

~~10895~~
1 2

ბ. ი. ბაჭინსკი

ჩანასახის განვითარება



თბილისი 1939 წ. საქმეწამომცემლობა.

5001-

ბ. ი. ბაქონიძე

მ. 3. 2015-5115

110899
2

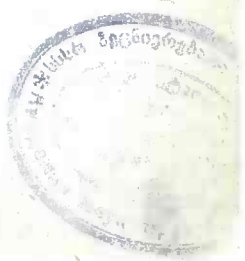
~~11371~~

რანესახის განვითარება

გვ. 10
მ. 3. 2015-5115
ბ. ი. ბაქონიძე

ОБЯЗАТЕЛЬНЫЙ
КОНТРОЛЬНЫЙ
ЭКЗЕМПЛЯР

თბილისი 1939 წ. საქართველოს მთავრობის მიერ.



ინდივიდუალური განვითარების პრობლემა

ყოველი ორგანიზმი იბადება, გაივლის განვითარების პერიოდს, ბოლოს ბერდება და კვდება. სიცოცხლე შეიძლება იყოს ხანგრძლივი და ხანმოკლე, მაგრამ სიკვდილი აუცილებელია და ჩანერგილია თვით სიცოცხლის არსში. მაშასადამე, გარდა იმ საკითხისა, თუ საიდან გაჩნდა დედამიწაზე ყველა ამჟამად არსებული ორგანიზმი, როგორ წარმოიშვნენ ისინი მკვდარ ბუნებიდან და როგორ განიცდიდნენ გარდაქმნას ევოლუციის მსვლელობაში, თავისთავად იბადება საკითხი, საიდან წარმოიშობა და რა გზით ვითარდება თვითეული ცხოველი და მცენარე და როგორ წარმოიშობა და ვითარდება ყოველი ცალკეული ადამიანი.

მართლაც და, საიდან ჩნდება ყოველი ცალკეული არსება, ცხოველთა ინდივიდი? (მცენარეების შესახებ ჩვენ ამ წიგნში ლაპარაკი არ გვექნება, აქ ჩვენს თემას შემოვფარგლავთ ცხოველების განვითარებით). ადამიანზე თუ ვილაპარაკებთ, მაშინ აღვჩნობა პასუხის გაცემა — ყველამ იცის, რომ ბავშვი ვითარდება დედის მუცელში და, რომ არ არის და არც ყოფილა ისეთი ადამიანი, რომელიც თავისი დედის მიერ არ ყოფილიყოს შობილი. მაგრამ თუ მივიღებთ მხედველობაში არა მხოლოდ ადამიანსა და ჩვენთვის კარგად ცნობილ შინაურ ცხოველებს, არამედ დაბალი საფეხურის ცხოველების სიცოცხლეს — ქვეწარმავლების, თევზების, მწერების, ჭიებისა და სხვა ამგვარ ცხოველებისას, მაშინ პასუხი ასეთი მარტივი აღარ იქნება. შედარებით ჯერ კიდევ დიდი ხანი არ არის მას შემდეგ, რაც მეცნიერებაში ისეთი თეორიები არსებობდა, რომლებიც ამტკიცებდნენ,

რომ არაყველა ცხოველი წარმოიშობა თავის მშობლებისაგან. კლასიკურ ხანაშიც, ბერძენი ფილოსოფოსების დროს, საშუალო საუკუნეებშიცა და XVII საუკუნეშიც მეცნიერები ფიქრობდნენ, რომ სხვადასხვა მარტივ ცხოველებს შეუძლიათ თავისთავად ვანვითარდნენ არაცოცხალ ნივთიერებისაგან. მაშინ სჯეროდათ, რომ თავგებს შეუძლიათ „თავისთავად“ გაჩნდნენ მტვრისაგან და ნავეისაგან, ბაყაყებსა და გველებს—ლამისაგან, სხვადასხვა მწერებს—დამბალ მცენარეებისაგან. ნახ. 1. გამოხატავს საშუალო საუკუნეების დროინდელ შეხედულებას იმის შესახებ, თუ როგორ განიცდიდნენ გარდაქმნას ხის ნაყოფები სხვადასხვა ცხოველებად: მიწაზე დაეარდნის დროს—ჩიტებად, წყალში ჩავარდნის დროს კი — თევზებად. ზოგიერთი ცხოველის (მაგალითად, მოლიუსკების) შესახებ ფიქრობდნენ, რომ მათ არ აქვთ საერთოდ გამრავლებისა და თავიანთი მსგავსის წარმოშობის უნარი, მაგრამ ისინი წარმოიშობიან მკვდარი ბუნებისაგან ახლად. რაც შეეხება ცხოველების წარმოშობას თავიანთი მშობლებისაგან, აქ განარჩევდნენ რამდენიმე წესს. განარჩევდნენ ისეთ ცხოველებს, რომლებიც შობენ ცოცხალ შვილებს (ცოცხალად მშობებლნი)—აღამიანი, ძუძუმწოვრები; ცხოველებს, რომლებიც დებდნენ „ნამდვილ“ კვერცხებს, ნაჭუჭიანებს — ფრინველები, რეპტილიები; ცხოველებს, რომლებიც დებდნენ „არანამდვილ“ კვერცხებს უნაჭუჭოვებს — თევზები, ზოგიერთი მწერი; დასასრულ ისეთ ცხოველებს, რომლებიც მრავლდებიან „ჭიების“ (მატლის, მუხლუხის) საშუალებით — უმეტესი ნაწილი მწერებისა. ასეთი შეხედულებები არსებობდნენ მრავალი წლების განმავლობაში და მხოლოდ XVII, XVIII, XIX საუკუნეებში თანდათანობით შეიცვალნენ იმ შეხედულებებით რომლებიც ამჟამადაც ძირითადად არიან მიღებული.



ნახ. 1. სურათი აღებულია XVII საუკ. წიგნიდან, გვიჩვენებს, თუ მაშინდელი წარმოდგენით როგორ ჩნდებოდნენ ფრინველები და თევზები ხის ნაყოფიდან.

კროსკოპის აღმოჩენამ და შემდეგ მისმა გაუმჯობესებამ. მხოლოდ ამის შემდეგ შეიქნა შესაძლებელი ცოცხალი არსების აგებულების

დაწვრილებით გამოკვლევა, და ამასთან ერთად ყველა იმ მნიშვნელოვანი და არსებითი სასიცოცხლო პროცესების შესწავლა, რომელთა დანახვა შეუიარაღებელი თვალით შეუძლებელია.

მეცნიერ ბიოლოგებისა და ზოოლოგების რამდენიმე თაობის ბეჯითი გამოკვლევებით გაბათილებული იქნა ის თეორია, რომლის თანახმად ჩვეულებრივ ბუნებრივ პირობებში ცხოველებს შეუძლიათ მკვდარ ბუნებიდან „თავისთავად“ წარმოიშენენ. (ეს არ უნდა ავრიოთ დედამიწაზე პირველ ცოცხალ არსებათა ისტორიულად გაჩენის საკითხში. ეს არსებანი მაშინ, „თავისთავად“ უნდა გაჩენილიყვნენ არაორგანიული მატერიიდან; მაგრამ ის ცხოველები, უეჭველად, თანამედროვე ცხოველები კი არ იყვნენ, არამედ უფრო მარტივი, შეუდარებლად მარტივი, ვიდრე ამჟამად მცხოვრები მიკრობები. ამ შედარებისთვის აღარას ვიტყვით ჭიებზე, მწერებსა და მრავალ-უჯრედოვანი ცხოველებზე). სინამდვილეში ყველა ამჟამად არსებული ცხოველი, გამოუნაკლისად, ვითარდება ჩანასახებიდან, რომელიც ცხოველის წინა თაობისაგან არის წარმოშობილი. თვით „ჩანასახები“ საკვირველად ჰგვანან ერთმანეთს. ყველა ცხოველს ორი ტიპის სასქესო უჯრედები აქვს. დედრობითი სასქესო უჯრედები — კვერცხები, და მამრობითი სასქესო უჯრედები — სპერმატოზოიდები. ცხოველების დიდი უმრავლესობის არც კვერცხს, არც სპერმატოზოიდს არა აქვს უნარი თავისთავად დამოუკიდებლად წარმოშვას ახალი არსება; ამისათვის საჭიროა, სპერმატოზოიდი შეუერთდეს კვერცხს; სპერმატოზოიდი უნდა განაყოფიეროს კვერცხი და მხოლოდ შეერთების პროდუქტი — განაყოფიერებული კვერცხი — იძლევა ახალი არსების დასაწყისს. სასქესო უჯრედების საშუალებით გამრავლებას სქესობრივი გამრავლება ჰქვია.

სქესობრივი გამრავლების პროცესები გარეგნულად თითქოს ძლიერ სხვადასხვანაირად მიმდინარეობს შალაღი და დაბალი ორგანიზაციის ცხოველებში; ამის გამო შესაძლებელი გახდა ერთმანეთში განსხვავება ცოცხლადმშობელი და კვერცხისმდებელი ცხოველებისა. მაგრამ ასეთი განსხვავებანი მეორეხარისხოვანია; სქესობრივი გამრავლება ყველა ცხოველს ძირითადად ერთნაირი აქვს.

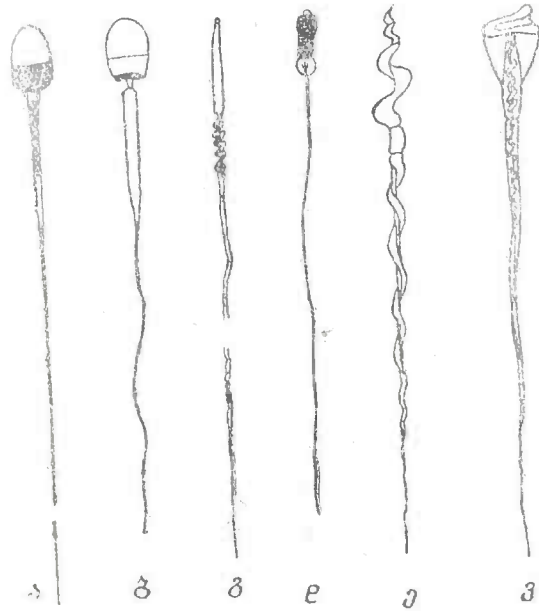
იმის მიხედვით, თუ რა პირობებში ვითარდება კვერცხი, მისი აღნაგობაც სხვადასხვანაირია. დაბალი ცხოველების, განსაკუთრებით ზღვის ცხოველების, კვერცხები ჩვეულებრივ პატარებია, შეუიარაღებელი თვალის მხედველობის სამზღვარზე არიან (მაგრამ ბევრად უფრო დიდრონია იმავე ცხოველის სხეულის სხვა დანარჩენ უჯრედებზე). მიკროსკოპში გასინჯვით ჩანს, რომ ასეთი კვერცხი

პროტოპლაზმის ბურთულაკია, აქვს ბირთვი. ამასთან ერთად არის ძლიერ დიდი კვერცხებიც მაგალითად, ფრინველების კვერცხები. მაგრამ უნდა ითქვას, რომ მომავალი ორგანიზმის ჩანასახი ზომით ამ შემთხვევაში არც თუ ისე დიდია; უწინარეს ყოვლისა, ქათმის „კვერცხში“ კვერცხუჯრედს წარმოადგენს მხოლოდ ყვითრი. ცილა, ისე როგორც ნაჭუჭი, წარმოადგენს მხოლოდ გარსს კვერცხისას, თუმცა კი ემსახურება ჩანასახის კვებას. კვერცხუჯრედის—ყვითრის—სიდიდე თავისი მხრივ დამოკიდებულია შიგ კვერცხში ჩანასახისათვის საკვები მასალის დიდი რაოდენობით დაგროვებაზე; ჩანასახი კი წარმოიშობა პროტოპლაზმიდან, რომელიც სულ მცირე რაოდენობითაა მოგროვილი ყვითრის ერთერთ პოლუსზე და რომელსაც აქვს ბირთვი—საჩანასახო ხალი. ძუძუმწოვრების კვერცხები, ისე როგორც ბევრი დაბალი ცხოველების კვერცხები, ძალიან პატარებია, რადგანაც ჩანასახის კვებას კისრულობს დედის ორგანიზმი. ადამიანის კვერცხის დიამეტრი 0,15 მმ-ს უდრის. რაც შეეხება კვერცხის ფორმას, ის ყოველთვის მრგვალია ან ოვალური, მიუხედავად იმისა, თუ როგორი ცხოველი განვითარდება აქედან. საერთოდ სხვადასხვაგვარი ცხოველების კვერცხები ხშირად იმდენად ჰგვანან ერთმანეთს, რომ მათი ერთმანეთში გარჩევა ან სრულიად შეუძლებელია, ან შესაძლებელია მხოლოდ მეორეხარისხოვანი ნიშნების მიხედვით, ისეთებით, რომლებსაც საერთო არაფერი აქვთ გარდა იმ ცხოველებს შორის არსებულ განსხვავებებთან.

აგრეთვე ძალიან ჰგვანან ერთმანეთს სხვადასხვა ცხოველების სპერმატოზოიდებიც (ნახ. 2). ჩვეულებრივ, სპერმატოზოიდები ზომით გაცილებით უფრო მცირეა, ვიდრე სულ მცირე ზომის კვერცხუჯრედიც კი. ადამიანის სპერმატოზოიდის სიგრძე 0,06 მმ-ის უდრის. „თესლის ძაჟის“ თავისებური აღნაგობის მიუხედავად, სპერმატოზოიდი მაინც ნამდვილი უჯრედია.—ბირთვიანი—ეს ბირთვი სპერმატოზოიდის თავს წარმოადგენს—და პროტოპლაზმიანი—ამ პროტოპლაზმას აქვს სპეციალიზებული აღნაგობა, მოძრაობის ფუნქციის შესაბამისი. ეს ფუნქცია კი სპერმატოზოიდს ძლიერ აქვს განვითარებული. გრძელი, მოძრავი კუდის დახმარებით სპერმატოზოიდი უახლოვდება კვერცხს და ერწყმის მას. სპერმატოზოიდისა და კვერცხის ბირთვების შერწყმით წარმოიშობა ერთი საერთო ბირთვი და ამით თავდება განაყოფიერება—კვერცხუჯრედი იძენს ახალი ორგანიზმის წარმოშობისა და განვითარების უნარს.

ასეთია, ძირითადად, როგორც XIX საუკუნის შუაწლებში გამოიკვია, სქესობრივი გამრავლების პროცესები, მაგრამ განაყოფიერ-

რება კვერცხის მხოლოდ დასაწყისია. თუ პასუხი იმ საკითხზე, თუ საი-
დან ჩნდება ყოველი ცხოველი, რომელიც ამჟამად სახლობს დედამი-



ნახ. 2. სხვადასხვა ცხოველის სპერმატოზოიდები.
ა — აღამიანისა, ბ — მაჩვისა, გ — გარეული იხვისა,
დ — თართისა, ე — ბუზიპერია ჩიტისა, ვ — ჩანთიანისა
(ობოსუმისა).

წახე; მიღებული გვაქვს იმით, რომ გამორკვეულია ყოველი ცალკეული ცხოველის წარმოშობა კვერცხიდან, მით უფრო მეტი სიძლიერით დგება საკითხი — როგორ ვითარდება კვერცხიდან მთელი, გაზრდილი ორგანიზმი. კვერცხი ხომ სრულებითა არა ჰგავს იმას, რაც მისგან შემდეგში წარმოიშობა. ამრიგად, კვერცხისა და სპერმატოზოიდის აღმოჩენამ მეცნიერების წინაშე ერთხელ კიდევ და უფრო ძლიერ დააყენა საკითხი იმის შესახებ, თუ რას წარმოადგენს თვით პროცესი კვერცხიდან ინდივიდის განვითარებისა.

ჯერ კიდევ იმ დრომდე, როცა აღმოჩენილი იყო ძუძუმწოვრების სპერმატოზოიდი და კვერცხი, ბევრად უფრო ადრე, მეცნიერების წინაშე იდგა საკითხი, თუ როგორ უალიბდება ქათმის კვერცხიდან ან

ადამიანის ჩანასახიდან რთული აგებულების მზა ორგანიზმი. მრავალი საუკუნეების მანძილზე, ბერძენ ფილოსოფოსების დროიდან XIX საუკუნის დასაწყისამდე, წამოყენებული იყო მთელი რიგი თეორიები, რომლებიც სრულიად დაშორებული იყვნენ ცხოველების კვერცხების განვითარების პროცესების კონკრეტული შესწავლას.

იმდროინდელი ყველა მეცნიერის შეხედულება ორი მიმართულებით მიმდინარეობდა. ერთს ეწოდებოდა პრეფორმაციის თეორია, მეორეს — ეპიგენეზისა.

პრეფორმაციული თეორიის მომხრენი ამტკიცებდნენ, რომ თუ ცხოველი ვითარდება კვერცხიდან, ეს იმას ნიშნავს, რომ ეს ცხოველი უკვე იყო კვერცხში მოთავსებული, წინააღმდეგ შემთხვევაში შეუძლებელი იქნებოდა იმის გაგება, თუ საიდან გაჩნდა იგი. ასეთი წარმოდგენა დასაბუთებას პოულობდა მთელ რიგ დაკვირვებებში. განსხვავება სავსებით განვითარებულ ადამიანსა და ბავშვს შორის, აგრეთვე ბავშვისა და ადამიანის ნაყოფს შორის იმ სტადიაში, როდესაც ნაყოფი უკვე საკმარისად დიდია იმდენად, რომ მასზე დაკვირვება პრიმიტიულ მიკროსკოპული ტექნიკის უზმარადაც შეიძლება, მღვთმარეობს არა აგებულებაში, არამედ ოდენობის სხვადასხვაობაში. ამრიგად, იმისათვის, რომ ნაყოფიდან განვითარდეს ჯერ ბავშვი და შემდეგ გაზრდილი ადამიანი, საჭიროა მხოლოდ გაზრდა. თვით განსხვავება სხეულის აგებულებაში (მაგალითად, მნიშვნელოვნად დიდი თავი ნაყოფისა და ბავშვისა გაზრდილ ადამიანის თავთან შედარებით, და მათ შესაბამისად უფრო მოკლე კიდურები) შეიძლება აიხსნას სხეულის ნაწილების არათანაბარი ზრდით. თუ გავავრცელებთ ამ დაკვირვებებს განვითარების უადრეს სტადიებზე, პირველად ჩანასახსა ან კვერცხზე, მაშინ შეიძლება გამოვიტანოთ დასკვნა (რომელიც, როგორც ეხლა ვიცით, სწორი არ არის), რომ ადამიანისმაგვარი რაღაც, ადამიანის ყველა ნაწილების მქონე, იმ ჩანასახშიც იყო, რომელშიც არ შეიძლებოდა უშუალოდ დანახვა სხეულის განცალკევებული ნაწილებისა მათი სიპატარავის გამო. მეორე მხრით, მეცნიერთათვის ცნობილი იყო, რომ ჭუპრში, რომლიდანაც პეპელა უნდა გამოიჩეკოს, თუ ჭუპრს ბეჭითად დავაშუშავებთ, შესაძლებელი ხდება დანახვა მომავალი პეპელის ფრთებისა, დაკეცილებისა, დახვეულებისა და უღვაშებისა და ფეხებისა, რომლებიც პარკის გარეგნული დათვალეირების დროს უხილავნი არიან. ასევე, ყვავილის კვირტში, მის გაშლამდე ჯერ კიდევ დიდი ხნით ადრე, უკვე შესაძლებელია აღმოჩენა მომავალი ყვავილის ფურცლებისა, მტვრიანისა და ბუტკოსი, მაგრამ ამათიც დახვეულისა, დაკეცილისა, რომლებსაც

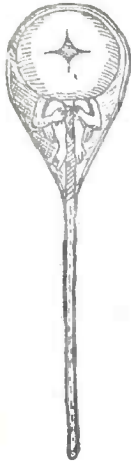
ნაწილობრივად აგრეთვე ჯერ კიდევ ვერ მიუღწევიათ მომავალ ოდენობამდე და რომლებიც შეუღებავნი არიან.

ასეთი ანალოგიური მაგალითები იძლეოდა საბუთს იმის სასარგებლოდ, რომ ცხოველის ჩანასახში ან კვერცხში უკვე არის ყველა ნაწილი, ყველა ორგანო მომავალი ორგანიზმისა, მაგრამ პატარები და შეკუმშულები, რომლებიც შემდეგში მხოლოდ უნდა გაიშალნენ, გასწორდნენ და გაიზარდნენ ნორმალურ ოდენობამდე; ინდივიდის მთელი განვითარება ამ შემთხვევაში წარმოადგენს გაშლასა და ზრდას, და ორგანიზმის ნაწილების არა ახლად წარმოშობას.

ცხოველების კვერცხუჯრედისა და სპერმატოზოიდის აღმოჩენის შემდეგ, სწორედ ამათში დაიწყეს ძებნა იმ პატარა ცხოველებისა ან ადამიანისა, რომლებიც შემდეგში უნდა გარდაქმნილიყვნენ გაზრდილ ინდივიდებად. ამასთანავე მეცნიერები გაიყვენ ორ ბანაკად. ერთი ჯგუფი მეცნიერებისა ამბობდა, რომ პატარა მომავალი ორგანიზმი მოთავსებულია კვერცხუჯრედში, სათესლე სითხე კი მხოლოდ სტიმიულს აძლევს მის განვითარებასო (თვით სპერმატოზოიდებს მაშინ თვლიდნენ პარაზიტებად, რომლებიც სცხოვრობდნენ ამ სითხეში). მეორე ჯგუფი მეცნიერებისა კი, პირიქით, თვლიდა, რომ პატარა ორგანიზმი მოთავსებულია სპერმატოზოიდში, ხოლო კვერცხი წარმოადგენს საკვები ნივთიერებების მარაგს; აუცილებელს პატარა ორგანიზმის ზრდისთვისო. ჩვენ მოგვყავს ამ ბანაკის ერთი მეცნიერის მიერ დახატული სურათი, რომლითაც მან გამოიხატა, თუ როგორ აქვს მას წარმოდგენილი სპერმატოზოიდის აგებულება (ნახ. 3).

