (1930). ⁴ E. Marcus, Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol., 49 (1931). ⁵ E. Marcus, Zool. Jb. Abt. An. Ont., 55 (1932). ⁶ E. Marcus, Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol., 52 (1933). ⁷ W. F. H. Ströer, Roux' Arch., 130 (1933). ⁸ W. Vogt, Roux' Arch., 120 (1929).