

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Б. И. БАЛИНСКИЙ

**ВЗАИМООТНОШЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ КОРРЕЛЯЦИЙ
В РАЗВИТИИ ЭКТОДЕРМАЛЬНОГО РОТОВОГО ВПЯЧИВАНИЯ
У АМФИБИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 22 IV 1940)

В моей предыдущей работе (1) мною были приведены данные, касающиеся зависимости между развитием эктодермального ротового впячивания и энтодермой ротовой области. Эти данные показывают, что, вступая в контакт с эктодермой, энтодерма ротовой области оказывает на нее индуктивное воздействие, вызывающее развитие эктодермального ротового впячивания. После установления контакта между эктодермой и энтодермой в ротовой области эктодерма приобретает способность к автономному развитию ротового впячивания, которое происходит и в случае последующего удаления ротовой энтодермы и притом тем полнее, чем более длительное время продолжался контакт между эктодермой и энтодермой.

Во время операционного сезона 1939 г. я провел еще значительное число опытов, посвященных тому же вопросу, и получил материал, который позволяет еще дальше углубить наши познания о развитии эктодермального ротового впячивания. Опыты, как и прежде, состояли в удалении значительных частей энтодермы, включая и энтодерму ротовой области у зародышей тритона (*Triton taeniatus*) на различных стадиях развития (от стадии бластулы до стадии хвостовой почки, по таблице Гаррисона—стадии 9—25). Результаты всех опытов (включая и прежние) приведены в сводной таблице (табл. 1). Благодаря увеличению количества материала (больше чем втрое) и заполнению пробелов по некоторым стадиям общая картина результатов получается вполне определенной. Наши данные демонстрируют очень постепенное возрастание детерминации эктодермального ротового впячивания.

До начала гаструляции (стадия 9) способность к автономному развитию эктодермального ротового впячивания отсутствует. Затем эта способность появляется, постепенно возрастает (что выражается как в повышении относительного числа образовавшихся ротовых впячиваний, так и в приобретении ими более совершенной дифференцировки), наконец, начиная со стадии 21, рты после удаления энтодермы образуются всегда и при этом большей частью хорошо развитые. Приведенные до сих пор факты вполне согласуются с предположением, что ротовое впячивание индуцируется ротовой энтодермой и его детерминация возрастает с возрастанием длительности воздействия индуктора.

Совершенно новые соотношения обнаружались, однако, когда я попытался выяснить, от чего зависит неодинаковость в поведении отдельных зародышей на тех стадиях (стадии 10—20), когда детерминация эктодермального ротового впячивания уже появилась, но не закрепилась оконча-

Таблица 1

Развитие эктодермального ротового впячивания при удалении ротовой энтодермы в зависимости от стадии операции

Стадия операции	Между эктодермой и энтодермой в ротовой области возобновился контакт	Между экто- и энтодермой нет контакта			
		Ротового впячивания нет	Ротовое впячивание есть		
			Рот очень рудиментарный	Рот уменьшенный	Рот почти нормальный
9	12	12	—	—	—
10	—	10	1	—	—
11	9	13	1	1	—
12	11	12	1	—	—
13	5	7	2	—	—
14	—	7	1	1	1
15	1	3	—	4	1
16	1	2	1	—	—
17	—	3	—	—	—
18	1	1	—	1	1
19	2	1	2	1	1
20	—	1	—	2	1
21	—	—	—	—	3
22	—	—	1	1	3
23	—	—	—	1	1
24 и 25	—	—	—	—	3