ადილი გასაგებია, თუ რამდენად არადამაკმაყოფილებელია პრეფორმაციული თეორია. პრეფორმაციული თეორიის კრიტიკას ჩვენ კიდევ დავუბრუნდებით, მხოლოდ ეხლა აუცილებელია აღვნიშნოთ ერთი გართულება, რომელსაც იწვევს პრეფორმაციული თეორია მისი ლოდიკურად თანმიმდევრობით გატარების დროს. საქმე იმაშია, რომ თუ კვერცხში ან სპერმატოზოიდში ან, საერთოდ, ცხოველისა ან ადამიანის ჩანასახში უკვე არსებობს ყველა ორგანო, მაშინ უნდა არსებობდეს სასქესო ორგანოები, ხოლო ამ ორგანოებში შემდეგი თაობის ჩანასახები. ამ ჩანასახებში კვლავ ჩანასახი ყველა ორგანოსი მომდევნო თაობისა, მათ რიცხვში სასქესო ორგანოების ჩანასახები კიდევ მომავალი თაობისა თავისი ორგანოებით და ასე შემდეგ დაუსრულებლივ. თუ ამავე მსჯელობას გავატარებთ უკუმინარტოლებით, უნდა ვაღიაროთ, რომ ყველა ეხლანდელი ცხოველი და ადამიანი მოთავსებული იყო თავის წინაპრების სასქესო უჯრედებში. ეს არის

„ჩაწყობის თეორია“, რომელიც წარმოადგენს თავის ლოლიკურ ბოლომდე გატარებული პრეფორმაციული თეორიის განუხრელ ნაწილს. ჩვენი შეხედულების მიხედვით ამ თეორიის აბსურდობა შეგნებული



ნახ.3. პრეფორმისტ კატეგორიის წიგნიდან ამოღებული სურათი, რომელიც გვიჩვენებს ადამიანის სპერმატოზოიდის აღნაგობას.

არა ჰქონდათ მის ავტორებს, რომლებიც სრულიად სერიოზულად მსჯელობდნენ იმაზე, თუ რამდენი ადამიანის ჩანასახი უნდა ყოფილიყო წინაპარი ევას საკვერცხეში. მაგრამ საერთოდ უნდა ითქვას, რომ პრეფორმაციის თეორია კარგად ეთანხმებოდა იმდროინდელ რელიგიურ შეხედულებებს, ყველა არსებულის უცვლელობის მოძღვრებას და ღვთის მიერ ყველა არსებულის ერთდროულად გაჩენის მოძღვრებას. პრეფორმაციული თეორიის ერთერთი გამომჩენილი წარმომადგენელი ჰალერი (1707—1777), თავის პოლემიკაში პრეფორმაციული თეორიის მოწინააღმდეგეების მიმართ პირდაპირ ამბობს, პრეფორმაციის თეორიისა და მისი უცვლელობის კანონის უარყოფა ქრისტიანული რელიგიის უარყოფას ნიშნავსო.

პრეფორმაციული თეორიის ფორმალურ ანტითეზს წარმოადგენს ეპიგენეზის თეორია. ეპიგენეზის თეორია უარყოფს, ვითომც კვერცხში ან ჩანასახში არის უკვე

მზა, თუმცა პატარა, ორგანიზმი. ყველაფერი, რაც ჩნდება ინდივიდის განვითარების პროცესში სრულიად ახლად ჩნდება არაორგანიზირებული მატერიიდან. ქათმის კვერცხში, ამ თეორიის თანახმად, არაფერია წიწილის მსგავსი; მაგრამ კვერცხის ნივთიერება ნაწილობრივ საკვები მასალაა, ნაწილობრივ საშენი მასალა, რომლისაგანაც საესებით ახლად, ისე როგორც აგურისაგან სახლი, შენდება ჩანასახის სხეული ყველა ორგანიზიანად. ვინაიდან ამ თვალსაზრისით, კვერცხი ან ჩანასახი სრულიად არაორგანიზებულია, ამიტომ ჩანასახის სხეულის აშენება შეუძლებელი იქნებოდა ასეთ არაორგანიზებულ მატერიისაგან, თვით ამ მატერიის ძალით, არამედ ამ მატერიისთან ერთად აუცილებელი იქნებოდა მონაწილეობა რაღაც მშენებელისა. ასეთ მშენებლად ეპიგენეზიის თეორიის მომხრენი თვლიდნენ სულიერ სასიცოცხლო დასაბამს, რასაც სხვადასხვა ავტორი სხვადასხვა სახელ-

წოდებას აძლევდა: სასიცოცხლო ძალა, არსებითი ძალა, ცხოველური სითბო, ვეგეტატიური ძალა, ენტელეხია. ეს „ძალა“ მოქმედობს შეგნებულად და კვერცხის გარდაქმნებს აძლევს მიმართულებას გარკვეულ მიზნისაკენ -- მზა ორგანიზმის აშენებისაკენ. ეპიგენეზის თეორია ასცილდა იმ საშიშროებას, რომელიც მოსდევდა პრეფორმაციული თეორიის („ჩაწყობის თეორიის“ მსგავსის) თანმიმდევრობით გატარებას, მაგრამ ამავე დროს, უარყოფამ რაიმე ორგანიზაციისა იმ საშენ მასალაში, რომლისაგანაც ვითარდება ცხოველის ჩანასახი, ეპიგენეზის თეორიის მომხრენი მიიყვანა იქამდე, რომ მათ სცნეს სასიცოცხლო ძალა, სულიერი, ბოლოსდაბოლოს ღვთაებრივი საწყისი, რომელიც წარმოადგენს აუცილებელ მონაწილეს ყოველი ცალკეული ცხოველის განვითარებაში.

როგორც ჩანს, პრეფორმაცია და ეპიგენეზს შორის დავის გადაწყვეტა უბრალოდ უნდა მომხდარიყო. ამისათვის თითქოს საკმარისია მხოლოდ ნახვა, ძლიერი მიკროსკოპის საშუალებით, თუ როგორი აგებულებისაა ცხოველის კვერცხი და სპერმატოზოიდი და განაყოფიერებული კვერცხიდან როგორ ვითარდება თანდათანობით ჯერ ჩანასახი და შემდეგ განვითარებული ცხოველი, და ამავე დროს განაყოფიერებულ კვერცხში ქონებული ნაწილების მხოლოდ გადიდება ხდება, თუ ცხოველის ორგანოები მართლაც ყოველთვის ახლად იქმნება? ამ გზით წავიდა ერთერთი უფრო გამოჩენილი წარმომადგენელი ეპიგენეზის თეორიისა კ. ფ. ვოლფი (1733 — 1794). იგი დააკვირდა წიწილის ჩანასახის განვითარებას, და მართლაც დარწმუნდა, რომ კვერცხის განვითარების დასაწყისში კიდევ არ არის ჩანასახის ცალკეული ნაწილები და რომ ცალკეული ნაწილები (ნაწლავის ლულა, ნ რუული ლულა) თანდათანობით ვითარდება უფრო მარტივი ნაწილებიდან—ჩანასახოვანი მასალის ფენებიდან. განსაკუთრებით ბევრი შრომებია დამუშავებულ XIX საუკუნის განმავლობაში ცხოველების განვითარების შესასწავლად სულ უადრესი სტადიიდან დაწყებით. ეს შრომები საკმარისად მთლიან წარმოდგენას იძლევიან აგებულების იმ ცვლილებებზე, რომლებიც ხდება სხვადასხვა ცხოველისა და ადამიანის განვითარებაში, დაწყებული სპერმატოზოიდიდან განაყოფიერებული კვერცხით და დამთავრებული სრულიად განვითარებული ახალი ინდივიდის ჩამოყალიბებით.

ეპიგენეზურ და პრეფორმაციულ თეორიებს შორის დავა ამ შრომებით კიდევ არ იყო საბოლოოდ გადაწყვეტილი (შემდეგში ჩვენ დაწვრილებით გავარჩევთ, თუ რატომ არის ასე). მაგრამ ამ ნაშრომებმა იმდენად დააზუსტეს თვით დავის საგანი, და ამავე დროს

ასწიეს იგი იმდენად მაღალ მეცნიერულ დონეზე, რომ ეს ნაშრომები, რომლებიც მხოლოდ აღწერენ კვერცხისა და ჩანასახის აგებულებას მის გარდაქმნის ყველა ეტაპზე, წარმოადგენენ საუფუძველს ყოველი შემდეგი წინსვლისათვის ცხოველთა ინდივიდების კანონზომიერ განვითარების შესწავლის გზაზე. ამიტომ ჩვენ გვიხდება შეჩერება აღწერითი ემბრიოლოგიის მონაცემებზე.

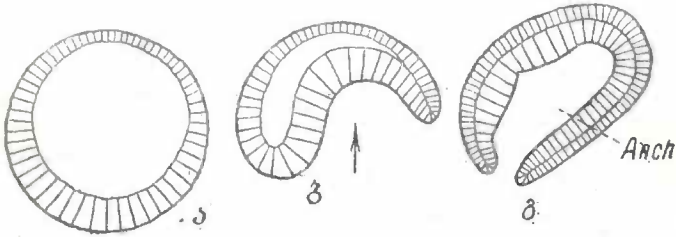
თანამედროვე თელსაზრისით კვერცხი და სპერმატოზოიდი წარმოადგენენ განსაკუთრებული სახის სპეციალიზებული და დიფერენცირებულ უჯრედებს. მშობლების სასქესო ჯირკვლებში კვერცხისა ან სპერმატოზოიდის განვითარების შესწავლის დროს შესაძლებელია გამოკვლევა იმისა, თუ როგორ გარდაიქმნებიან ჯირკვლის უჯრედები, რომელთაც დასაწყისში აქვთ მრავალ უჯრედიანი ცხოველის უჯრედის ჩვეულებრივი აგებულება, კვერცხუჯრედად ან სპერმატოზოიდად. განსაკუთრებით ღიძია, რასაკვირველია, ის ცვლილებანი, რომელთა შემწეობითაც სწარმოებს სპერმატოზოიდის განვითარება; სპერმატოზოიდის სპეციალური სტრუქტურის უმეტესი ნაწილი ჭრება განაყოფიერების მომენტში: მაგალითად, ბევრი ცხოველის სპერმატოზოიდის კუდი, რომლის საშუალებითაც მოძრაობს სპერმატოზოიდი, განაყოფიერების დროს სრულებით არ შედის კვერცხში, რჩება გარეთ და იღუპება. უეჭველად დამტკიცებულია, რომ ჩანასახის განვითარებაში მონაწილეობენ სპერმატოზოიდის მხოლოდ ბირთვი, რომელიც შეერწყმის ხოლმე კვერცხის ბირთვს და ჰქმნის ერთ საერთო ბირთვს, და უჯრედის ცენტრისა, ანუ სპერმატოზოიდის ცენტროსომასი, რომელიც მონაწილეობს განაყოფიერებულ კვერცხუჯრედის დაყოფის პროცესში. ხოლო უმეტესი ნაწილი მასალისა რომლისაგანაც შენდება განაყოფიერებული კვერცხიდან განვითარებული ჩანასახის სხეული, არის კვერცხის მასალა. თუ კვერცხის ბირთვს აქვს თავისი ექვივალენტი სპერმატოზოიდის ბირთვში, მაშინ კვერცხის პროტოპლაზმას სპერმატოზოიდის პროტოპლაზმის იმდენად უმინოვნელო რაოდენობა შეესაბამება, რომ სრულიად თავისუფლად შეგვიძლია ვთქვათ: პროტოპლაზმა, რომლისაგანაც ჩანასახი ვითარდება, არის კვერცხის პროტოპლაზმა. კვერცხის პროტოპლაზმასთან ერთად ჩანასახი იღებს ამ პროტოპლაზმაში მყოფ ყველა შიგთავსსა და ნივთიერებას: პირველყოვლისა საკვებ უვიჯარს სხვადასხვა ფორმისა და ოდენობის მარცვლების, ბელტებისა ან ფორფიტების სახით, ცხიმის წვეთებს, ჰიგმენტის მარცვლებს, აგრეთვე, ალბათ, სხვა შიგთავსსაც, რომელიც არა ჩანან მიკროსკოპში.

კვერცხუჯრედისა და სპერმატოზოიდის შეერთების შემდეგ პირველი პროცესი არის კვერცხის გაყოფა. განაყოფიერებული კვერცხი იყოფა ყველა უჯრედისათვის ჩვეულებრივი რთული, ანუ კარიოკინეტიური გაყოფის წესით. პირველად იყოფა ორ უჯრედად, ანუ ბლასტომერებად, შემდეგ ყოველი ახლად წარმოშობილი ბლასტომერი კიდევ იყოფა ორად. გამოდის ოთხი უჯრედი — ბლასტომერი; ეს ოთხი ბლასტომერი, თვითიველი იყოფა ხელახლად — გახდება რვა ბლასტომერი, შემდეგი გაყოფებით მივიღებთ — თექვსმეტს, ოცდათორმეტს, სამოცდაოთხს, ასოცდარვას და ა. შ. ბლასტომერს. კვერცხის დაყოფით წარმოშობილი ბლასტომერები ლაგდებიან ისე, რომ ჰქვნიან დახშულ სფეროს, რომლის შიგნით არის ღრუ. ასეთ ჩანასახს დაყოფის პროცესის შედეგად წარმოშობილს, ბლასტული ჰქვია. ბლასტულის კედელს ეწოდება ბლასტოდერმა, ბლასტულის შიგნით-ღრუს კი — ბლასტოცელი. ჩანასახს ბლასტულის სტადიამდე ფორმის მხრივ არ ემჩნევა რაიმე ისეთი ცვლილებები, რომლებიც მას მომავალ ცხოველს დაამსგავსებდნენ. ჩანასახის ფორმა საერთოდ რჩება ისეთ-ვე მრგვალი, როგორიც იყო კვერცხის ფორმა. ფორმის მხრივ პირველი ცვლილებები ჩანასახს ემჩნევა შემდეგ სტადიაში — გასტრულის სტადიაში. გასტრულის შემდეგ უშუალოდ მომდევნო სტადიებში ხდება ჩანასახის სხეულის გაფორმება ძირითადად. გასტრულაცია იმაში მდგომარეობს, რომ ერთშიანი ჩანასახი, როგორსაც წარმოადგენს ბლასტულა, გარდაიქმნება ორშიანი ჩანასახად. ეს გარდაქმნა მარტივ შემთხვევებში ასე ხდება: ბლასტულის ქვედა ვეგეტატიური კედლის ნაწილი შეიდრიკება ისე, როგორც ნაჩვენებია მე-4 ნახატზე. ღრუიანი სფერო გარდაიქმნება ორკედლიან ფილადა. ბლასტულის ღრუ ამით ცოტად თუ ბევრად ვიწროვდება.

ისეთ ჩანასახს, რომელსაც სხეულის კედელი ორშიანი აქვს, უწოდეს გასტრულა. გასტრულის სხეულის კედლის გარეთა შრეს ეწოდება ექტოდერმა, გასტრულის შიგნითა შრეს კი, რომლითაც ამოფენილია მისი ღრუ, ეწოდება ენტოდერმა. ექტოდერმიცა და ენტოდერმიც წარმოადგენენ ჩანასახოვან ფურცლებს. გასტრულის ღრუმ, რომელიც უშუალოდ უერთდება გარემოს, მიიღო გასტრალური ღრუს, ანუ პირველადი ნაწლავის ღრუს სახელწოდება. ამ ღრუში შესასვლელმა ხერეღმა კი მიიღო პირველადი პირის ანუ ბლასტოპორის სახელწოდება.

თუ ბლასტულის აგებულებას ჯერ არ ეტყობა რაიმე დამოკიდებულება მომავალი ცხოველის აგებულებასთან, გასტრულაზე ამის თქმა

აღარ შეიძლება. გასტრულა შეიძლება ჩაითვალოს, როგორც სულ მარტივი მრავალუჯრედიანი ცხოველი. მრავალუჯრედიანი ცხოველის მთავარი და ძირითადი ნაწილები უკვე წარმოდგენილია გასტრულაში. გასტრულის ღრუ, პირველადი ნაწლავი და შიგ ამოფენილი



ნახ. 4. ამფიოქსუსის გასტრულაციის ერთმანეთის მომდევნო სამი სტადია. ა — ბლასტულა, ბ და გ — გასტრულა, Arch — პირველადი ნაწლავის ღრუ.

შრე—ენდოდერმა მართლაც წარმოადგენენ მომწელებელი ორგანოს უმარტივეს ფორმას. ბლასტობორი თავისთავად მართლაც წარმოადგენს პრიმიტიულ პირს, და აგრეთვე ასრულებს ანალური ხვრელის როლს, საიდანაც გამოდის საჭმლის მოუნელებელი ნაწილები (მართლაცდა, დაბალ ცხოველებს, ნაწლავღრუიანებსა და ბრტყელ ქიებს არა აქვს უკანა ხვრელი და მოუნელებელი საჭმლის ნარჩენები გარეთ გამოდის იმავე ხვრელიდან, რომლიდანაც საჭმელი შედის ნაწლავის ღრუში). შემდეგი განვითარების დროს ენტოდერმის ხარჯზე ძირითადად წარმოიშობა ცხოველის მომწელებელი ორგანოები, პირველადი ნაწლავის ღრუ კი, რამდენიმე გარდაქმნის შემდეგ, უშუალოდ გადაიქცევა ხოლმე განვითარებული ცხოველის ნაწლავის ღრუდ.

გასტრულის პირველადი „პირი“ ძლიერ ბევრ ცხოველს შემდეგში გარდაექმნება ხოლმე მუდმივ პირად. ზოგიერთ ცხოველში კი, მათ რიცხვში ხერხემლიანებსაც, პირველადი „პირი“ ინარჩუნებს უკანა გასაჯლის ხვრელის დანიშნულებას, ხოლო გახდილი ცხოველის ნამდვილი პირი კი ახლად წარმოიშობა სხეულის მოპირდაპირე მხარეზე.

გასტრულის ექტოდერმა წარმოადგენს. მრავალუჯრედიანი ცხოველის სხეულის პირველად საფარს და შემდეგში მისგან ვითარდება კანი. მაგრამ კანის გარდა, ექტოდერმიდან ვითარდება ორგანოების სისტემები, რომლებიც ფუნქციონალურად დაკავშირებულნი არიან

კანთან. ესენი პირველყოფლისა არიან გრძნობათა ორგანოები, რომლებიც ვალიზიანებას იღებენ გარემოდან და ამიტომ მოთავსებულნი არიან ცხოველის სხეულის ზედაპირზე და შემდეგ კი ნერვული სისტემა, რომლის განვითარება მჭიდროდაა დაკავშირებული გრძნობათა ორგანოების განვითარებაზე.

ორი პრიმატული ჩანასახოვანი ფურცლების — ექტოდერმისა და ენტოდერმის გარდა, ცხოველთა უმრავლესობას, გასტრულაციის შემდეგ მალე, ან თვით გასტრულაციის დროსვე, უვითარდება კიდევ მესამე ჩანასახოვანი ფურცელი — მეზოდერმა. თავისი მდებარეობით მეზოდერმა წარმოადგენს შუამდებარე ჩანასახოვან ფურცელს. ის მოთავსებულია ექტოდერმასა და ენტოდერმას შორის. მეზოდერმა ვითარდება ექტოდერმისა და ენტოდერმის ნივთიერების ნაწილის გამოცალკევებით ან ორთავესაგან ერთდროულად. მეზოდერმა წარმოადგენს ყველა იმ ორგანოს ჩანასახს, რომლებიც გაზდილ ცხოველს მოთავსებული აქვს ექტოდერმასა და ენტოდერმას შორის, სახელობრ: მუსკულატურის, ჩონჩხის (განსაკუთრებით ხერხემლიანებში), გამომყოფი ორგანოების (თირკმელების), სისხლის მიმოქცევის ორგანოების, სასქესო ორგანოების.

ჩანასახოვან ფურცლებს: ექტოდერმას, ენტოდერმს, მეზოდერმს დასაწყისში არ ემჩნევათ მომავალი ორგანოების შესაბამისი ნაწილები. მაგრამ ასეთი მდგომარეობა დიდ ხანს არა გრძელდება. უშუალოდ გასტრულაციის შემდეგ, ორგანოების ნასახები იწყებენ გამოცალკევებას ცალკეულ ჩანასახოვანი ფურცლებისაგან. ექტოდერმიდან კანის ეპითელიუმის მასალას გამოეყოფა ხოლმე მომავალი ნერვული სისტემისა და გრძნობათა ორგანოების მასალა და ჩადის შიგნით კანას ზედაპირის ქვეშ. ენტოდერმული მასალა იყოფა საყლაპავი მილის, კუჭის, ნაწლავისა და საჭმლის მომნელებელი ჯირკვლების ნასახებად. მეზოდერმში გამოცალკევდება ხოლმე ცალკეული ნასახები ჩონჩხისა და კუნთებისა, გამომყოფი ორგანოებისა და სასქესო ორგანოებისა. ყოველი ორგანოს ნასახი თავდაპირველად წარმოადგენს მხოლოდ უჯრედოვან მასას, ცოტად თუ ბევრად მკაფიოდ განსხვავებულს სხვა უჯრედოვანი მასისაგან, და ფორმით მეტი თუ ნაკლები ოდენობით წააგავს მომავალი ორგანოს ფორმას. შემდეგში, ამ უჯრედოვან მასებში ხდება დიფერენციაცია ცალკეული ქსოვილებისა და უჯრედებისა, და ორგანო ღებულობს იმ აგებულებას, რომელიც შეეფარდება იმ ფუნქციას, რომელსაც ის ასრულებს გაზრდილი ცხოველის სხეულში, ასე, მაგალითად, ნაწლავის ლულის კედელში ჩნდება ჯირკვლების უჯრედები, რომლებიც საჭმლის მომნე-

ლებელ წვეწვს გამოყოფენ, ნერვული სისტემის ნასახში წარმოიშობა სპეციალურად დიფერენცირებული ნერვული უჯრედები თავიანთი მოჩაჩებით, რომლებსაც გალიზიანება გადააქვთ სხეულის ერთი ნაწილიდან მეორე ნაწილზე. ჩონჩხის ჩანასახში გროვდება მაგარი ნივთიერებები — ღრტილისა და ძვალის ნივთიერება რომლებიც ჩონჩხის ნაწილებს იმ სიმაგრეს და სიმტკიცეს აძლევს, რასაც მოკლებულნი არიან ცხოველის უჯრედები თავისთავად.

ამ პროცესს, რომლის დროსაც ჩანასახოვანი ფურცლებიდან ვითარდებიან ცალკეული ორგანოები და ცხოველის ორგანოთა სისტემები, ჰქვია ორგანოგენეზი. ვასტრულაციასთან ერთად იგი წარმოადგენს მეტად მნიშვნელოვან პროცესს ცხოველის განვითარებაში კვერცხიდან. ორგანოგენეზის ძირითადი პროცესების დამთავრების შემდეგ, ორგანიზმი, რასაკვირველია ჯერ კიდევ არ არის მზად განვითარებული, მაგრამ უკვე ჩამოყალიბებულია მისი ყველა ძირითადი ნაწილი და წარმოადგენს ნამდვილ ცხოველს, მაგრამ რამდენიმედ განსხვავებულს გაზრდილი ცხოველისაგან. ზოგიერთ შემთხვევაში განსხვავება აგებულებაში ასეთ სრულიად გაფორმებულ ჩანასახსა და გაზრდილ ცხოველს შორის ძირითადად მხოლოდ იმაში მდგომარეობს, რომ ის ბევრად პატარაა ვიდრე გაზრდილი ცხოველი, და, არა აქვს განვითარებული სასქესო ორგანოები. განვითარების შემდეგი პროცესები მდგომარეობს, პირველყოვლისა, ცხოველის ზრდასა და სქესობრივ მომწიფებაში (ამასთან ერთად ორგანიზმის სხეულში სწარმოებს მთელი რიგი შინაგანი ცვლილებები: შემდეგი დიფერენციაცია უჯრედებისა და ქსოვილების, ორგანიზმის ნაწილების ფუნქციის ცვლილებები, პროტოპლაზმის ასაკოვანი ცვლილებები და სხვა). ასე მიმდინარეობს ადამიანისა და უმალესი ხერხემლიანი ცხოველების განვითარება. სხვა ცხოველთა კვერცხიდან არა ჩნდება უშუალოდ გაზრდილი ცხოველი, არამედ ჯერ წარმოიშობა ორგანიზმი, რომელიც ცოტად თუ ბევრად მკვეთრად განსხვავდება გაზრდილ ცხოველისაგან, ე. წ. მატლი. მატლი რამდენიმე ხანს დამოუკიდებლად არსებობს და შემდეგ მკვეთრი მეტამორფოზის გზით გადაიქცევა ხოლმე გაზრდილ ორგანიზმად. ამ სახით ხდება მწერების განვითარება, მაგ., პეპლებისა, რომელთა კვერცხებიდან იჩეკება მუხლუნნი, რომელიც შემდეგში პეპელად გარდაიქმნება. ასევე ბაყაყის კვერცხიდან იჩეკება არა ბაყაყი, არამედ თავკომბალა, რომელიც წყალში ცხოვრობს რამდენიმე კვირას და თვესაც და შემდეგში მეტამორფოზის გზით გარდაიქმნება ბაყაყად.

~~1184~~ / 110895

აღწერითი ემბრიოლოგიის მიერ მოპოვებულმა მონაცემებმა დაგვა-
ნახვა, რომ პრეფორმაციის თეორია იმ სახით, როგორც იგი
არსებობდა XIX საუკუნემდე უნდა დამარცხებულიყო, რადგანაც
ძლიერ ეწინააღმდეგებოდა სინამდვილეს. ამ მხრივ მთავარია არა
მარტო ის, რომ თანამედროვე მიკროსკოპმა კვერცხში ვერ აღმოა-
ჩინა მომავალი ჩანასახის სხეულის ნაწილები, არამედ განსაკუთრე-
ბით ის არის მნიშვნელოვანი, რომ შესაძლებელი გახდა ჩანასახის
ორგანოების თანდათანობით განვითარების გამოკვლევა. ორგანოები
ყველა ერთად არ წარმოიშობა, არამედ თანდათანობით: ჯერ წარ-
მოიშობა ერთშიანი ბლასტული, შემდეგ გასტრულაციის დროს
განვითარდება სამი ჩანასახოვანი ფურცელი. მერე ჩანასახოვანი
ფურცლებიდან იწყებენ განვითარებას ორგანოები, და ისიც ყველა
ერთდროულად კი არა, არამედ ზოგი უფრო ადრე, ზოგი კი უფრო
გვიან. ეპიგენეზის თეორიის მომხრეებს, რომლებიც ამტკიცებდნენ,
ორგანიზმის ჩანასახში არ შეიძლება მისი მომავალი ნაწილების
დანიხვა, პრეფორმისტები უპასუხებდნენ, ეს ასე იმიტომაა, რომ
ჯეროთი ცალკეული ნაწილები ძალიან პატარაებია, და მეორეც ის,
რომ ისინი გამჭვირვალე არიანო. სინამდვილეში კი კვერცხ ს განვი-
თარების უადრეს სტადიაში მშვენიერად შეიძლება მისი ნაწილების
დანიხვა: ცალკეული ბლასტომერებისა, ჩანასახოვანი ფურცლებისა,
მიუხედავად მათი გამჭვირვალობისა (ზოგიერთ ცხოველში). იმავე
დროს ორგანოების ნასახებიც, რა წამს ნამდვილად იწყებენ ჩამო-
ყალიბებას, ცოტად თუ ბევრად კარგი დასანახავი ხდებათ. ამგვა-
რად, ეპიგენეზის თეორია, რომელიც ამტკიცებდა, ჩანასახის სხეუ-
ლის ნაწილები ახლად წარმოიშობიანო, უფრო ახლო გამოდგა სი-
ნამდვილესთან. ამავე დროს, ის ამტკიცებდა, ჩანასახი არაორგანი-
ზირებულ მატერიიდან ვითარდება, სწორი არ გამოდგა, რადგან
განვითარებისათვის გამოსავალ წერტილს წარმოადგენს განაყოფი-
ერებული კვერცხი, რომელიც თავისთავად არის შეცვლილი უჯრე-
დი. უჯრედი უკვე თავისთავად შეიცავს თავის ტიპურ ორგანიზა-
ციას და არ შეიძლება ეწოდოს მას არაორგანიზებული, მითუმეტეს
არ შეიძლება არაორგანიზირებული ეწოდოს კვერცხუჯრედს, რად-
გან წარმოადგენს განსაკუთრებულად დიფერენცირებულ უჯრედს.

პრეფორმაციასა და ეპიგენეზი: საკითხიც რამდენიმე ხნით საგ-
სებით მიჩქმდა. გონებაში წარმოდგენილ საგანთა სფეროში მომხდარ-
მა იმ შეფერხებამ, იმ არეულ-დარეულობამ, რომელიც ახასიათებდა
წინა პერიოდს, ადგილი დაუთმო ნაყოფიერ გამოკვლევებს და ფაქ-



ტების შესწავლას, რომლებიც ხშირად არ სცილდებოდნენ შიშველ ემპირიზმს, მაგრამ რომლებმაც მინც შესძლეს ძალიან ბევრი ახალის მოცემა. ამ მხრივ ემბრიოლოგია ჩაება XIX-ე საუკუნის ბუნებისმეტყველების კერძოდ კი ბიოლოგიის იმ ნაყოფიერ მუშაობაში, რომელმაც მოგვცა დარვინის ევოლუციური თეორია, უჯრედოვანი თეორია და მთელი რიგი სხვა განმარტებები უფრო ვიწრო მნიშვნელობისა. მაგრამ რამდენადაც უფრო სუსტებით ირყეოდა ცხოველების განვითარების დროს ფორმისა და სტრუქტურის ცვლილებების საერთო სურათი იმდენად ხელახლა წამოიჭრა საკითხი მომხდარი ცვლილებების უფრო ღრმად გაგებისა. ხელახლა წამოიჭრა საკითხი მამოძრავებელი ძალების შესახებ, რომლის საშუალებითაც კვერცხიდან ვითარდება რთულად ორგანიზებული გაზრდილი ცხოველი და კვერცხიდან ადამიანის ორგანიზმის განვითარების საკითხიც. ამასთან დაკავშირებით XIX საუკუნის დასასრულს ხელახლა წამოიჭრება საკითხი პრეფორმაციისა და ეპიგენეზის შესახებ, მაგრამ უკვე სრულად ახალ, გაზრდილ, საფუძველზე. რასაკვირველია, ეხლა უკვე აღარ შეიძლება დაპარაკი იმაზე, რომ კვერცხში მოთავსებულია უკვე მზა ორგანიზმი ყველა თავისი ნაწილებით. ექვი აღარ იყო, რომ კვერცხის აგებულება სულ სხვაა, ვიდრე განვითარებული ორგანიზმის აგებულება, რომ მასში არ არის არც ერთი ორგანო გაზრდილი ცხოველისა და რომ ორგანოები თანდათანობით ვითარდებიან ჩანასახოვანი ფურცლებისაგან, რომლებიც თითონ წარმოიშობიან მთლიანი შრიდან — ბლასტოდერმიდან.

მაგრამ მთელი საკითხის გადათვლიერება უნდა გამოეწვია ასეთ მსჯელობას: თუ ჩანასახოვანი ფურცლები წარმოიშობიან ბლასტოდერმიდან, მაშ ბლასტულაში ყოფილა ისეთი ნაწილები, რომლებიც შემდეგ გარდაიქმნებიან ცალკეულ ჩანასახოვან ფურცლებად: ბლასტოდერმაში ყოფილა ნაწილი, რომელიც შემდეგი განვითარების დროს გარდაიქმნება ექტოდერმად; ყოფილა ნაწილი რომელიც შემდეგში გადაიქცევა ენდოდერმად. მაგრამ ჩანასახოვანი ფურცლებიდან ვითარდება ცალკეული ორგანოები, მაშასადამე ყოველ ჩანასახოვან ფურცელში არსებობს მასალის ნაწილი, რომელიც შემდეგში გადაიქცევა ამათუიმ ორგანოდ. მაგალითად, ექტოდერმაში უნდა იყოს ნაწილი, საიდანაც შემდეგ განვითარდება ცხოველის ტვინი. რადგან ჩანასახოვანი ფურცლების მასალა მოთავსებულია ბლასტოდერმის მასალაში, ამიტომ მასთან ერთად იქ ჩართულია მასალაც ცალკეული ორგანოებისათვის, მათ რიცხვში მომავალი ტვინის მასალაც. თუ განვაგრძობთ ამავე მსჯელობას, შეიძლება გამოვიტანოთ

ასეთი დასკვნა: რაკი ბლასტულის მასალა განაყოფიერებული კვერცხიდან ჩნდება, მაშასადამე, მომავალი ტვინის მასალაც მოთავსებული უნდა იყოს უკვე კვერცხის მასალაში და იქვე უნდა იყოს მასალაც ყველა დანარჩენი ორგანოებისათვის. მართლაც, როგორც შემდეგ დავინახავთ, გამოკვლევის სპეციალური მეთოდების დანერგვით შესაძლებელი ხდება ცხოველების ემბრიონებში იმის გამოკვლევა, თუ კვერცხის რომელი ნაწილიდან შემდეგი განვითარების დროს ვითარდება ცხოველის ცალკეული ორგანო.

ამგვარი ფაქტებისა და მსჯელობის საფუძველზე დაიბადა აზრი, რომ კვერცხში არის ნივთიერებები ან ნასახები, კანონზომიერად განაწილებულნი, და ყოველ მათგანს აქვს უნარი წარმოშვას ცხოველის ერთი გარკვეული ორგანო. მაშინ, კვერცხის განვითარება სხვა არაფერი იქნებოდა, თუ არა გაუდაქმნა ყოველი ცალკეული ნასახისა, ან ორგანოს წარმოშობი ნივთიერებისა შესაფერ ორგანოდ, ხოლო განვითარებული ორგანიზმი იქნებოდა უბრალო ჯამი ასეთი გზით წარმოშობილი ყველა ორგანოსი. ასეთმა წარმოდგენამ მიიღო ნეოპრეფორმიზმის სახელწოდება (ძველ დროის უხეში პრეფორმიზმისაგან განსასხვავებლად). რასაკვირველია, აქ ლაპარაკიც კი არ არის კვერცხში მოთავსებულ მზა ორგანიზმზე, ყველა თავისი, მზა, მაგრამ მხოლოდ პატარა ორგანოებით. მაგრამ მაინც ნეოპრეფორმიზმის შეხედულების თანახმად, სტრუქტურის მთელი მრავალნაირობა უკვე წარმოდგენილია კვერცხში როგორც ცალკეული ორგანოების ნასახების ან ორგანწარმოშობი ნივთიერებების უხილავი მრავალნაირობა, რომელიც განვითარების დროს გარდაიქმნება ხილულ მრავალნაირობად. ეს არის იგივე „მკვდარი, მშრალი კონცეპცია... განვითარებისა... მხოლოდ როგორც გამეორებისა“ (ლენინი: „დიალექტიკის სკიოტისათვის“). ეს კონცეპცია მთლიანად ვერ აგვაცდენს „ჩაწყობის თეორიის“ სიმწელებსაც. მაგრამ თუ ძველი, უხეში პრეფორმიზმის დამარცხება შესაძლებელი იყო უბრალო თვალისგადევნებით იმაზე, თუ თანდათანობით როგორ რთულდება განვითარებაში მყოფი ჩანასახის აგებულება, სამაგიეროდ ამ გზით არ შეიძლება სავსებით დამარცხება ახალი, გაუმჯობესებული თეორიისა, რომელიც აგებულია უკვე აღწერითი ემბრიოლოგიის გათვალისწინებით. ახალი თეორიის შესამოწმებლად საჭირო შეიქნა სხვა, გამოკვლევის ახალი მეთოდის ხმარება — ექსპერიმენტი.

სულ უბრალო ექსპერიმენტი, რომელსაც შეეძლება პასუხის გაცემა საკითხზე: არის თუ არა კვერცხში ცალკეული ნასახები ან. მომავალი ჩანსახის თვითიული ორგანოსათვის განსაკუთრებული სახით განაწილებული ნივთიერებები, მდგომარეობს იმაში რომ კვერცხის მასალის ნაწილის სიკვდილის ან მოშორების შემდეგ გამოირკვევს როგორი ჩანსახი განვითარდება დარჩენილი ნაწილიდან, ექნება თუ არა ამ ჩანსახს ის ნაწილები ან ორგანოები, რომლებიც შეესაბამებიან კვერცხის მოშორებულ ან მოკლულ მასალას.

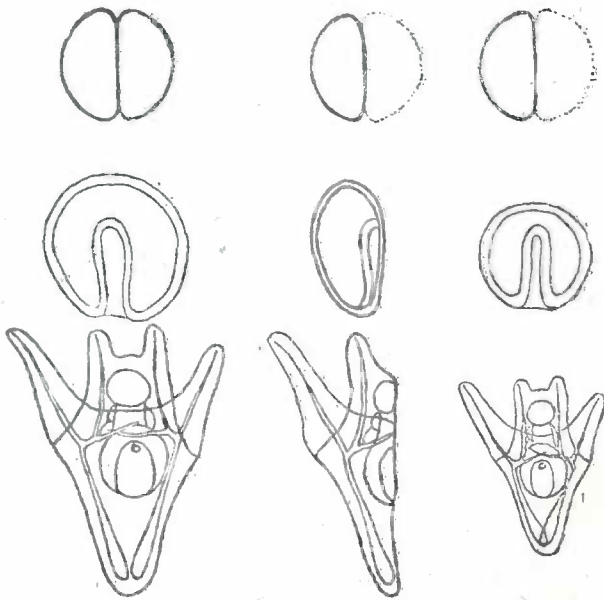
ასეთი ცდის შესრულება შედარებით ადვილად შესაძლებელი იქნება მაშინ, როდესაც კვერცხი უკვე იწყებს დაყოფას, და კვერცხის მასალა თავისთავად იწყებს განაწილებას ცალკეულ ბლასტომერებად. სწორედ ამ სტადიებზე იყო ნაწარმოები მთელი რიგი ექსპერიმენტული მუშაობა, როდესაც XIX საუკუნის 80 იან წლებში გამოჩენილი ანატომისა და ემბრიოლოგის ვილჰელმ რუხს ინიციატივით, ემბრიოლოგია, კვერცხის განვითარებაში მიმდინარე ხილული ცვლილებების გამოკვლევადან და აღწერიდან, გადავიდა ჩანსახის განვითარებას პროცესების მიზეზებისა და პირობების უფრო ღრმა შესწავლაზე, და ამისათვის ფართოდ იქნა გამოყენებული ექსპერიმენტული მეთოდი. დაყოფის პროცესში მყოფი კვერცხის ცალკეული ბლასტომერების მოკვლათა და იზოლაციით მალე იყო მიღებული შედეგი, რომლებიც მკვეთრად ეწინააღმდეგებოდნენ პრეფორმაციის თეორიას არა მარტო ძველს, არამედ ახალ, გაუმჯობესებულსაც კი.

კლასიკური ცდები ამ მიმართულებით აწარმოა ვილჰელმ რუხს ერთმა მიმდევართავანმა ჰანს დრიშმა, რომელმაც მერე ბიოლოგიაში მოიპოვა ნაკლებად საპატიო სახელი, როგორც ვიტალისტური სკოლის მამამთავარმა. დრიშმა ემბრიოლოგიაში თავისი ექსპერიმენტული მუშაობა დაიწყო იმ რწმენით, ვითომც უხეში მექანიკური მსოფლმხედველობა მართებული ყოფილიყო. მაგრამ სულ მალე გული გაუტყდა ამ რწმენაზე და, რადგან ვერ დასძლია თავისი მეტაფიზიკური შეხედულებები, უარი თქვა მეტერიალიზმზე საერთოდ. შემდეგში თავის შრომებში დრიში ცდილობდა დაემტკიცებია, რომ ცხოველის ინდივიდის განვითარება წარმოადგენს გარკვეული მიზნისაკენ მიმართულ ტელეოლოგიურ პროცესს, რომელიც ყველა ცოცხალშია ჩანერგილი განსაკუთრებული სასიცოცხლო პრინციპით, სულლით, ენტელექტით. ასეთმა გზამ იგი შემდეგში სრულიად მოაშორა არა მარტო ექსპერიმენტულ საგამოკვლევო მუშაობს, არამედ ბიოლოგიასაც საერთოდ, ხოლო ბოლო დროს დრიში სპრიტიზმამ-

დევ კი მივიდა. ამისდამიუხედავად დრიშის პირველი ექსპერიმენტული ცდები უეჭველად დასაფასებელია, რადგან ამ ცდებმა დაამხო ძნალ ფორმებში აღდგენილი პრეფორმისტული შეხედულება ორგანიზმის განვითარებაზე. ეს ცდები დრიშმა აწარმოა კანცელოახის ექინის კვერცხებზე. იმის გამოსარკვევად, არის თუ არა კვერცხში ცალკეული ნასახები მომავალი ცხოველის თვითეული ორგანოებისათვის, დრიშმა შენჯღრევით ანცალკეებდა ერთმანეთისაგან პირველ ორ ბლასტომერს, რომელზედაც იყოფოდა ექინის განაყოფიერებული კვერცხი, და შემდეგ აკვირდებოდა ცალკეული ბლასტომერების განვითარებას. განვითარება ნორმალური რომ ჰქონდათ, თითვეული ცალკეულ ბლასტომერისაგან უნდა განვითარებულიყო ექინის მატლის მხოლოდ ნახევარი, თავისი ორგანოების ნახევარით. მაგრამ, როდესაც დრიშმა გაანცალკევა პირველი ორი ბლასტომერი, თვითველმა მათგანმა წარმოშვა მთლიანი ბლასტულა და გასტრულა, და, ბოლოს, მთლიანი მატლი მისი ყველა ორგანოებითურთ, მაგრამ მხოლოდ ორჯერ ნაკლები ზომისა (ნახ. 5). ეს ცდა შემდეგ განმეორებული იყო სხვა ბევრი ცხოველის კვერცხებზე, რომლებიდანაც აგრეთვე მიღებული იყო მთელი ჩანასახი, პირველი ორი ცალკეული ბლასტომერიდან. ეს კიდევ ცოტაა. მთლიანი ჩანასახის მიღება მოხერხდა არა თუ კვერცხის პირველი გაყოფის შემდეგ მიღებულ ორ ბლასტომერიდან ცალცალკე, არამედ მომდევნო გაყოფით მიღებულ 4 ბლასტომერიდან ცალცალკე, ზოგჯერ კი 8 და 16 ბლასტომერიდანაც კი ცალცალკე. ეს ცდები რასაკვირველია, ამტკიცებენ, რომ კვერცხში არ შეიძლება იყოს პრეფორმირებული ჩანასახი, რომ კვერცხში არ არის ისეთი ცალკეული ნასახები, რომლებაც წარმოადგენენ მომავალი ცხოველის ცალკეულ ორგანოს; ასეთი ნასახები რომ არსებობდნენ, მაშინ კვერცხის ნახევარი (ერთერთი პირველი ორი ბლასტომერთაგანი), რომელიც შეიცავს ამ ნასახების მხოლოდ ნახევარს, ვერ წარმოშობდა მთლიან ჩანასახს ყველა მისი ნაწილების მქონეს. (შეადარ. ნახ. 5). სინამდვილეში კი ორმა ბლასტომერმა, განცალკეების შემდეგ, წარმოშვა ნორმალურთან შედარებით ორჯერ მეტი რიცხვი ორგანოებისა; ცხადია ასეთი გაორკეცებული (და ზოგიერთი შემთხვევაში გაოთხკეცებული) რიცხვის ორგანოებისათვის, კვერცხში არ შეიძლებოდა ყოფილიყო ცალკეული, დამოუკიდებელი; კანონზომიერად განაწილებული ნასახები. აქედან გვიხდება ისეთი დასკვნის გა-

*) ექანი — ზღვას ზღარბი. — ქარ. რედ.