тельно, когда я поставил вопрос: почему на одной и той же стадии при удалении энтодермы у одного зародыша развивается эктодермальное ротовое впячивание, а у другого оно не развивается. Изучение подопытных зародышей обнаружило, что наличие или отсутствие эктодермального ротового впячивания тесно связано со степенью нормальности развития всей головы зародыша в целом. При удалении материала передней части архентерона в моих опытах возникали различные дефекты в развитии головы, представляющие собой различные степени циклопии. При небольшом дефекте парные органы головы лишь сближены, или имеется одна непарная ноздря, или, наконец, глаза частично слиты, но имеют два зрачка (синофтальмия). При более сильных дефектах наблюдается полная циклопия, иногда обонятельные мешки отсутствуют вовсе. При еще больших дефектах исчезают и глаза, а иногда отсутствует и область слуховых пузырьков, так что от головы не остается и следа. Оказалось, что при наличии такого рода дефектов развитие эктодермального ротового впячивания чрезвычайно затруднено и обычно рот отсутствует совсем. Зависимость в дифференцировке эктодермального рта от развития всей головы в целом ясно выступает, если свести вместе все случаи, в которых была вполне успешно удалена энтодерма ротовой области, и разбить этот материал не по стадиям операции, а по степени дефектности невральнй части головы.

В табл. 2 зависимость в развитии рта от развития головы в целом выступает настолько ясно, что можно было бы подумать, что контакт с энтодермой вообще не играет здесь никакой роли и развитие рта целиком определяется развитием головы в целом. Однако этот вывод был бы неправильным. В некоторых случаях контакт между эктодермой и энтодермой в ротовой области после операции возобновляется, и тогда, несмотря иногда на очень значительные дефекты в невральнй части головы (полная циклопия; отсутствие всей передней части головы с обонятельными мешками, гла-

Таблица 2

	Рот отсут-ствует	Рот недораз-витой	Рот раз-вит более нормаль-но
Невральная часть нормальна	0	9	15
Слабый циклопический дефект	11	9	0
Сильный циклопический де-фект	25	2	0
Глаза (а иногда и вся голова) отсутствуют	36	2	0

зами, передним и промежуточным, а отчасти и средним мозгом), образовались эктодермальные ротовые впячивания. Таким образом индукция со стороны энтодермы может вызвать образование эктодермального ротового впячивания и при неблагоприятной ситуации в смысле развития головы в целом.

На основании всех приведенных выше данных я прихожу к выводу, что развитие эктодермального ротового впячивания зависит от двух факторов: от индуктивного воздействия со стороны энтодермы и от фактора региональности, от которого зависит развитие определенных комплексов органов головы, а вместе с тем и развитие эктодермального ротового впячивания. Фактор региональности я склонен отождествить с главным продольным градиентом в теле зародыша (2). По отношению к развитию эктодермального ротового впячивания у хвостатых амфибий фактор индукции является, повидимому, основным, вызывающим образование данного зачатка, фактор региональности (градиент) со своей стороны содействует успешному развитию эктодермального ротового зачатка. По нашим опытам индукция со стороны энтодермы может вызвать развитие эктодермального ротового впячивания и при отсутствии уровня градиента, необходимого для развития всего комплекса органов переднего конца головы. Весьма возможно, однако, что некоторый минимальный уровень градиента необходим для того, чтобы развитие эктодермального рта могло иметь место. Возможно, что этим объясняется отсутствие самодифференцировки презумптивной ротовой энтодермы нейрулы при пересадке ее в туловищную область в опытах Штроера (3).

В заключение я хотел бы указать, что относительное значение обеих форм корреляции: фактора индукции и фактора региональности (градиента), повидимому, менялось в течение эволюции. Фактор региональности, который у хвостатых амфибий является второстепенным, мог быть основным фактором у низших вторичноротых животных, пока еще не выработалось индуктивное воздействие со стороны ротовой энтодермы. Так, из работ Херстадиуса (4, 5, 6) известно, что развитие эктодермального ротового впячивания у морских ежей целиком определяется системами анимально-вегетативного и вегетативно-анимального градиентов вместе со всем комплексом органов анимальной части зародыша (султан ресничек, ресничный шнур и т. д.).

Институт зоологии
Академии Наук УССР
Киев

Поступило
29 IV 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Б. И. Балинский, ДАН, XXIII (1939). ² Б. И. Балинский, Успехи совр. биол., 11 (1939). ³ W. F. H. Stroer, Roux'Arch., 130 (1933). ⁴ S. Hörstadius, Acta Zool., 9 (1928). ⁵ S. Hörstadius, Publ. Staz. Zool. Napoli, 14 (1935). ⁶ С. Херстадиус, Успехи совр. биол., 7 (1937).