მოტანა, რომ ჩანასახის ორგანოები მართლაც წარმოიშობიან ახლად, და რომ კვერცხში არ არის მზა ცალკეული ორგანოები, შესაფერი-სად განაწილებული ნაწილაკებით. ამ ცდების საფუძველზე ჩანს, რომ



ნახ. 5. ექინის მთლიანი გასტრულის და მთლიანი მატლის „პლუტუსის“ განვითარება მთლიანი კვერცხიდან (მარცხნივ) და გამოცალკეებულ ორში ერთერთი ბლასტომერიდან (მარჯვნივ). შუაში ნაჩვენებია, თუ როგორი იქნებოდა პირველი ორი ბლასტომერთაგანის ერთერთის, გამოცალკეებულის განვითარება, მართებული რომ ყოფილიყო პრეფორმაციის თეორია.

კვერცხი შევარებით მარტივი აგებულებისაა. მისი ხილული მარტივობა არ მალავს რთულ აგებულებას, გაზრდილი ორგანიზმის სტრუქტურის შესაფერს. კვერცხი არ შესდგება ცალკეული ნაწილებისაგან, რომლებიც წარმოადგენენ ცხოველის მომავალ ორგანოებს; კვერცხის სტრუქტურა არსებითად არის უჯრედოვანი სტრუქტურა, თუმცა, რასაკვირველია, კვერცხუჯრედი წარმოადგენს უაღრესად სპეციალიზირებულ უჯრედს და მისი თვისებები, რაც მის შემდეგსა და შემდეგს გარდაქმნებში გამოიხატება, ძლიერ განსხვავდება სხვა

უჯრედების თვისებებში ამის მიუხედავად, დროის ცდებმა, პირველი ორი ბლასტომერის გამოცალკეებაზე ჩატარებულებმა და სხვა ავტორების მიერ მიღებულმა ანალოგიურმა მონაცემებმა დაგვანახვეს, რომ ეპიგენეზის თეორია ბევრად უფრო ახლო იყო სინამდვილესთან, რადგან გაზრდილი ორგანიზმის რთული აგებულება ვითარდება კვერცხიდან ნამდვილად ახლად წარმოშობის გზით.

პრეფორმაციის თეორია, იმის მტკიცებით, რომ ყოველფერი რაც კვერცხიდან ვითარდება, თავიდანვე არსებობს კვერცხში, გვაძლევს განვითარების პროცესის ერთგვარ ახსნას, თუმცა არამართებულს: განვითარებული ორგანიზმის ყველა ორგანოს წარმოშობის მიზეზს წარმოადგენენ ის ნასახები, რომლებიც მოთავსებულნი არიან კვერცხში და თავიანთი კანონზომიერი განაწილებით წინასწარ წარმოშობენ მომავალ ორგანიზმს. თუ არ არსებობენ ყველა ცალკეული მომავალი ორგანოს წარმომქნელი ასეთი ნასახები, თუ ყველა ორგანო წარმოიშობა მართლა ახლად, მაშინ იბადება საკითხი, როგორი გზით წარმოიშობა ცხოველის ყველა ორგანო, რა მიზეზით ხდება განვითარების პროცესში მყოფი კვერცხის აგებულების გართულება.

ეპიგენეზის თეორიის სისუსტე სწორედ იმაში მდგომარეობს, რომ ის ამცირებს კვერცხის მატერიალური ორგანიზაციის მნიშვნელობას. ვერ აფასებენ რა კვერცხის სტრუქტურას, სთვლიან რა კვერცხის ნივთიერებას ახალი ინდივიდის საშენ მასალად, ეპიგენეტიკოსები განვითარების მიზეზად, როგორც ზემოთ დავინახეთ, სთვლიან არამატერიალურ, სულიერ ფაქტორს, სულს. დრიშმა, მაგალითად, ასე დაასაბუთა თავისი იმ ცდების შედეგები, რომლებიც მან აწარმოვა ექინის კვერცხებზე, დაყოფის პროცესში მყოფებზე. კვერცხში, მისი აზრით, მოთავსებულია თავისებური „სული“ — ენტელექია. (დრიშის აზრით „ენტელექია“ და სული არ არის ერთი და იგივე; მაგრამ რადგან მისთვის „ენტელექია“ და სული წარმოადგენენ არამატერიალური სულიერი სამყაროს სხვადასხვაობას, ამიტომ განსხვავება ჩვენთვის არსებითად უმნიშვნელოა). ეს „ენტელექია“ რჩება მთლიანი კვერცხის მატერიალური სტრუქტურის განაწილების დროს, ე. ი. ყოველ ბლასტომერში არსებობს მთელი ენტელექია, და ეს ენტელექია, რომელიც შიზნად ისახავს მთლიანი ორგანიზმის გაფორმებას, აძლევს მიმართულებას კვერცხის ცალკეულ ნახევრების განვითარებასაც. ამიტომ არის შესაძლებელი მთლიანი ჩანასახის განვითარება ცალკეულ ბლასტომერებიდან და რადგან „ენტელექია“ — სული აძლევს მიმართულებას ცალკეული ბლასტომერის განვითარებას, ამიტომ რასაკვირველია, ნორმალური, დაუზიანებელი კვერცხის განვი-

თარებაც იმავე „ენტელექის“ საქმეა. ამრიგად, ბუნების მოვლენის მეცნიერულად გამოკვლევისა და ახსნის ნაცვლად, დროში ცდილობს ექსპერიმენტული გამოკვლევებიც კი გამოიყენოს იმისათვის, რომ დაასაბუთოს და „დაამტკიცოს“ ვიტალიზმი და იდეალიზმი.

საბჭოთა მკვლევარებს არ აკმაყოფილებთ პრეფორმიზმის არც მექანიკური, მეტაფიზიკური კონცეპციები, რომლებიც უარყოფენ ნამდვილი განვითარების არსებობას და ახლის წარმოშობას, არც წმინდა ეპიგენეზის კონცეპციები, რომლებსაც თანმიმდევრობით გამოყენების დროს იდეალიზმისაკენ მივყევართ. მათს წინაშე დგას სრულიად ნათელი და გარკვეული ამოცანა: გამოიკვლიონ ნამდვილი მატერიალური მიზეზები და პირობები ახალწარმოქმნის. იმ პროცესებისა, რომელთა მეოხებითაც ჩნდება დედამიწაზე მცხოვრები ყველა ორგანიზმი და მათ შორის თითოეული ადამიანიც. მხოლოდ იმ ობიექტური კანონზომიერების აღმოჩენას, რომელთა საფუძველზე სწარმოებს კვერცხიდან ინდივიდის განვითარება, შეუძლია მოგვეცეს ინდივიდუალური განვითარების ნამდვილი გაგებაცა და ამ პროცესების შეგნებულად დაუფლების შესაძლებლობაც.

თანამედროვე ემბრიოლოგიაში, ანდა როგორც მას ხშირად უწოდებენ, განვითარების დინამიკაში, ამ საკითხისათვის, უკვე დააგროვა ძლიერ ბევრი საინტერესო მასალა, რამაც შესაძლებლობა მოგვცა აგვეშენებია განვითარების მთელი რიგი თეორიები, რომლებიც ცოტად თუ ბევრად კარგად ხსნიან დაგროვილ ფაქტებს. ამ წიგნის ამოცანაა, კონკრეტულ მასალაზე დაგვანახოს, როგორი მეთოდებით და რა მიმართულებით სწარმოებს აქ მუშაობა და როგორი შედეგებია გათვალისწინებული უკვე ამჟამად, რადგან განვითარების პროცესები უნდა ღრმად იყოს შესწავლილი ამფიბიების ჩანასახის განვითარებაზე (ბაყაყების, ტრიტონების), რომლებიც, როგორც აღმოჩნდა, წარმოადგენენ სრულიად განსაკუთრებულ უპირატესობას გამოკვლევისათვის, ამიტომ შემდეგ განმარტებებში ჩვენ ვიხელმძღვანელებთ იმ შრომებით, რომლებიც ჩატარებულია უპირველეს ყოვლისა ამ მასალაზე.

როგორ მიმდინარეობს ხერხემალიანი ცხოველის ნორმალური განვითარების პირველი სტადიები

თუმცა, როგორც დავინახეთ, მხოლოდ დაკვირვებების საშუალებით შეუძლებელია ინდივიდის განვითარების პრობლემის გადაწყვეტა, მაგრამ უშუალოდ ხილული პროცესების გამოკვლევისა და აღწერის გარეშე მაინც შეუძლებელია დავიწყოთ უფრო ღრმა აღწერა განვითარებისა და ამ გამოკვლევის შედეგების გადმოცემა. ამიტომ ჩვენ ჯერ უნდა შევჩერდეთ ამფიბიების განვითარების პირველი სტადიების აღწერაზე.

ამფიბიები კვერცხებს დებენ წყალში, იქვე დება მათი განვითარებაც. კვერცხები შედარებით დიდრონია, სწორი, მრგვალი ფორმისა. მათი დიამეტრი მერყეობს (1,5 — 3 მმ შორის) იმის მიხედვით, თუ რა სახისაა კვერცხი. საკუთრივ კვერცხი გარშემოხვეულია გარსებით. შესამჩნევია კვერცხის გარეთა გარსი, რომელიც წყალში ჯირჯვლდება და ლორწოსებრ კონსისტენციისა ხდება, მეტადრე ბაყაყების კვერცხი. ამ გარეთა ლორწოიანი გარსის დახმარებით ქვირითი ერთმანეთს ეწყებება და ჰქმნის დიდ ლორწოიან ბელტებს (ბაყაყებისა) და ზონრებს (გომბეშოებისა). ტრიტონები თავიანთ კვერცხებს დებენ ცალცალკე და ლორწოიანი გარსის საშუალებით ამარაგებენ წყლის მცენარეებზე, ბალახებზე, წარსულის წლის გამნმარ ფოთლებზე. ლორწოიანი გარსის შიგნითა ნაწილი ძალიან არა ჯირჯვლდება და ინარჩუნებს ხრტილისებრ კონსისტენციას. ტრიტონების კვერცხების ეს გარსი კვერცხის გარშემო ჰქმნის ნამდვილ კაფსულას. ლორწოიანი გარსის ქვეშ არის შიგნითა, ე. წ. ყვითრის გარსი, რომელიც მჭიდროდ ეკვრის პროტოპლაზმას. ეს გარსი იმდენად თხელია, რომ ძლივს მოჩანს მიკროსკოპში.

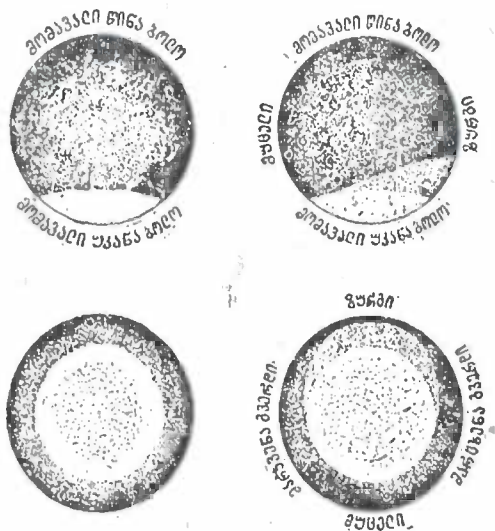
ამფიბიების კვერცხებში არის საკმარისად ბევრი საკვები ყვითრი ცოტად თუ ბევრად დიდრონი ფირფიტების სახით. რადგან ყვითრს უფრო დიდი ხვედრითი წონა აქვს, ვიდრე დანარჩენ პროტოპლაზმას, ყვითრის ფირფიტები განსაკუთრებით მჭიდროდ ჯგუფდებიან კვერც-

ხის ქვედა პოლუსზე. ბირთვი, პირიქით, ზედა პოლუსთან უფრო ახლოა. ამგვარად, პროტოპლაზმის აგებულება ყველგან ერთგვარი არ არის; ეს გვაძლევს ნებას გავატაროთ ერთი მთავარი ღერძი, რომელიც შეაერთებს კვერცხის ორ პოლიუსს: ზედა პოლუსს, რომლის ახლო მდებარეობს ბირთვი, — ანიმალურ პოლუსს და ქვედა პოლუსსა, მდიდარს ყვიორით—ვეგეტატიურ პოლუსს. ამფიბიების უმრავლესობის კვერცხში არის პიგმენტი წვრილი და უწვირღესი, რუხი, შავი ან ყავისფერი მარცვლების სახით. პიგმენტი კვერცხში თანაბრად არ არის განაწილებული და ამით კიდევ უფრო ესმება ხაზი კვერცხის პროტოპლაზმის არაერთგვაროვან აგებულებას მისი მთავარი ღერძის გასწვრივ. პიგმენტი არსებობს კვერცხის პროტოპლაზმის ზედაპირულ შრეში, მაგრამ არა მთელ ზედაპირზე, არამედ მხოლოდ ზედა ნახევარსფეროში და ნაწილობრივ მის ექვატორულ არეში. ვეგეტატიური პოლუსის გარშემო არე სრულიად მოკლებულია პიგმენტს. ამ პიგმენტმოკლებულ არის ოდენობა სხვადასხვა გვარის კვერცხში ერთნაირი არ არის. ზოგში მას უკავია თითქმის მთელი ვეგეტატიური ნახევარსფერო და თითქმის აღწევს კვერცხის ექვატორს, ზოგში კი ის ბევრად ცოტაა.

პირველი ცვლილება, რომელიც ხდება კვერცხის განაყოფიერების შემდეგ და ჯერ კიდევ დაყოფის დაწყებამდე, მდგომარეობს პიგმენტის განაწილების ცოტაოდენ ცვლილებაში. პიგმენტირებული და არაპიგმენტირებული პროტოპლაზმა კვერცხის ერთ მხარეზე ნაწილობრივ აირევა ხოლმე ერთმანეთში, ამის გამო აქ ცოტად თუ ბევრად მკვეთრი კიდის მაგივრად, წარმოიშობა ზონა დაკბილული კიდებით, რომელსაც დაახლოვებით აქვს ნახევარმთვარის ფორმა (ნახ. 6). ეს ნახევარმთვარე პირველად აღმოაჩინა ვილჰელმ რუმბალახის ბაყაყის კვერცხში და უწოდა მას „რუხი ნახევარმთვარე“ (ბალახის ბაყაყის კვერცხის ანიმალური ნახევრის პიგმენტი შავია, განაყოფიერების შემდეგ პიგმენტის გაბადება ერთერთ მხარეზე იძლევა რუხი ფერის ზონას; იმ ამფიბიებში, რომლებსაც პიგმენტი ყავისფერი აქვთ და არა შავი, ნახევარმთვარე იღებს შესაბამის ბაცყავისფერ ანდა ყვითელ ფერს). როგორც შემდეგ დავინახავთ, რუხი ნახევარმთვარის წარმოშობას ძლიერ დიდი მნიშვნელობა აქვს ჩანასახის განვითარებაში. რუხი ნახევარმთვარის მასალა თამაშობს არაჩვეულებრივ მნიშვნელოვან როლს, რადგან იგი მჭიდროდ არის დაკავშირებული ძლიერ მნიშვნელოვანი ორგანოების განვითარებაზე ცხრვეკლის თავისა და ზურგის არეში. ამრიგად, რუხი ნახევარმთვარის არსებობის დროს უკვე შესაძლებელია დაახლოვებით განვსაზღვ-

რომ, თუ სად განვითარდებიან ცხოველის სხედასხვა ორგანოები; ასეთი განხილვა შეუძლებელია, როდესაც კვერცხის ყველა მხარეზე პიგმენტი თანაბრად არის განაწილებული.

ამის შემდეგ იწყება კვერცხის დაყოფა. პირველი ნაპრალი, რომელიც ერთმანეთისაგან ჰყოფს პირველ ორ ბლასტომერს, მიდის ვერტიკალური მიმართულებით, ე. ი. კვერცხის მთავარ ღერძზე. მეორე ნაპრალი მიიმართება აგრეთვე ვერტიკალურად და აგრეთვე მთავარ ღერძზე, მაგრამ პირველი ნაპრალის პერპენდიკულარულ სიბრტყეზე. ამგვარად პირველი ორი გაყოფის შემდეგ კვერცხი შედგება 4 ბლასტომერისაგან. ყოველი ბლასტომერი თანაბრად ღებულობს პიგმენტირებულ და პიგმენტმოკლებულ ნახევარსფეროებს (მხოლოდ რუხი ნახევარმთვარის მასალა ნაწილდება არათანაბრად). მესამე ნაპრალი მიიმართება უკვე ჰორიზონტალურად, ექვატორულ სიბრტყეში, რომელიც აცალკევებს 4 ბლასტომერს ანიმალურ პოლუსზე და ოთხს—ვეგეტატიურზე.



ნახ. 6. ბაყაყის კვერცხის განაყოფიერებისას „რუხი ნახევარმთვარის“ წარმოქმნა.

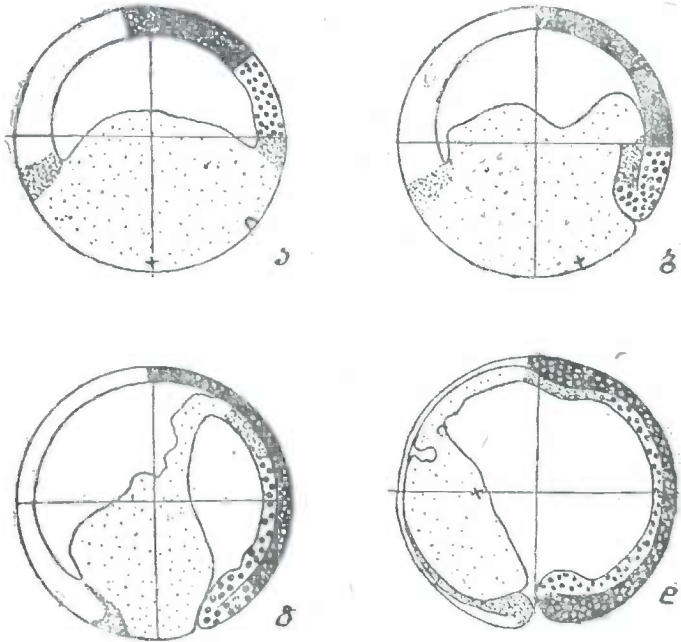
მარცხნივ—განაყოფიერებული კვერცხი, გვერდიდან შეხედვით (ზემოთ) და ვეგეტატიური პოლუსიდან შეხედვით (ქვემოთ). მარჯვნივ — განაყოფიერებული კვერცხი.

რადგან ბირთვი ყოველთვის იმყოფება ანიმალურ პოლუსთან ანლო, ამიტომ გაყოფის დროს გაყოფის სიბრტყე ანიმალური პო-

ლოუსის ახლო გადის. ამის გამო ზევითა ოთხი ბლასტომერები უფრო პატარაა ვიდრე ქვედა ოთხი ბლასტომერი. შემდეგი დაყოფის დროს ოდენობითი განსხვავება ანიმალური პოლუსის ბლასტომერებსა და ვეგეტატიური პოლუსის ბლასტომერებს შორის უფრო მატულობს. საბოლოოდ ბლასტულის კედლები შედგება სრულიად სხვადასხვანაირი უჯრედებისაგან. ანიმალურ პოლუსზე უჯრედები ძლიერ პატარებია, ყვითრი ცოტა აქვთ, პროტოპლაზმა კი — უფრო მეტი. ვეგეტატიურ პოლუსზე უჯრედები ბევრად უფრო დიდრონია და ძლიერ არიან დატვირთულნი ყვითრის ფირფიტებით, რომლებიც აქ მთლიან მასად არიან შეერთებული. შეამდებარე, ექვატორულ ზონაში უჯრედები შეამდებარე ხასიათისაა, როგორც ოდენობით, ისე ყვითრის რაოდენობით. მაგრამ საერთოდ ისინი ანიმალური პოლუსის უჯრედებს უფრო წააგავან, ვიდრე ვეგეტატიური პოლუსისას (ნახ. 7). ამასთან დაკავშირებით ბლასტულის ქვედა კედელი ძალიან სქელია, ზევითა კედელი კა—თხელი.

ამუბიების კვერცხისა და ბლასტულის აგებულება გავლენას ახდენს გასტრულაციის პროცესზედაც. ამის გამო გასტრულაციის პროცესი სწარმოებს არა ისე, როგორც ეს ჩვენ აღწერეთ წინა თავში, არამედ ბევრად უფრო რთულად, თუმცა მთელი პროცესის შინაარსი აქაც იგივეა. გასტრულაციის პროცესის შინაარსი ამ შემთხვევაშიაც იმაში მდგომარეობს, რომ ბლასტულის კედლის ნაწილის შიგნით შედრეკით ვითარდება ორშრიანი ჩანასახი, რომელიც შედგება ორი ჩანასახოვანი ფურცლისაგან: ექტოდერმისაგან და ენტოდერმისაგან. მაგრამ ეს პროცესი აქ რთულდება ორი გარემოების გამო: ერთი მხრით გასტრულაციის პროცესი რთულდება მით, რომ მესამე ჩანასახოვანი ფურცლის, მეზოდერმის, წარმოშობა მკიდროდ არის დაკავშირებული პირველი ორი ფურცლის — ექტოდერმისა და ენტოდერმის წარმოშობაზე. მეორე მხრით, ბლასტულის ქვედა ვეგეტატიური ნახევარის კედლის უჯრედები იმდენად დატვირთულია საკვები ყვითრით, რომ ქვედა კედელი შიგნით ვეღარ იზნიჭება ისე, როგორც ეს ხდება ყვითრის დიდ რაოდენობას მოკლებული კვერცხის განვითარების დროს. ამის გამო, ექტოდერმისა და მეზოდერმის მასალის ჩანასახში ჩაზნეჭვის პროცესები ვეგეტატიურ პოლუსზე კი არა ხდება, არამედ ენტოდერმული ზონის კიდებზე, ბლასტულის იმ არეში, რომელზედაც ჩვენ ზევით ვლაპარაკობდით, როგორც ექვატორულ შეამდებარე არეზე. ამ არეს ჰქვია კიდური ზონა. ამ ზონაში, არაპიგმენტირებული არის სახლვარზე, პიგმენტირებული მასალა წარმოშობს ხაოქს, რომელიც შეესაბამება პირვე-

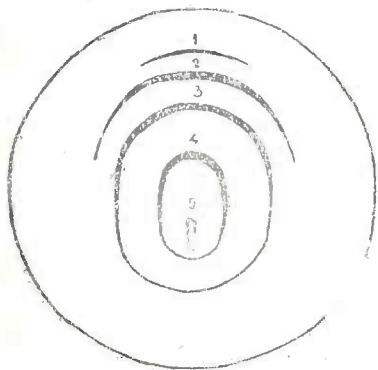
ლადი პირის — ბლასტოპორის — კიდეს. ბლასტოპორის კიდე მთელ-
თავის სიგრძეზე არ წარმოიშობა ერთბაშად. პირველყოვლისა ბლას-



ნახ. 7. ამფიბიის ჩანასახის თანმიმდევარი სტადიების სქემატური განაკვეთი. შავად აღნიშნულია მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალა; მსხვილი წერტილებით — ქორდის მასალა; წვრილი და მკიდრო წერტილებით — მეზოდერმის მასალა; გაფანტული წერტილებით — ენტოდერმის მასალა; თეთრით — კანის ექტოდერმის მასალა; რკალით აღნიშნულია ის ადგილი სადაც ჩნდება ბლასტოპორის ზედა ტუჩი; ჯვრით აღნიშნულია კვერცხის ვეგეტატიური პოლუსის მდებარეობა.

ტოპორის კიდე წარმოიშობა „რუხი ნახევარმთვარის“ არეში. რუხი ნახევარმთვარე, როგორც უკვე ვთქვით, დაკავშირებულია შემდეგში ჩანასახის ზევითა, დორზალური მხარის ორგანოების განვითარებაზე (თავისა და ზურგის); ამიტომ ამ არეში განვითარებულმა პირველადი პირის მიდამომ მიიღო ბლასტოპორის ზედა ტუჩის სახელწოდება. ზედა ტუჩის აქვს დასაბამში პატარა ფოსოს

შესედულება (ნახ. 8). შემდეგ, ფოსო გარდაიქმნება პატარა გარდიარდმო ნაოქად. ნაოქი თანდათან გრძელდება თავის ორივე ბოლოზე და გარშემო ერტყმის არაპიგმენტურ არეს ჯერ ნამგლისავით, მერე ნახევარწრესავით, შემდეგ ნალის სახით და ბოლოს შეიკვრის ხოლმე. მთლიან წრედ იმ ადგილის მოპირდაპირე მხარეზე, სადაც განვითარდება ბლასტოპორის ზედა ტუჩი (ამასთან ერთად ვითარდება გვერდითა ტუჩები და ბლასტოპორის ქვედა ტუჩი). შემდეგ ბლასტოპორის ტუჩები იწყებენ გადასვლას არაპიგმენტირებულ ზონაზე და ბოლოსდაბოლოს სრულიად ფარავენ მას. თუ რა ხდება სახელდობრ იმ დროს, როდესაც ბლასტოპორის ტუჩები გადადიან ნათელ ზონაზე, ამის გამოკვლევა დეტალურად მოხერხდა მხოლოდ სპეციალური მეთოდების გამოყენებით, მაგრამ ასეთუ ისე გასტრულაციის შედეგად ამფიბიების ჩანასახშიც წარმოიშობა ორშრიანი ჩანასახი—გასტრულა, რომელსაც შიგნით აქვს პირველადი ნაწლავის, ანუ გასტრულარული ღრუ. ჩანასახის ზედაპირზე მთლიანად ქრება მთელი არაპიგმენტირებული ზონა და აგრეთვე კიდური

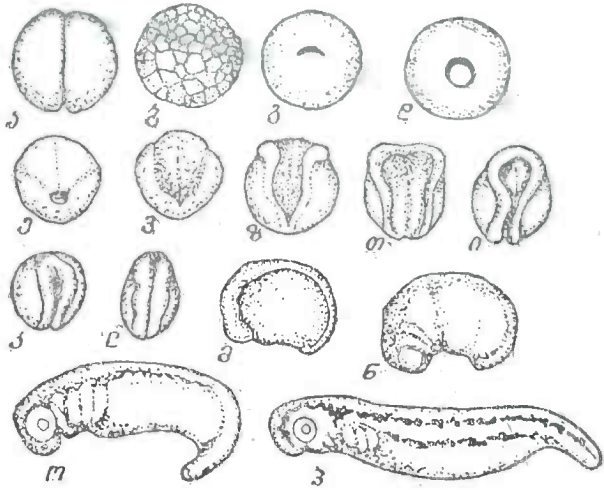


ნახ. 8. 1—5—ამფიბიის ჩანასახში ტუჩების თანმიმდევრობითი მდებარეობა გასტრულაციის დროს.

კიდები ყველგან თანაბარი სისქისაა. ქვედა კიდის შემადგენლობაში მოპყვება ხოლმე ვეგეტატიური პოლუსის ყვითრით დატვირთული უჯრედების ძირითადი მასსა. ამიტომ ეს კედელი ძლიერ სქელია. ზეითა კედელი კი, ე. წ. პირველადი ნაწლავის „სახურავი“, შედარებით თხელია.

ზონა რუხ ნახევარმოკვარიანად ერთად. გასტრულაციის დამთავრებისას ბლასტოპორის ტუჩები ერთმანეთს უახლოვდება და ერთდება ერთ ადგილზე; მაგრამ აქ ისინი ტოვებენ ვიწრო ხვრელს, რომელიც გადადის პირველადი ნაწლავის ღრუში. ეს ხვრელი თავსდება ჩანასახის უკანა ბოლოზე და შემდეგში, როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული (თავი I), გარდაიქმნება ცხოველის ანალურ ხვრელად. პირველადი ნაწლავის ღრუს ენტოდერმალური

გასტრულაციის დამთავრების შემდეგ მაშინათვე, ჩანასახში იწყება დიფერენციაციის შემდეგი პროცესები, სახელობრ, ჩანასახის ცალკეული ორგანოების განვითარება. ექტოდერმის ის ნაწილი, რომელიც ჩანასახის ზურგის მხარეზე მდებარეობს, პირველად ნაწლავის სახურავის ზემოდან სქელდება და გარდაიქმნება ნერვული სისტემის ნასახად—ნერვულ, ანუ მედულარულ (ტვინოვანი) ფირფიტად. ტვინოვანი ფირფიტა შემდეგ ლულასავით დამრგვალდება ხოლმე. იგი გაჭიმულია ჩანასახის სხეულის სიგრძეზე (ნახ. 9). ეს



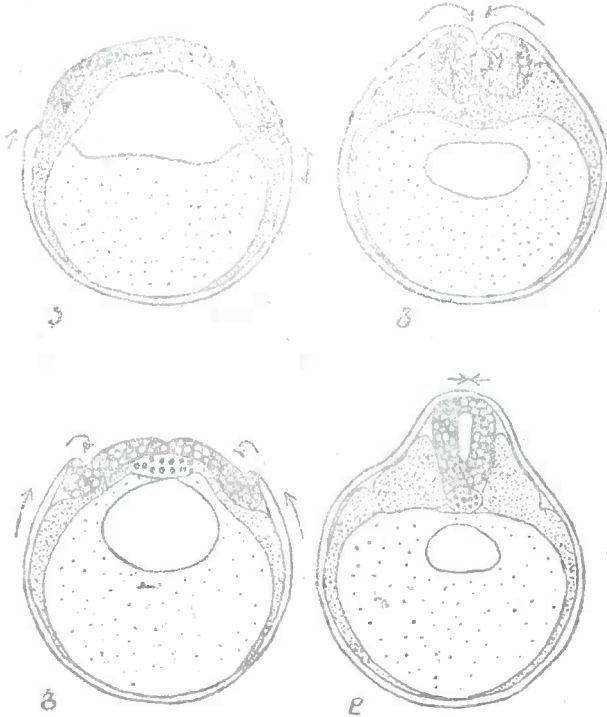
ნახ. 9. ტრიტონის განვითარების ერთმანეთის მოზღვენო სტადიები. ა, ბ — კვერცხის დაყოფა; გ, დ, ე — გასტრულაცია; ვ, გ, ზ, თ, ი, კ, ლ — მედულარული ფირფიტის განვითარება და მისი გარდაქმნა ტვინოვან ლულად; ე — ისახება მედულარული ფირფიტა; ვ — მედულარული ფირფიტა აშკარაა; ზ, თ — ჩნდება მედულარული მორგებები; ი, კ, ლ — მედულარული მორგებების ერთმანეთთან დაახლოება და ტვინოვანი ლულის დახშვა; მ, ნ, ო, პ — ჩანასახის გარეგანი ფორმის თანდათანობითი განვითარება; ა, ბ, ზ, თ, ი — ზემოდან დახედვით; გ, დ, ე — ქვემოდან შეხედვით; კ, ლ — წინიდან შეხედვით; მ, ნ, ო, პ — გვერდიდან შეხედვით.

ლულა წარმოადგენს ყველა ხერხემლიანის დამახასიათებელ ტვინოვან ლულას. მისი წინა ნაწილიდან ვითარდება თავის ტვინი; უკანა ნაწილი კი გარდაიქმნება ზურგის ტვინად, რომელსაც გა-

ზრდილ ცხოველებში შედარებით მარტივი ლულის აგებულება აქვს. მის კედლებში ვითარდება ნერვული უჯრედები და ბოქკოები. როცა მედულარული ფირფიტა ლულად იხშვება, მისი კიდეები ამალდდება ხოლმე მორგვისებრივად (მედულარული მორგვები) და ერთმანეთს შეეზრდებიან ზურგის შუა ხაზზე. ამ დროს, დახშული მედულარული ლულა შორდება დანარჩენ ექტოდერმას და ჩანასახის ზედაპირის ქვეშ ჩადის. დანარჩენი ექტოდერმა ერთდება ტვინოვანი ლულის ზემოთ და ჩანასახის კანის ეპითელიუმად გადაიქცევა ხოლმე. ძლიერ მნიშვნელოვანი ცვლილებები ხდება შრეებში, რომლებიც წარმოშობენ პირველადი ნაწლავის კედლებს, ნაწლავის სახურავის არეში გამოიყოფა ორი გასწვრივი სახით მეზოდერმა; ეს ზოლები განლაგებულია ტვინის მილის ორივე მხარეზე (ნახ. 10). მეზოდერმა შემდეგ, ძალიან მალე, თითოეულ მხარეზე იყოფა სქელ ზოლად, რომელიც უშუალოდ ეკვრის ნერვულ მილს, და უფრო თხელ ფენად, რომელიც ჩანასახს გვერდზე ადევს. სქელი ზოლები თითონაც იყოფიან სეგმენტებად, რომლებიც რივრივად აწყვიან და რომლებსაც სომიტები ჰქვიათ; ეს სომიტები მოთავსებულნი არიან ჩანასახის ზურგისა და კუდის ორივე მხარეზე და შემდეგში წარმოშობენ ცხოველის სხეულის მუსკულატურასა და ჩონჩხის ღერძს (ხერხემალს). მეზოდერმის უფრო თხელი ფენები, რომლებიც ჩანასახს ადევს გვერდებზე, გვერდითი ფირფიტები, იყოფიან გარეთა და შიგნითა შრეებად; მათ შორის ჩნდება ნაპრალის მსგავსი ღრუ, რომელიც შემდეგში გვაძლევს სხეულის მეორად ღრუს, ამას გარდა, გვერდითი ფირფიტების მასალის ხარჯზე ხერხემლიანებს უვითარდებათ სასქესო ჯირკვლები, გამომყოფი ორგანოები (თირკმელები), კუნთები და ჩონჩხი წყვილადი კიდურებისა, სისხლის მიმოქცევის ორგანოები გულითურთ.

პირველადი ნაწლავის სახურავის ზედ შუა ადგილას, უშუალოდ ტვინოვანი ლულის ქვეშ, რჩება ქსოვილის ვიწრო ზოლი, რომელიც წარმოშობს ხერხემლიანების ჩონჩხის ღერძის ფუძეს -- ზურგის სიმს, ანუ ქორდას (ნახ. 10). პირველადი ნაწლავის კედლის დანარჩენი ნაწილი ხელახლად ხშვება ლულად და წარმოშობს ცხოველის საკუთრივ კუჭ-ნაწლავის ტრაქტს (ნახ. 10). სხეულის უკანა ბოლოზე ეს ლულა უერთდება ბლასტოპორს, რომელიც, როგორც უკვე ვთქვით, ანალურ ხვრელად გარდაიქცევა ხოლმე. კუჭ-ნაწლავის წინა ბოლოზე ლულა უერთდება ექტოდერმს, სხეულის კედელი იხვრიტება და წარმოიშობა ხვრელი, რომელიც შემდეგში ცხოველის პირად გადაიქცევა ხოლმე.

იმის შემდეგ, როცა სხეულის ზურგის მხარეზე განვითარდება ტვინოვანი ლულა, ქორდა, სეგმენტირებული მეზოდერმა, იმის შემდეგ, როცა განვითარდება კუჭ-ნაწლავი, ჩანასახი იქნეს ხერხემლიანი



ნახ. 10. სქემატური განივი განაკვეთი ამფიბიის თანასახისა, ერთ-მანეთის მომდევნო ოთხ სტადიაზე მყოფისა, ტვინოვანი მილის წარმოქმნის დროს აღნიშვნები ისეთივეა, როგორც 7 ნახატზეა: შავად აღნიშნულია მედულარული ფირფიტის (შემდეგში ტვინოვანი მასალა). მსხვილი წერტილებით—ქორდის მასალა; ხშირი წერტილებით—მეზოდერმა; იშვიათი წერტილებით—ენტოდერმა; თეთრით—კანის ექტოდერმა.

ცხოველის მნიშვნელოვან ნიშნებს, თუმცა ჩანასახი ჯერ კიდევ ძლიერ შორს არის იმ მდგომარეობიდან, როდესაც ცხოველს შეუძლია დამოუკიდებელი ცხოვრების დაწყება. ამისათვის ხსენებულმა ნასახებმა უნდა განიცადონ კიდევ მთელი რიგი დიფერენცირებანი და ხდება, კიდევ მთელი რიგი ორგანოების ჩასახვა.

როგორც უკვე ვახსენეთ, ტვინოვანი ლულა თავის მხრივ წარმოშობას თავის ტვინის ნაწილებს და ზურგის ტვინს, მაგრამ მისგან აგრეთვე გამოცალკავდება ხოლმე თვალის ნასახები გვერდითი წარზიდულობის სახით, თვალის ბუშტუკების სახით. მედულარული ფირფიტის კიდეები (რომლებიც წარმოშობენ მედულარულ მორგვებს) ტვინოვან ლულადან უფრო მოგვიანებით გამოიყოფიან ხოლმე ცალკე ნასახის სახით—გ ა ნ გ ლ ი უ რ ი ფირფიტის სახით, რომელიც შემდეგ იშლება ცალკეულ უჯრედებად; ამათი ნაწილი წარმოშობს ნერვულ განგლოებს, ნაწილი კი წარმოშობს შემაერთებელ ქსოვილს და აგრეთვე თავის ჩონჩხის ნაწილს (ყბებისა და ლაყუჩების რკალების ღრტილოვან ჩონჩხს). კანის ექტოდერმა, იმის გარდა რომ წარმოშობს თვით კანს, წარმოშობს გრძნობის ზოგიერთ ორგანოს. კანის ექტოდერმის გასქელებათა სახით, რომლებიც შემდეგში შორდებიან მას და ეშვებიან კანის ზედაპირის ქვეშ, ვითარდება ყნოსვის ორგანოს ნასახი (ყნოსვის პარკი) და სმენის ორგანოს ნასახი—შიგნითა ყური (სმენის ბუშტუკი). ყნოსვის პარკები წარმოიშობიან ტვინის წინა ბოლოსთან, ხოლო სმენის ბუშტუკები კი—თავის ტვინის უკანა ნაწილის გვერდით. იმავე კანის ეპითელიუმისაგან წარმოიშობა თვალის ერთი ფრიად მნიშვნელოვანი ნაწილი, სახელდობრ, მისი შუქმტეხი სხეული — ბ რ ო ლ ი.

მეზოდერმიდან წარმოიშობა კუდისა და კიდურების ნასახები. ამ ორგანოების განვითარებაში მონაწილეობენ სხვა ჩანასახოვანი ფურცლებიც; კიდურების განვითარებაში მონაწილეობს ექტოდერმაც, რომელიც წარმოშობს კიდურების საფარ კანს. კუდის განვითარებაში კი, გარდა კანის ექტოდერმისა, მონაწილეობენ ტვინოვანი ლულაცა და ქორდაც.

ბოლოს, ექტოდერმიდან კისრის არეში გამოდის გარეთკენ მიმართული წყვილი წარზიდულობა, ლაყუჩების პარკები, რომლებიც ექტოდერმასთან შეერთებით და გარეთკენ ვახსნით წარმოშობენ ლაყუჩების ნაპრალს. ლაყუჩების ნაპრალის ზემოთ, ამფიბიების მატლებს წარმოეშობათ სისხლძარღვებით მდიდარი, ცოტად თუ ბევრად გრძელი, დატოტიანებული წანაზარდები, გარეთა ლაყუჩები.

ამით, რასაკვირველია, არ ამოიწურება ის ორგანოები და ორგანოების ცალკეული ნაწილები, რომლებიც წარმოიშობიან ამფიბიების კერატების განვითარების დროს. ჩვენ აქ მოვიხსენიებთ მხოლოდ უმნიშვნელოვანესს, რომელთა შესახებ შემდეგში გვექნება ლაპარაკი.

ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, რომ გასტრულაცია არის პირველი სტადია, როდესაც იწყება ფორმათა ცვლილებები, რომლებიც ხდება განვითარების პროცესში მყოფ კვერცხში. აგრეთვე მოვიხსენეთ, რომ გასტრულაციის პროცესის დეტალურად შესწავლა არ მოხერხდა მარტო განვითარების პროცესში მყოფ ჩანასახებზე დაკვირვებით. არ იყო, მაგალითად, ზუსტად ცნობილი, თუ საიდან ჩნდება ის მასალა, რომელიც წარმოშობს პირველადი ნაწლავის კედელს: წარმოიშობა თუ არა იგი დიფერენციაციის გზით ბლასტულას შიგნითა ნაწილებიდან ადგილობრივად, თუ გარეთა ნაწილების შიგნითკენ შედრეკით (ინვაგინაციის წესით); არ იყო ზუსტად ცნობილი, რა გზით სწარმოებს ვეგეტატიური ზონის დაფარვა—ბლასტოპორის ტუჩების გაზრდისა თუ მათი შეწყვეტის გზით. სრულიად არ იყო ცნობილი, თუ კვერცხის რომელ ნაწილში არის განაწილებული მასალა ცალკეული ორგანოებისათვის. რასაკვირველია, თუ არ გვეცოდინებოდა ასეთი ელემენტარული რამე, ძნელი იქნებოდა უფრო ღრმა პრობლემების წამოყენების ცდა.

აქ ჩამოთვლილი საკითხების გადაწყვეტა იქისრა, სხვებთან ერთად, ვ. ფოგტმა. მან მიზნად დაისახა გამოერკვია, კვერცხის რომელ ნაწილში იმყოფება მასალა გაზდილი ცხოველის ცალკეული ორგანოებისათვის, რა გზით მოხდება ეს მასალა თავის საბოლოო ადგილზე, როგორი მდებარეობა აქვს მას ყოველ სტადიაში და როგორ ვაას გაივლის იგი მთელი განვითარების განმავლობაში. იმისათვის, რომ გადაეწყვიტა ეს ამოცანა, ფოგტმა დაამუშავა ძლიერ კვამახვლური და მოხერხებული ექსპერიმენტალური მეთოდი.

იმისათვის, რომ შესწავლილი იქნას კვერცხის ცალკეული ნაწილების ბედი, აუცილებლად უნდა შეგვეძლოს მთი გარჩევა საკმარისად დიდი ხნის განმავლობაში. თუმცა კვერცხის ზოგიერთი ნაწილი განსხვავდება სხვა ნაწილებისაგან (მაგალითად, პიგმენტაციით განსხვავდება ბლასტულის ანიმალური ნახევრის მასალა, რუხი ნახევარ-მთვარის მასალა), მაგრამ ეს ბუნებრივი განსხვავებები სრულიად არ არის საკმარისი. აუცილებელია რაიმე საშუალებით ხელოვნურად აღინიშნოს ცალკეული მიდამოები. ამისათვის იყონ ცადი სხვადასხვა მეთოდი. ცოტაოდნად აზიანებდნენ ჩანასახის ზედაპირს, მიაყენებდნენ ხოლმე კრილომებს, ჩანასახზე გადნერგავდნენ ხოლმე პიგმენტაციით განსხვავებულ სხვა ჩანასახის ქსოვლის ნაჭრებს, მაგრამ ფოგტის მიერ გამოიგონილი მეთოდი თავისი ეფექტიანობით ბერად უფრო მაღლა დგას, ვიდრე ყველა სხვა მეთოდი. ფოგტზე აღრე სხვათა მიერ მოწოდებული. ფოგტმა გამოიხატა ვიტალური (სიცოცხ-

ლის დროს მომქმედო) საღებავით კვერცხის უბნებისა და აგრეთვე უფრო ხნიერი ჩანასახების უბნების შეღებვის მეთოდი. ეს საღებავებზე არ აზიანებენ ცოცხალ ქსოვილს და სრულიად არ არღვევენ ნორმალურ განვითარებას. იმისათვის რომ შეეღებნა პატარა, ზუსტად განსაზღვრული უბანი, ფოგტი ასე იქცეოდა: ჯერ ჟღენთავდა საღებავით აგარ-აგარის ნაჭრებს; შემდეგ იღებდა ამფიბიის ჩანასახს, აგლეჯდა მას გარეთა ლორწოიან გარსს. და დებდა წყალში, პატარა ჯამში; ჯამის ფსკერი ცვილით იყო მოფენილი. ცვილიან ფსკერზე წინდაწინ იყო გაკეთებული პატარა ნახევრადმრგვალი ორმო, ზუსტად კვერცხის ზომისა, რომ კვერცხები არ განძრეულიყო. შემდეგ ფოგტი ამოსჭირდა ხოლმე აგარიდან პატარა ნაჭერს, რომელიც ფორმათა და ზომით შეეფერებოდა იმ ნიშანს, რომლის გაკეთებაც სურდა ჩანასახზე; ადებდა ამ ნაჭერს ჩანასახს ზედაპირზე იმ ადგილას, სადაც სურდა ნიშნის დადება. წყალში აგარი თანდათანობით ჰკარგავს საღებავს, და ამ საღებავს მაშინვე ითვისებს ჩანასახის ზედაპირული შრე იქ, სადაც უშუალოდ ეხება აგარის შეღებილ ნაჭერს.

რომ აგარის ნაჭერი არ შეინძრეს, მას აპარაგებენ სტანიოლის ზონარით; ეს, სხვათა შორის, ხელს უშლის საღებავს წყალში გასვლასაც. ზოგჯერ, სტანიოლის მაგივრად, ფოგტი იმ ორმოს კიდებზე, რომელშიც ჩადებული იყო ჩანასახი, დასჭრიდა ხოლმე პატარაპატარა ფირფიტებს და ამ ფირფიტებით ამაგრებდა შეღებილი აგარის ნაჭრებს. რამდენიმე ათეული წუთის შემდეგ აგარს აცლიდა ჩანასახს. ჩანასახის ზედაპირზე რჩებოდა შეღებილი ლაქა, იმ ფორმის და ოდენობისა, როგორიც ჰქონდა აგარის ნაჭერს.

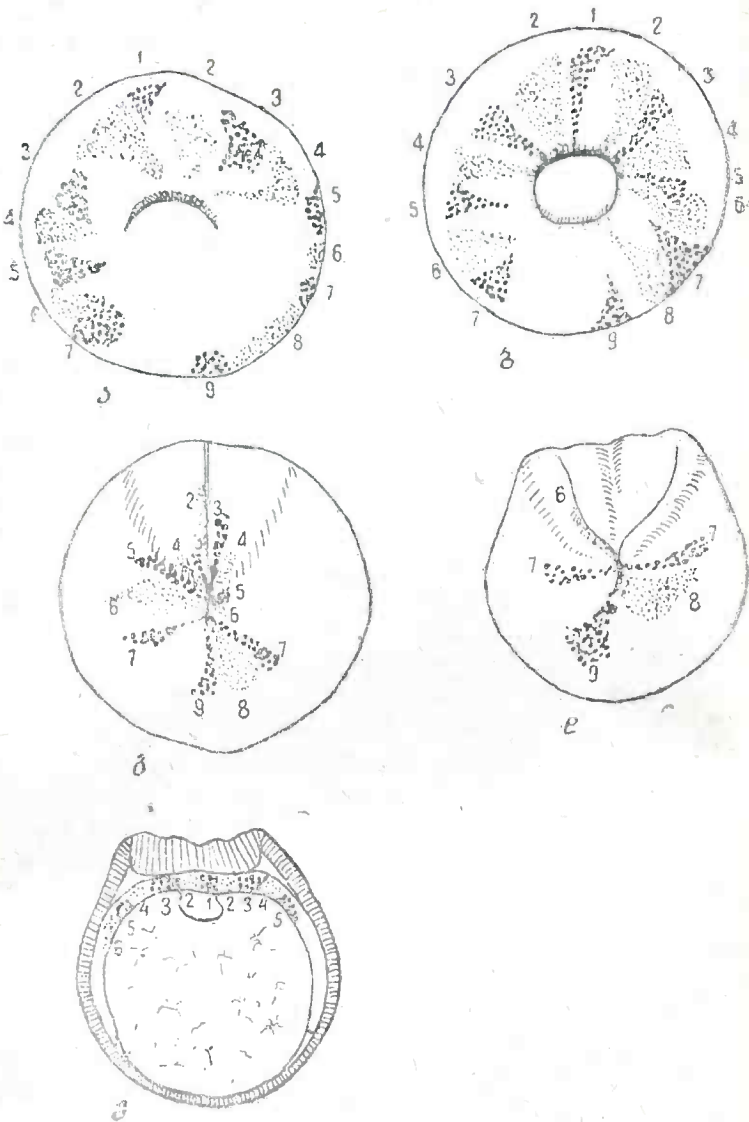
ცდებმა გვიჩვენა, რომ ქსოვილის მიერ შენარჩუნებული საღებავი არა ვრცელდება ანდა ძლიერ ცოტად ვრცელდება მეზობელ შეუღებავ ნაწილებზე და ინახება საკმარისად დიდხანს — რამდენიმე დღეს (მერმე კი საღებავი ხუნდება). ერთ ჩანასახზე შეიძლება ერთდროულად გაკეთდეს რამდენიმე ნიშანი. ამას გარდა, ფოგტი ხმარობდა ორ საღებავს: წითელს — ნეიტრალროტს და ლურჯ — ნილბლაუსულფატს. წითელი და ლურჯი ნიშნების კომბინაციით შეეძლო დაენიშნა მთელი დიდი არე და ერთობლივ თვალი გაედევნებია ჩანასახის მასალის ღრდ ნაწილზე.

ფოგტის გამოკვლევებმა სრულიად ზუსტად გამოარკვიეს, თუ როგორ ჩადის ენდოტერმული მასალა ჩანასახის შიგნით და როგორ ეფარება მას ანიმალური პოლუსის ექტოდერმული მასალა. კერძოდ, ენდოდერმის მასალაზე ექტოდერმის გადაფარების პროცესის აღსანიშნავად ხშირად იხმარებოდა ტერმინი გარ შემოზრდა (ეპი-

ბოლია), თითქოს ექტოდერმული მასალა იზრდება ბლასტოპორის კიდეებზე და თითქოს სწორედ ამის გამო ფარავს ბლასტულის ვეგეტატიურ ნახევარს. გამოირკვა, რომ ასეთი წარმოდგენა სრულიად შემცდარია. აღმოჩნდა, რომ გასტრულაცია სწარმოებს არა ზრდის პროცესების საშუალებით, არამედ აქტიური მოძრაობის საშუალებით, რომელსაც ახდენს ბლასტულის მასალის უმეტესი ნაწილი. მოვიყვანოთ მაგალითი ფოგტის ცდებიდან.

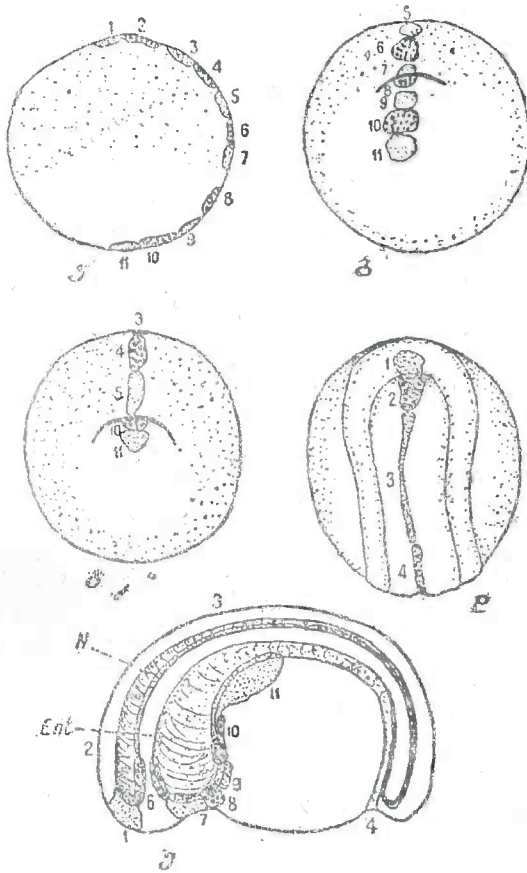
გასტრულაციის დასაწყისში ჩანასახებზე, მთელი ექვატორის სიგრძეზე, დადებული იყო წითელი და ლურჯი ნიშნების მთელი სერია. ნახატზე ყველა ლაქა ისეა დანომრილი, რომ შეიძლება გამოკვლევა ყოველი ცალკეული ნიშნის ბედისა (ნახ. 11). ბლასტოპორის ზედა ტუჩი მდებარეობს ნიშნების ფარგლის ქვემოთ, ვეგეტატიური პოლუსთან უფრო ახლოს. შეღებილი მასალა გასტრულაციის დროს ყოველმხრიდან იწყებს ბლასტოპორთან მიახლოვებას. ნიშნები წაგრძელებიან ხოლმე ვიწრო ზოლებად ბლასტოპორის კიდისაკენ და იწყებენ ბლასტოპორის კიდეებიდან ჩაწევას (ინვაგინაციას) ჩანასახის შიგნით. ეს გადაწევა და ინვაგინაცია კვერცხის სხვადასხვა მხარეზე ძალიან არათანასწორი ხდება. ყველაზე უმაღლესი ნიშნები წაგრძელებიან ჩანასახის ზურგის მხარეზე (ნახატზე—ზემოთ); აქ ნიშნები ყველაზე უწინ აღწევენ ბლასტოპორის კიდეებს; შემდეგ აქ ისინი ყველაზე მეტად წაგრძელებიან ხოლმე ჩანასახის შიგნით. როდესაც გასტრულაცია თავდება, ნიშნები ჩანასახის ზურგის მხარეზე სავესებით ჰქრებიან ზედაპირიდან და ჩაიდან შიგნით (ნიშნები 1—5 და 1—6). იმავე დროს ჩანასახის მუცლის მხარეზე ნიშნები მხოლოდ უახლოვდებიან ბლასტოპორის კიდეს და მხოლოდ ნაწილობრივად ეშვებიან შიგნით (ნახ. 11, გ, დ).

ამრიგად, მთელი მასალა, რომელიც გარშემორტყმული იყო ნიშნების ექვატორული ფარგლით, მოჰყვება ჩანასახის შიგნით; ხოლო ჩანასახის ზურგის მხარეზე შიგნით მოჰყვება თვით ნიშნების ზონაც და შესაძლებელია აგრეთვე ცოტაოდენი მასალაც. ბოლო სურათზე (ნახ. 11, ე) ჩანს, თუ როგორ დალაგდა ექვატორული ზონის შეღებილი მასალა, რომელმაც შეიწია ჩანასახის შიგნით; იგი დალაგებულია მთლიან შრედ ექტოდერმსა და ვეგეტატიური მასალის მასას შორის და ჰქმნის პირველადი ნაწლავის სახურავს, მომავალ ქორდა-მეზოდერმს.



ნახ. 11. ბლასტულის სტადიაში მყოფი კვერცხის ექვატორის გაყოლებაზე ფერადი ნიშნების განაწილება. ა — ბლასტოპორის ზედატუჩის წარმოქმნის მომენტი; ბ, გ — ბლასტოპორის დახშვა; დ — მედულარული ფირფიტის წარმოქმნა; ე — ნეირულის განივი განაკვეთი, რომელიც გვიჩვენებს ფერადი ნიშნების განლაგებას ჩანასახის შიგნით, პირველადი ნაწლავის „სახურავში“ (შეადარე მე-7 და მე-10 ნახატს).

სპეციალურმა ცდებმა გვიჩვენა, თუ რა რაოდენობის მასალა ხვდება შიგნით, ბლასტოპორის წრეხაზის სხვადასხვა ადგილას. ერთი ასეთი ცდებთაგანი ნაჩვენებია მე-12 ნახატზე. წითელი და ლურჯი ნიშნების ფარგალი შემოვლებული იყო ბლასტულის ზურგის მთელი



ნახ. 12. ბლასტულის სტადიაში მყოფი ჩანასახის ზურგის მერიდიანზე დასმული ფერადი ნიშნების გადანაცვლება.

ა — ბლასტულა მაშინათვე შეღებვის შემდეგ; ბ — ბლასტოპორის ზემო ტუჩის წარმოქმნის მომენტი; გ — მოგვიანებული სტადია გასტრულაციისა; დ — ნეირალუა; ე — ჩანასახი ტვინოვანი ლულის დაბ-შვის შემდეგ სქემატური. გასწვრივი განაკვეთი; ი — ტვინოვანი ლულის ღრუ; iint — პირველადი ნაწლავის ღრუ.

მერიდიანის გასწვრივ. ანიმალური ბოლიუსიდან ვეგეტატიურ პოლუსამდე (მოვავიანებთ, რომ რუხი ნახევარმთვარის არსებობა შესაძლებლობას იძლევა უკვე ბლასტულის სტადიაზე გავარჩიოთ ჩანასახის ზურგის მხარე). ნახატზე ყველა ნიშანი დანომრილია. ზედა ტუჩი აღმოჩნდა მე-7 და 8 ნიშნებს შორის და შემდეგ ნიშნებმა ორივე მხარიდან იწყეს გაქრობა, ჩავიდნენ ჩანასახის შიგნით. ამასთან ერთად ბლასტოპორის ზევითა ტუჩი ვეგეტატიურ პოლუსს უახლოვდება. ამავე დროს ხდებოდა ბლასტოპორის გვერდითი და ვენტრალური ტუჩების განვითარება. ჯერ კიდევ გასტრულაციის დამთავრებამდე ყველა ქვეითა ნიშანი (8 — 11) დაფარული იყო ბლასტოპორის წაზრდილი ტუჩით. ზედა კიდიდან თანდათანობით გაქრნენ მე-7, 6 — 5 ნიშნები, რომლებიც მოთავსებულნი იყვნენ რუხი ნახევარმთვარის არეში. მასალის შიგნით ჩატრიალება შეჩერდა მხოლოდ მაშინ, როდესაც ზედაპირიდან ნახევრად გაქრა მე-4 ნიშანი. ამავე დროს დანარჩენი ნიშნები, რომლებიც დარჩნენ ზედაპირზე, ძლიერ მძლავრად გაგრძელდნენ. 1 ნიშანს, რომელიც მოთავსებული იყო ანიმალურ პოლუსზე, თითქმის არ შეუტვლია თავისი მდებარეობა, მაგრამ მე-2, მე-3 ნიშნები და მეოთხის ნახევარი წაგრძელდა ანიმალური პოლუსიდან წინანდელ ვეგეტატიურ პოლუსამდე. განსაკუთრებით ძლიერი წაგრძელება მოხდა მე-3 და 4 ნიშნების მიდამოში. როგორც მე-12 ნახატზე ჩანს, ჩანასახის მთელი ეს ნაწილი, ანიმალურ პოლუსსა და ბლასტოპორს შორის შემდეგში წარმოშობს ჩანასახის მედულარულ ფირფიტას. მედულარული ფირფიტის წინა ბოლო, სახელობრ გარდიგარდმო მარჯვი, რომელიც საზღვრავს მედულარულ ფირფიტას წინიდან, წარმოიშობა სწორედ ანიმალური პოლუსის ადგილას. რაც შეეხება ბლასტულის იმ ნაწილებს, რომლებიც გასტრულაციის დროს მოხვდნენ შიგნით, მათი მდებარეობა მოჩანს ჩანასახის გასწვრივ ანათალზე, რომელიც გამოხატულია მე-12 ნახატზე. ყველა ნიშანი, რომელიც მდებარეობს ბლასტოპორის ზედატუჩის ქვემოთ, წარმოშობს პირველადი ნაწლავის ღრუს ქვედა კედელს (ნიშნები 8 — 11). ნაწლავის წინა გავანიერებული ნაწილის (წინა ნაწლავის) ზევითა კედელს წარმოშობენ მე-7 და მე-6 ნიშნები. მე-5 ნიშანი (ნახატზე ეს არ არის აღნიშნული) და მეოთხე ნიშნის ნახევარი წაგრძელდნენ მთელი პირველადი ნაწლავის გასწვრივ ბლასტოპორამდე და ქმნიან მისი სახურავის შუა ნაწილს.

ამგვარმა ცდებმა გამოავსკარავა, რომ ბლასტულისა და გასტრულაციის სხვადასხვა მერიდიანზე ინვაგინაცია ერთნაირად არა ხდება. ინვაგინაცია უფრო ძლიერია ზურგის მხარეზე, რუხი ნახევარმთვარის

შუაში; გვერდებზე უფრო ნაკლებია და მუცლის მხარეზე კი სულ მცირეა (ნახ. 7). აგრეთვე მასალის მოძრაობა ბლასტოპორის მიმართ უფრო ინტენსიურია რუხი ნახევარმთვარის არეში და საკმარისად სუსტია მოპირდაპირე მხარეზე. გასტრულაციის ეს არაერთნაირი ინტენსიობა ცნობილი იყო ზოგიერთ უფრო ძველი გამოკვლევაბიდანაც. მათ ჩვენ არ ვასახელებთ, რადგან ფოგტის შრომები ამ პროცესის უფრო მთლიან და დეტალურ წარმოდგენას იძლევა. ამის გამო ბლასტოპორის დახშვა ხდება ვეგეტატიური ზონის (ვეგეტატიური პოლუსის) შუა ადგილას პირდაპირ კი არა, არამედ ექსცენტრულად ექვატორის ახლოს, იმ მხარეზე, რომელიც მდებარეობს რუხი ნახევარმთვარის მოპირდაპირე მხარეზე.

ინვაგინაციის განმცლელი მასალა, ე. ი. რომელიც ბლასტოპორის კიდეში შედრეკის შემდეგ აქტიურად ჩადის შიგნით, თითქმის განსაკუთრებით წარმოშობს უკვე ნახსენებ, პირველადი ნაწლავის სახურავს, რომლისაგანაც წარმოიშობა ქორდა და მეზოდერმა. მხოლოდ ამ მასალის უფრო ვეგეტატიური ნაწილი რუხი ნახევარმთვარის არეში, რომელიც პირველად იწყებს ინვაგინაციას, იძლევა ნაწლავის ლულის წინა ნაწილის კედელს (შეადარეთ მე-12 და მე-7 ნახატები).

ამგვარად, ძირითადი პრცესები, რომლებიც ხდება გასტრულაციის დროს, ასეთია:

1) ბლასტულის მთელი ანიმალური ნახევარსფეროს გაგანიერება და ფენებად დალაგება, განსაკუთრებით ექვატორისა და ბლასტოპორის ტუჩების ახლოს, იმდენად, რამდენადაც ბლასტოპორის ტუჩები იწყებენ ვეგეტატიური პოლუსისაკენ წაწევას; ამ გაგანიერებისა და ფენებად დალაგების დროს, ჩანასახის ანიმალური ზედაპირის მიდამოები იწყებენ შეწევას ბლასტოპორის ტუჩებისა და ვეგეტატიური პოლიუსის მიმართულებით;

2) კვერცხის ექვატორის არეში მდებარე მასალის ჩაბრუნება შიგნით, ბლასტოპორის კიდეებზე გადასვლით; ამის გამო ექვატორული ზონა თანდათანობით, ნაწილაკი ნაწილაკზე მიყოლებით ჩადის გასტრულის შუაში;

3) ჩანასახის შიგნით უკვე მოხვედრილი მასალის მოძრაობა ბლასტოპორის კიდიდან ანიმალურ პოლუსისაკენ, თავისი წინანდელი მოძრაობის შესახვედრად (მაგრამ უკვე ზედაპირზე კი არა, არამედ ჩანასახის შუაში). ამის გამო ინვაგინაციის პროცესში მყოფი მასალა არა გროვდება ბლასტოპორის კიდესთან, არამედ შიგნიდან ეფინება ქვეშ ექტოდერმულ მასალას და წარმოშობს პირველადი ნაწლავის ღრუის კედლებს.



ვეგეტატიური ზონის არაპიგმენტირებული მასალა, რომელიც გადატვირთულია საკვები უფითრით, ყველა ამ გადანაცვლების დროს ცოტადთუბევრად პასივობას იჩენს, მაგრამ საერთოდ ისიც იცვლის ადგილს; როდესაც ის შიგნით ხვდება, მაშინ იგი თითქმის მობრუნდება ხოლმე 180°-ით: მისი გარეთა ზედაპირი, რომელიც თავდაპირველად ქვედა ზედაპირი იყო — ეხლა შიგნით არის მიქცეული და წარმოშობს პირველადი ნაწლავის ქვედა კედელს. ხოლო მისი ის ზედაპირი, რომელიც შიგნით იყო მიქცეული და ქვემოდან საზღვრავდა ბლასტულის ღრუს, ეხლა გარეთკენაა მოქცეული და მიდებულა ჩანასახის გარეთა საფარზე (შეადარეთ მე-11 ნიშნის მდებარეობა მე-12 და 7 ნახატებზე).

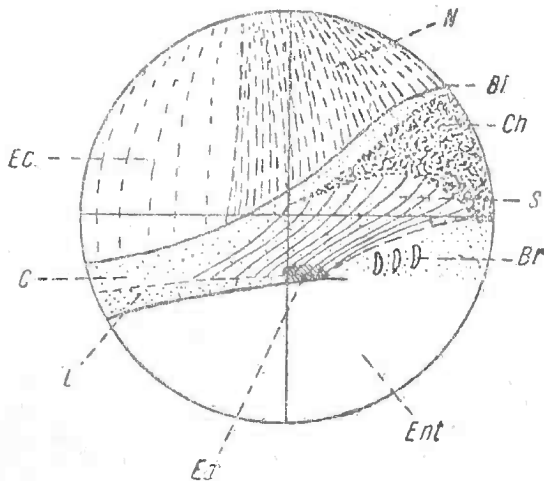
რადგან ნიშნები რამდენიმე დღესა სძლებენ, ამიტომ შესაძლებელია შემდეგშიც თვალისგადევენება ამფიბიის ადრეული ჩანასახის (ბლასტულის) ყოველი მიდამოს ბედისა. საჭიროა მხოლოდ ნიშნების გაკეთება ბლასტულის ზედაპირის სხვადასხვა ადგილას და გამოკვლევა შეღებილი მასალის ბედისა განვითარებულ ჩანასახში. შემდეგ კი შეგვიძლია, ადრეულ ჩანასახზე, ან კვერცხზედაც კი, მოვხაზოთ ცხოველის საბოლოო აღნაგობის სხვადასხვა ნაწილისა და ორგანოს განლაგების პროექტი. ამ მეთოდით ფოტოში მიიღო ბლასტულასა და ადრეულ გასტრულაში მყოფი ჩანასახის სხვადასხვა ორგანოს მასალის განაწილების რუქა ზოგიერთი სახის ამფიბიებისათვის. რასაკვირველია, ამან მოითხოვა დიდი მუშაობა და ცალკეული ცდების დიდი რიცხვი.

მე-13 ნახატზე ნაჩვენებია ასეთი რუქა სხვადასხვა მომავალი ორგანოების მასალის განაწილებისა კუდიანი ამფიბიის ჩანასახისა ბლასტულის სტადიაში. ჩანასახის ქვემო ნაწილს, რომელიც შეესაბამება არაპიგმენტირებულ ზონას, წარმოშობს ენტოდერმული მასალა — ნაწლავის მომავალი შუა ნაწილის მასალა. მის ზევით, მთელი ჩანასახის ირგვლივ, გაჭიმულია ე. წ. კიდური ზონა, რომელიც გასტრულაციის დროს განიცდის ინვაგინაციას. ეს ზონა უფრო ფართოა ჩანასახის ზურგის არეში (იქ, სადაც იმყოფება რუხი ნახევარმთვარე) და უფრო ვიწროა ჩანასახის მეორე მოპირდაპირე მხარეზე, მუცლის მხარეზე.

კიდური ზონა მასალაა მომავალი წინა ნაწლავის, ქორდისა და მეზოდერმისა. არსებითად უნდა აღინიშნოს, რომ ქორდის მასალას უჭირავს საკმარისად დიდი არე კიდური ზონის ზურგის ნაწილის შუაში და წაგრძელებულია საკმარისად შორს ორივე მხარეზე. მო-

ჭავალი მეზოდერმის საზღვრებში ფოგტმა შესძლო მთავარი მეზოდერმული ორგანოების გამოიჯნა: სემემენტირებული მუსკულატურის, გვერდითი ფირფიტების, წინა კიდეურების, კუდის ნასახის.

კიდეური ზონის ზემოთ დევს ექტოდერმული მასალა. მთელი ზურგის არე უჭირავს მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალას, რომელიც აღწევს ჩანასახის ანიმალურ პოლუსს. თავისი საერთო ფორმით ეს ნასახი წარმოადგენს აგრეთვე ნახევარმთვარეს, ისევე როგორც ქორდის ნასახი, მაგრამ მნიშვნელოვნად უფრო ფართო.



ნახ. 13. ტრიტონის ბლასტულაში სხვადასხვა ორგანოთა წარმოქმნილი უბნების განაწილების რუკა (ფოგტით). Ent — ვეგეტატური არე, ექტოდერმა; Ec — კანის ექტოდერმა; N — მედულარული ფირფიტა; Ch — ქორდა; S — სომიტები, კუნთების მასალა; L — გვერდითი მეზოდერმა; C — კუდის მასალა; Br — ლაყუჩები; Ex — წინა კიდეური; Bl — იმ მასალის საზღვარი, რომელიც გასტრულაციის დროს ჩადის ჩანასახის შიგნით.

ნახევარმთვარეს. ბლასტულის ექტოდერმული მასალის მუცლის ნაწილი არის კანის ექტოდერმის მასალა.

ნასახების მდებარეობის რუკა, ფოგტის მიერ მოცემული, ასაბუთებს ჩვენ მიერ უკვე მიღებულ წარმოდგენას, რომლის თანახმად კვერცხის ღერძი არ შეესაბამება მომავალი ჩანასახის ღერძებს: კვერცხის ზედა ანიმალური პოლუსი იქცევა ჩანასახის ზემოთა (ზურგის) მხარედ კი არა, არამედ მის წინა ბოლოდ. ჩანასახის ზე-

შოთა (ზურგის) მხარე ვითარდება კვერცხის გვერდითი მხარიდან. ნახატზე მოცემული სქემა კვერცხში (უფრო სწორად ბლასტულაში) სხვადასხვა ორგანოების მასალის მდებარეობისა, გვაჩვენებს კუდიანი ამფიბიების განვითარებას. ასეთივე მეთოდით ფოტომა შეისწავლა უკულო ამფიბიების კვერცხები. ნასახების დალაგება ძირითადად აქ აღმოჩნდა ისეთივე, როგორც კუდიან ამფიბიებში, მაგრამ ჩანასახის მთავარი ღერძული ორგანოების მასალა (მეზოდერმა, ქორდა, ნერვული სისტემა) უკულო ამფიბიებში ექვატორის ახლოა კონცენტრირებული; ამის გამო მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალა ვერ აღწევს ანიმალურ პოლუსამდე, ანიმალურ პოლუსზე კი მდებარეობს კანის ექტოდერმის მასალა.

თ ა ვ ი III

რა საზღვრავს ჩანასახის ორგანოების განვითარებას

წინა თავში ჩვენ აღვნიშნეთ ადრეულ ჩანასახში (ბლასტულაში) სხვადასხვა ორგანოთათვის მასალის განაწილების რუქა. მაგრამ რას წარმოადგენენ თავისთავად სხვადასხვა მიდამოები, რომლებიც ამ რუქაზე არიან აღნიშნული? წარმოადგენენ თუ არა ეს მიდამოები ნამდვილ ნასახებს ორგანოებისას, რომლებიც უნდა მხოლოდ მოხვედნენ თავიანთ ადგილას და მოიპოვონ შესაბამისი გარეგანი ფორმა და შინაგანი სტრუქტურა? თუ ეს ასეა, მაშინ ჩვენ კვლავ ვუბრუნდებით პრეფორმაციის თეორიის მოძღვრებას.

აქ საჭიროა რამდენადმე ზუსტად იქნას ანალიზირებული წარმოდგენა ორგანოების ნასახებზე და იმ მასალაზე, რომლიდანაც წარმოიშობა სხვადასხვა ორგანო. აქ მოხერხებულია სარგებლობა ორი ტერმინისა, რომლებიც ემბრიოლოგიაში დ რ ი შ მ ა შემოიღო.

დ რ ი შ ი იძლევა წინადადებას ვუწოდოთ „პროსპექტული მნიშვნელობა“ კვერცხის ან ჩანასახის რომელიმე ნაწილის ნამდვილ ბედს ჩანასახის ნორმალური განვითარების დროს; ე. ი. იმას, რაც კვერცხისა ან ჩანასახის ნაწილიდან წარმოიშობა საბოლოოდ ნორმალური განვითარების დროს. მაგალითად დრიშის მიერ ექინის ბლასტომერებზე ნაწარმოებ ცდების ნიადაგზე შეიძლება

ითქვას, რომ „პროსპექტული მნიშვნელობა“ კვერცხის თითოეული ცალკეული პირველი ორი ბლასტომერისა იქნება წარმოშობა ექინის მატლის ნახევარისა. „პროსპექტული მნიშვნელობისაგან“ დროში არჩევს „პოტენციას“ ე. ი. ჩანასახის ან კვერცხის რომელიმე ნაწილის განვითარებას უნარს სხვადასხვა პირობაში, მათ რიცხვში ექსპერიმენტულად შეცვლილ პირობებში. იგივე ცდები ექინის ბლასტომერებზე გვიჩვენებენ, რომ „პოტენცია“ შეიძლება გაირჩეს „პროსპექტული მნიშვნელობისაგან“. პირველი ორი ბლასტომერიდან, ერთი, რომელიც ნორმალური განვითარების დროს წარმოშობს მხოლოდ ნახევარმატლს (მატლის მეორე ნახევარი ვითარდება მეორე ბლასტომერიდან); ექსპერიმენტულად შეცვლილ პირობებში, და სახელობრ მაშინ, როდესაც ის გამოცალკევებულია მეორე ბლასტომერიდან, წარმოშობს უკვე არა ნახევარმთავარეს, არამედ მთელ მატლს. ამრიგად, პირველი ორი ბლასტომერიდან ცალკეულს აქვს უფრო ფართო პოტენციები, უფრო დიდი შესაძლებლობა განვითარებისა, ვიდრე ნორმალური განვითარების დროს.

თუ ჩვენ ეხლა დაუბრუნდებით ცალკეულ ორგანოების მასალის მდებარეობის რუქას ამფიბიის ბლასტულაში, მაშინ ჩვენთვის ერთბაშად ნათელი გახდება, რომ ფოგტის გამოკვლევებმა გამოააშკარავეს მხოლოდ მართო პროსპექტული მნიშვნელობა კვერცხის მიდამოებისა, მაგრამ ისინი არაფერს ამბობენ პოტენციის შესახებ, რუქაზე აღნიშნული ყოველი მიდამოს განვითარების უნარიანობის შესახებ. ჩვენ გავიგეთ, კვერცხის, ან უფრო სწორად, ბლასტულის რომელი მიდამოდან რომელი ორგანო წარმოიშობა. მაგრამ ჩვენ კიდევ არაფერი ვიცით, არის თუ არა რაიმე განსხვავება პოტენციებში, განვითარების უნარიანობაში, რუქაზე აღნიშნული ყველა მიდამოთა შორის. განსხვავდება თუ არა, მაგალითად, თავის უნარიანობით მიდამო, რომელიც აღნიშნულია როგორც მომავალი მოდულარული ფირფიტა, იმ მიდამოსაგან, რომელიც აღნიშნულია როგორც მომავალი კანი, ჩანერგილია თუ არა პირველში განსაკუთრებით ტვინის წარმოშობის უნარიანობა, თუ მას აგრეთვე შეუძლია შეცვლილი პირობების დროს, ჩანასახის სხვა ორგანოების წარმოშობაც.

იმისათვის, რომ ამ კითხვას გავცეთ პასუხი, აუცილებელია გამოყენება გამოკვლევების სრულიად სხვა მეთოდებისა, ვიდრე ის მეთოდები, რომლებიც გამოყენებული იყო ფოგტის მიერ. აუცილებელია ისეთი ექსპერიმენტის დაყენება, რომელიც ჩანასახის ცალკეულ

ნაწილებს ჩააყენებდა ახალ პირობებში და ამრიგად გამოააშკარავებდა, ემსგავსებოდა თუ განსხვავდებოდა თავიანთი განვითარების უნარიანობით ყველა ის მიდამოები, რომლებიც აღმოაჩინა ფოტომათავისი ცდებით სიცოცხლეში შეღებვის დროს.

ერთ ასეთ შესაძლებელ ექსპერიმენტს წარმოადგენს პირდაპირი იზოლაციის ცდები, გამოცალკეება კვერცხის სხვადასხვა ნაწილებისა. ისე, როგორც დროში ანცალკეებდა ბლასტომერებს ექინის კვერცხების დაყოფის დროს, შესაძლებელია ასეთი ცდა ვაწარმოოთ ამფიბიებზედაც. პირველად ასეთი ექსპერიმენტი ტრიტონის კვერცხებზე აწარმოვა გერლიჩამ. მან ტრიტონის კვერცხს, ორი ბლასტომერის სტადიაში მყოფს, შემოახვია წვრილი თმა იმგვარად, რომ თმამ გაიარა ბლასტომერთა შორის საზღვარზე. შემდეგ მან მოუჭირა თმა და ამით ერთმანეთისაგან გააცალკევა ორი ბლასტომერი.

იგივე ცდა დიდი რაოდენობით აწარმოვა და მათი შედეგებიც შეისწავლა შპემანმა, რომლის სახელთან დაკავშირებულია დიდი რაოდენობა არაჩვეულებრივად მნიშვნელოვანი ექსპერიმენტებისა, რომლებთანაც ჩვენ გვექნება საქმე შემდეგ თავებში. თავისი ნაშრომებით შპემანმა გაიჩინა დიდი რიცხვი მიმდევრებისა, და თვით შპემანი წარმოადგენს, უეჭველად, ერთ-ერთ გამოჩენილ თანამედროვე ბიოლოგს.

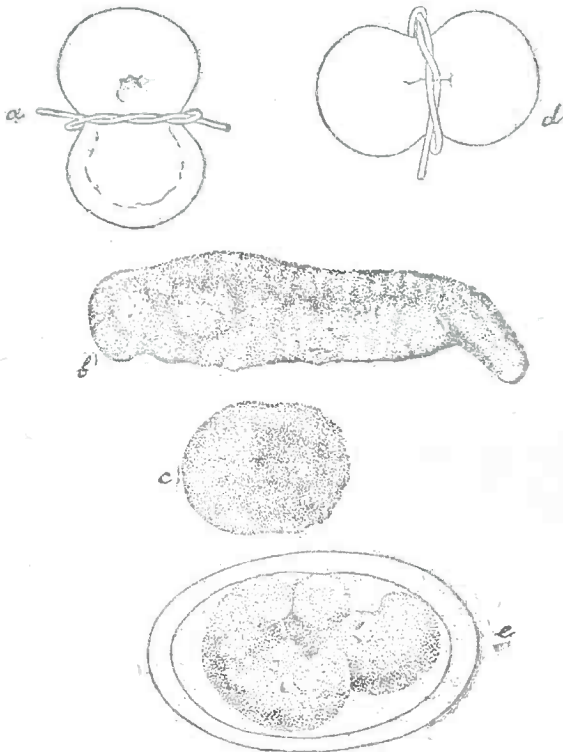
ტრიტონის პირველი ორი ბლასტომერის გაყოფის შედეგები, როგორც შპემანმა გვიჩვენა, ყოველთვის არ არის ერთნაირი. ჩვენთვის ახლა მნიშვნელოვანი ის არის, რომ ბევრ შემთხვევაში ამ დროს ყოველი ბლასტომერი წარმოშობს ცალკეულ მთელ ჩანასახს, რომელიც განსავადდება ნორმალური ჩანასახს სავან მხოლოდ ორჯერ ნაკლები ოდენობით (ნახ. 14). სხვა შემთხვევებში ნორმალური ჩანასახი წარმოიშობა მარტო ერთი ბლასტომერიდან; მეორე ბლასტომერიდან კი ვითარდება არანორმალური ჩანასახი, მოკლებული ყველა დერძულ ორგანოებს: ქორდანს, სომიტებს, ნერვთა სისტემას, გაფორმებული ნაწილის ლულას. მერე ისევ მოგვიხდება დავუბრუნდეთ ასეთი შემთხვევების ახსნა-განმარტებას. რაც შეეხება იმ შემთხვევებს, როდესაც ყოველი ორი ბლასტომერიდან წარმოიშობა მთელი ჩანასახი, მათი მნიშვნელობა სრულიად ნათელია: სრულიად ცხადია, რომ ორი ბლასტომერის სტადიაზე კვერცხის ცალკეული მიდამოები არ წარმოადგენენ მომავალი ორგანოების სრულიად ფიქსირებულ, წინასწარ განსაზღვრულ ნასახებს, მაგრამ ყოველ მიდამოს აქვს ფართო განვითარების პოტენცია და ყოველი მიდამოს შეუძლია წამოშვას სხვა ორგანოები, და არა ის ორგანოები, რომლებსაც ის წარმო-

შობდა ნორმალური განვითარების დროს. ის ფაქტი, რომ ორივე ჩანასახს ყველა ორგანო გაუფითარდა ნორმალური რიცხვის და ამავე დროს ნორმალური მთლიანი (და არა ნახევარი) აგებულებისა, არ შეიძლება აიხსნას სხვანაირად თუ არა ისე, რომ ორგანოების მთელი რიგი (მეორე წყვილი თვალი, კიდურები, სომიტების რიგი, მედულარული ფირფიტის მეორე ნახევრები) იმ მასალიდან არ განვითარდნენ, რომლიდანაც უნდა განვითარებულყვნენ ნორმალური განვითარების დროს; ეს კი შესაძლებელია მხოლოდ როლების საფუძვლიანი ხელახლა განაწილებით კვერცხის მასალის ცალკეულ ნაწილებს შორის. ცხადია ჩანასახის განვითარების უნარი კვერცხის მთელ მასალას ჰქონდა და ეს უნარი შეიძლება გამოამჟღავნოს ამ მასალის ნაწილმაც, რასაკვირველია საკმარისად დიდმა.

თუ ბოლომდე არ იყო დაყვანილი კვერცხის ორ ნახევრად გადასკვნის ცდები და ნახევრებს შორის რჩებოდა პატარა კავშირი, მაშინ ვითარდებოდა მხოლოდ ნაწილობრივ გაორებული ჩანასახი, მაგალითად, ჩანასახს ჰქონდა ორი ნორმალური თავი, სხეულის ორი წინა ნაწილი, მაგრამ ჰქონდა სხეულის ერთი, საერთო უკანა ნაწილი და საერთო კული. გაორების ხარისხი მთლიანად დამოკიდებული იყო გადასკვნის სიღრმეზე და განიცდიდა ვარიაციას თავის წინა ნაწილის ორ ჩანასახად უმნიშვნელო გაორებიდან სრულ გაყოფამდე.

ერთი კვერცხიდან ორი ჩანასახის განვითარება ხდება არა მარტო ექსპერიმენტულ ლაბორატორიულ პირობებში, არამედ ბუნებრივ პირობებშიც ცხოველისა და ადამიანის განვი აარების დროს. კერძოდ, ადამიანში ცნობილია ორგვარი ტყუპი. ზოგ შემთხვევაში ტყუპები იმაზე მეტად არა ჰგვანან ერთმანეთს, რამდენადაც, საერთოდ ერთმანეთს ჰგვანან ხოლმე ერთი მშობლების შვილები. თვითეული ასეთი ტყუპი ვითარდება ცალკეული კვერცხიდან, რომლების განაყოფიერება და განვითარება ხდება თუმცა ერთდროულად, მაგრამ ერთმანეთისაგან დამოუკიდებელივ. ეს არის ეგრედწოდებული ორკვერცხიანი ტყუპები. ისინი შეიძლება იყვნენ სხვადასხვა სქესისა. მეორე ტიპს ეკუთვნიან ტყუპები, რომლებიც ხასიათებიან გასაოცარი გარეგნული მსგავსებით; ამის გამო ასეთი ტყუპები ხშირად ძნელი გასარჩენი არიან იმათთვისაც კი, ვინც მათ კარგად იცნობს. ასეთი ტყუპები ყოველთვის არიან ერთი სქესის (ან ორივე მამრობითი, ან ორივე დეარობითი). ამ ტყუპების გასაოცარი მსგავსება იმის შედეგია, რომ ორივე ბაკში წარმოიშობა ერთ და იმავე კვერცხიდან, რომელიც ორ თახაასწორ ნაწილად გახლეჩილა. ამ გახლეჩის

მიზეზი ჯერ კიდევ გამოურკვეველია. ასეთი ერთკვერცხიანი ტყუბები, რომელნიც წარმოიშობიან ერთი და იმავე კვერცხიდან და სპერმატოზოიდიდან (რადგან ლაპარაკი შეიძლება იყოს მხოლოდ ბლასტომერებად გაყოფილ, ე. ი. განაყოფიერებული კვერცხის გახლეჩაზე),



ნახ. 14. თმის შემოჭირებით კვერცხის ორად გაყოფის შედეგები. როცა თმა შემოჭერილია იმ სიბრტყეზე, რომელიც ბლასტოპორის ხეშო ტუნს ორადა ჰყოფს (d), ორი მთლიანი ჩანასახი ჩნდება (e). როცა შემოჭირებულია იმ სიბრტყეზე, რომელიც მომავალ ზურგის არეს აცალკავებს მუცლის არისაგან (a), ჩნდება ერთი მთლიანი ჩანასახი (b) და „პატარა მუცელი“ (c).

ღებულობენ სრულიად იდენტურ მემკვიდრეობის ნიშნებს და თანაც ვითარდებიან მაქსიმალურად ერთნაირ პირობებში.

მაგრამ კვერცხის გაყოფა ორ ნაწილად არ არის ყოველთვის მთლიანი. როგორც ტრიტონებზე ნაწარმოებ ცდებში მოხდა, აქაც, ორ ნახევრებს შორის ზოგჯერ რჩება პატარა თუ დიდი ხიდაკი, და მაშინ ვითარდებიან სხვადასხვანაირი მახინჯები.

იმასთან დაკავშირებით თუ რამდენად მთლიანი იყო გახლეჩა, ვლღებულობთ ერთ შემთხვევაში ისეთ ინდივიდებს, რომლებსაც სხეულის ასოები ნაწილობრივ აქვთ გაორებული, მაგალითად ორი თავი; სხვა შემთხვევებში ვლღებულობთ ორ ინდივიდს, რომლებიც მხოლოდ ნაწილობრივად ერთმანეთზე არიან შეზრდილნი, როგორც ცნობილი სიაშელი ტყუპები.

ცდები კვერცხის გაყოფისა ორ ნახევრად მაინც არ იძლევა გარკვეულ პასუხს ჩვენთვის საინტერესო კითხვებზე. კვერცხის გადასკვნის დროს უეჭველად ხდება ზოგიერთი გადანაცვლება, გადაჯგუფება, კვერცხის მასალისა. ამ გადანაცვლების მიმართულება და ოდენობა ჩვენთვის უცნობია. ამის გამო არ შეიძლება ვთქვათ, თუ რა მოსდის კვერცხის ყოველ იმ მიდამოს, რომლის პროსპექტული მნიშვნელობა ჩვენთვის ცნობილია ფოტის შრომებიდან. ამიტომ სასურველი იქნებოდა გვეჩვენებოდა გამოკვლევის ისეთი მეთოდი, რომელიც საშუალებას მოგვცემდა გამოგვეჩვენებოდა კვერცხის მასალის ცალკეული, ვარაუდულად ამოჩვენებული მიდამოს განვითარების უნარიანობა. ასეთი მეთოდი აღმოჩენილ და დამუშავებული იყო შპემანის მიერ. ეს არის მისი მეთოდი მიკროკიურული ოპერაციებისა ახალგაზრდა ჩანასახებზე.

შპემანმა გამოიხატა მეთოდი, რომელიც საშუალებას გვაძლევს ამფიბიების ძალიან ადრეული ჩანასახის ერთი ადგილიდან მეორეზე გადინერგოს პატარა-პატარა ნაჭრები. შპემანის მეთოდი შემდეგში კლასიკური გახდა და მიგვიყვანა არაჩვეულებრივ საინტერესო და მნიშვნელოვანი მოვლენების აღმოჩენამდე.

რადგან ამფიბიის კვერცხი დიდი არ არის და მას ძლიერ ნაზი, ნახევრად თხევადი კონსისტენცია აქვს, ამიტომ ამ კვერცხებზე ოპერაციის წარმოება ჩვეულებრივი ქირურგიული იარაღით (დანებიით, სკაპელბით, მაკრატლებით) არ შეიძლება. საჭირო შეიქნა სპეციალური იარაღების გამოგონება. ქსოვილების ნაჭრების ამოკვეთისათვის ხმარობენ წვრილ ნემსებს. ამ ნემსებს აკეთებენ მინის ჩხირებისას; ჩხირს ალხობენ ცეცხლზე და გალხობილს ბოლოს გამოსწევენ, წაამწვეტებენ, როგორც ნემსს (ნახ. 15). ნემსის ბოლო უნდა იყოს ძლიერ წვრილი. ზოგჯერ ნემსის წვერს ხრიაწ იმისათვის, რომ ნემსით მუშაობა უფრო მოსახერხებელი იყოს. ნემსის მოქმედების პრინციპი შემდეგია: ნემსი ჩანასახის ქსოვილში შეაქვთ ირიბად ანდა

მთლიანად გაჩხვლევტენ ჩანასახის რომელიმე ნაწილს, შემდეგ სწევენ ზევით, ნემსი სჭრის, ან უფრო ზუსტად რომ ესთქვათ, არღვევს ჩანასახის ნახ ქსოვილს. ქსოვილის ნაჭრის ამოსაკვეთად, რასაკვირველია, საჭიროა რამდენიმე (3 — 4) ასეთი განაკვეთის გაკეთება. გაჭრის დროს ჩანასახს იჭერენ თმის ყულფით, რომლებსაც ამზადებენ ბავშვის თმისაგან; ყულფი ცვილით არის დამაგრებული მინის ბოლოზე, რომელიც წვრილი კაბილარით არის გამოწეული (ნახ. 15). იმავე ყულფით შეიძლება გადატანა ამოჭრილი ქსოვილის ნაჭრებისაც. ზოგიერთი სპეციალური ტიპის გადანერგვისათვის გამოგონებული იყო სპეციალური იარაღები. ექსპერიმენტული ემბრიოლოგიის ისტორიაში განსაკუთრებული როლი ითამაშა მიკროპიპეტკამ. მიკროპიპეტკა ბოლოვდება მინის წვრილი კაბილარული მილით. მილის ნახვრეტს დაადებდნენ ხოლმე ჩანასახის ზედაპირს და მილში შეწოვდნენ ქსოვილის ფენას, რომელიც ამ დროს აქ ამოიბურცებოდა. შემდეგ ქსოვილს სჭრიდნენ პატარა დანით, რომელიც დამზადებულია ორივე მხარეზე გალესილი ფოლადის ნემსისაგან. მოიკვეთებოდა ხოლმე ქსოვილის მრგვალი ნაჭერი და რჩებოდა ასეთივე სწორი ნახვრეტი. რადგან ერთი და იმავე პიპეტკის ხმარება ყოველთვის იძლევა ერთიდაიმავე ფორმისა და ზომის ნაჭერსა და ნახვრეტს, ამიტომ ამით ძლიერ ადვილდება ორ სხვადასხვა ცხოველზე ამოჭრილი ქსოვილის ორი ნაჭრის შეცვლა: ნაჭრები ზუსტად უდგება დარჩენილ ნახვრეტებს.

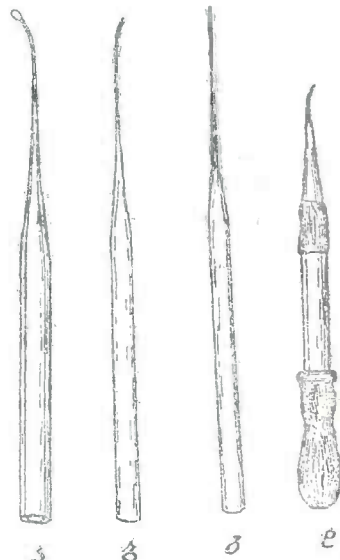
მიკროქირურგიული ოპერაციები ასე კეთდება: პირველად აუცილებლად უნდა მოვაშოროთ ჩანასახს ყველა მისი გარსჭლორწოიანიცა და შიგნითა ყვითროვანიც. შემდეგ ორივე ჩანასახს დებენ საოპერაციო აბაზანაში; ეს აბაზანა უკვე ზემოთ იყო ნახსენები ფოტის ცდებთან დაკავშირებით. ეს არის მინის ან ხის პატარა ჯამი, რომლის ფსკერი გადალესილია სანთლით. აბაზანაში ასხამენ მარილის ფიზიოლოგიურ ხსნარს ან რინგერის ხსნარს. ხსნარის ოსმოსური წნევა თანაბარი უნდა იყოს ჩანასახის ქსოვილების ოსმოსური წნევისა, რათა ოსმოსური წნევით შეუფერებელმა გარემომ არ ავნოს ჩანასახის ქსოვილებს, როდესაც გაჭრილი იქნება ზედაპირული შრე. სანთლიან ფსკერზე გაკეთებულია ნახევარსფეროსებრი ორმოები, ჩანასახების ტოლი. ეს ორმოები არა თუ მარტრ აფერხებენ ჩანასახის გადაგორებას ფსკერზე, არამედ ხელს უწყობენ აგრეთვე, რომ ჩანასახმა შეინარჩუნოს თავისი ნორმალური ფორმა, რადგან ადრეული ჩანასახები, რომლებსაც შემოცლილი აქვთ გარსები, ძლიერ დეფორმაციას

განიცდიან საკუთარი სიმძიმისაგან. შემდეგ, ერთერთ ჩანასახს აღწერილი იარაღებით ამოჭრიან ქსოვილის ნაჭერს — ტრანსპლანტატს და მეორე ჩანასახს უკეთებდენ შესაფერიის ზომის კრილობას. შემდეგ ტრანსპლანტატი გადააქვთ და დებენ კრილობაში სასურველი ორიენტაციით. ტრანსპლანტატი რომ შეეზარდოს პატრონის ქსოვილს და არ გამოვარდეს კრილობიდან, მას ზოგჯერ

ცოტათი ამაგრებენ თხელრ საფარი შუშის ხიდაკით. ხიდაკი მოხრილია ისეთი სახით, რომ ის მხოლოდ ცოტათი ეხება ჩანასახის ზედაპირს და არ აწვება მას მთელი თავისი სიმძიმით. სხვათაშორის, ხშირად შეხორცება ხდება დაუმაგრებლადაც. ჩანასახებს კრილობები უადრეს სტადიაში ძლიერ სწრაფად უხორცდებთ: ხშირად უკვე ნახევარი საათის შემდეგ ტრანსპლანტატი სრულიად შეეზრდება ხოლმე პატრონის ქსოვილს და რამდენიმე საათის შემდეგ კრილობებისა კვალიც აღარა რჩება. ჩანასახი ხელახლა გადააქვთ ჩვეულებრივ წყალში და ზრდიან იმ საჭირო სტადიამდე, რომელზედაც შეიძლება გამორკვევა, თუ რა მიმართულებით წავიდა ტრანსპლანტატის განვითარება.

ამ მეთოდის მთლიანად გამოყენების შესაძლებლობისათვის აუცილებლად საჭიროა შესაძლო იყოს

ტრანსპლანტატის ქსოვილის გარჩევა პატრონის ქსოვილისაგან, რომ თვალყური ვადევნოთ ტრანსპლანტატის ბედს და გავიგოთ, თუ მისგან სახელდობრ რა განვითარდება. ამ მიზნით შპემანი თავის ცდებში ხმარობდა არათანაბარი პიგმენტაციის ჩანასახებს. ჩვენს ჩვეულებრივ ტრიტონს, რომელიც აგრეთვე ცხოვერობს ფრეიბურგის ახლო, სადაც შპემანი ატარებდა თავის ცდებს, კვერცხები ყავისფერი აქვს, მაგრამ ზოგი უფრო მუქია, ზოგი უფრო ბაცი, ისე რომ



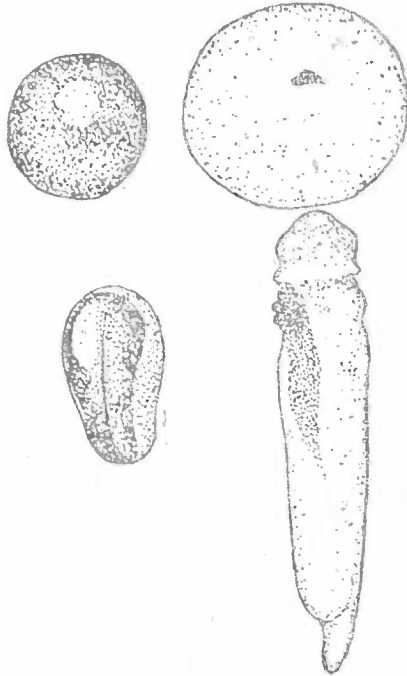
ნახ. 15. შპემანის მიკროქირურგიული იარაღი. ა — თმის ყულფი; ბ-გ — შუშის ნემსები; დ — მიკროპიპეტკა.

ტრანსპლანტაციისათვის შეიძლება შერჩევა უფრო მუქი და უფრო ბაცი ჩანასახისა. რატომუნდა კიდევ უფრო უკეთესი იქნება, თუ ოპერაციისათვის ორი ერთნაირი ჩანასახის მაგიერ ავიღებთ ორ სხვადასხვა სახის ჩანასახს, რომლებსაც განსხვავება ზევრად მკაფიოდ ექნებათ გამოხატული. კერძოდ, ძლიერ ზუსტ შედეგს იძლევა გადანერგვა ჩვეულებრივსა და სავარცხლისებრ ტრიტონებს შორის. სავარცხლისებრი ტრიტონის კვერცი სრულებით მოკლებულია პიგმენტს, სრულიად თეთრია. ამის გამო სავარცხლისებრი ტრიტონის ადრეული ჩანასახის ქსოვილები ძლიერ ადვილად გაირჩევა ჩვეულებრივი ტრიტონის ქსოვილისაგან. ცდამ გვიჩვენა, რომ სახის ნიშნები ტრანსპლანტაციის დროს ყოველთვის უცვლელი რჩება. ამის გამო ძალიან დიდხანს შეგვიძლია გავარჩიოთ ორივე სახის ქსოვილები და ცალკეული უჯრედებიც კი, იმ დრომდე, ვიდრე ჩანასახის პიგმენტაციას არ შეცვლის მატლის პიგმენტაცია, რომელიც ორივე სახის ტრიტონებში ძლიერ მსგავსია. სხვადასხვა სახის ცხოველთა შორის ასეთ გადანერგვას უწოდებენ ჰეტეროპლასტიკურ გადანერგვას. ისეთ გადანერგვას კი, რომელიც ხდება ორი ერთი და იმავე სახის ცხოველთა შორის, ეწოდება ჰომოპლასტიკური გადანერგვა. გადანერგვა შეიძლება ვაწარმოოთ არა მარტო ორ მონათესავე სახის ჩანასახს შორის, როგორც ჩვეულებრივი და სავარცხლისებრი ტრიტონებს შორის, არამედ აგრეთვე უფრო შორეულ სახეთა შორისაც, მაგალითად ტრიტონსა და აქსალოტლს შორის, რომელიც ეკუთვნის კუდიანი ამფიბიების სხვა ოჯახს. გადანერგვა შესაძლებელია აგრეთვე სხვადასხვა რიგის ცხოველთა ჩანასახებს შორისაც: კუდიანი ამფიბიების—ტრიტონის—ჩანასახებსა და ზოგიერთი სახის უკულო ამფიბიების—ბაყაყისა და გომბეშოს ჩანასახებს შორის. ასეთ გადანერგვას, რომელიც ხდება ძლიერ შორეული გვარის ცხოველთა შორის, ჰქვია ქსენოპლასტიკური ტრანსპლანტაცია. განსხვავება ტრანსპლანტაციისა და პატრონის ქსოვილებს შორის აქ განსაკუთრებით მკვეთრია. სხვადასხვანაირია არამარტო პიგმენტაცია, არამედ უჯრედების ოდენობაც (ბაყაყების კვერცი გაცილებით პატარაა) და აგრეთვე სხვადასხვა ქსოვილებისა და უჯრედების სხვა ნიშანთვისებაც. კუდიანი და უკულო ამფიბიების ქსოვილები თუმცა შენორცებიან ხოლმე ერთმანეთს, მაგრამ ჩვეულებრივად არ წარმოშობენ ერთად საერთო ორგანოებს, თუმცა კი ზოგიერთ ცდაში შემჩნეულია ქსოვილების უფრო მჭიდრო შეერთება ამდენად შორეულ სახეებს შორის: წარმოშობილა საერთო ორგანოები, რომლებიც შესდგებოდნენ ორივე სახის ქსოვილებისაგან (მაგალითად, მთლიან-

ნი ტუინის წარმოშობა, რომელიც შესდგება ნახევრად ტრიტონის ქსოვილისაგან და ნახევრად კი გომბეზოს ქსოვილისაგან). ბოლოს, შესაძლებელია გადანერგვა კიდევ უფრო შორეული ცხოველების ჩანასახებს შორის, რომლებიც ეკუთვნიან სხვადასხვა კლასებს, როგორც მავალითად ამფიბიებისა და ფრინველების ჩანასახებს შორის, მაგრამ ამ ცდებში ორი ცხოველის ქსოვილებს ნამდვილი თანამშრომლობა უკვე აღარ ეტყობათ.

შპემანის მუშაობის ტექნიკის მოკლე აღწერის შემდეგ, დავუბრუნდეთ იმ შედეგებს, რომლებიც მან მიიღო, დავუბრუნდეთ ამფიბიების ადრეულ ჩანასახში იმ სხვადასხვა მიდამოების განვითარების უნარიანობის საკითხს, რომლებიდანაც უნდა წარმოიშვნენ სხვადასხვა ორგანოები, ე. ი. რომლებიც აღჭურვილი არიან სხვადასხვა პროსპექტული მნიშვნელობით. შპემანის ერთი საწყისი ექსპერიმენტი ასეთი იყო: ტრიტონის ორ ჩანასახს, ერთს მუქსა და მეორეს ბაცს, იმ დროს როდესაც მათ ეწყობოდათ გასტულაცია, გადანერგვის საშუალებით უცვლიდა ადგილს ქსოვილის ორ ნაჭერს. მუქი ჩანასახიდან მან ამ გადანაცვლებისათვის აიღო მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალის ნაჭერი, ბაც ჩანასახში კი მომავალი კანის ექტოდერმის ნაჭერი. ამის გამო მუქი ჩანასახის მედულარული ფირფიტის ნაჭერი მოხვდა კანის ექტოდერმის არეში, ბაცი ჩანასახის მომავალი კანის ექტოდერმის ნაჭერი კი მოხვდა მედულარული ფირფიტის არეში. (ნახ. 16). როდესაც ორივე ჩანასახის დიფერენციაცია წინ წავიდა, ორივე ჩანასახში დაიწყო ცალკეული ორგანოების გაფორმება, და მათ რიცხვში მედულარული ფირფიტებისაც; გამოირკვა, რომ გადანერგილი ნაჭრები ვითარდებიან არა იმ მიმართულებით, რა მიმართულებითაც ისინი უნდა განვითარებულყვნენ თავიანთ პირვანდელ ადგილას, არამედ ვითარდებიან ახალგარემოცულობის თანახმად და პარამონიულად შედიან ჩანასახ-პატრონის შემადგენლობაში. მუქი ჩანასახის მომავალი მედულარული ფირფიტის ნაჭერმა ახალ ადგილას წარმოშვა კანის ნაწილი, ჩანასახის მომავალი კანის ნაჭერმა კი ახალ ადგილას წარმოშვა მედულარული ფირფიტის ნაწილები (ნახ. 16). ეს ექსპერიმენტი ამტკიცებს, რომ როგორც მედულარული ფირფიტის, ისე კანის განვითარების მიმართულება არ არის ადრეულ სტადიებში სრულიად და საბოლოოდ გამორკვეული და რომ გამორკვევა ხდება იმ გარემოცულობასთან დაკავშირებით, რომელშიაც იმყოფება აღებული ნაწილი ჩანასახისა. შპემანის ეს

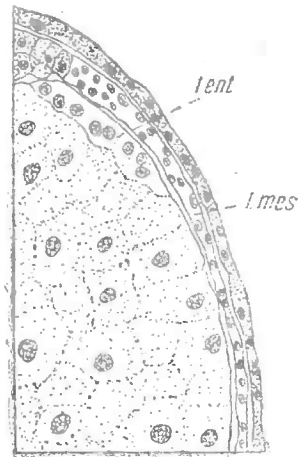
ექსპერიმენტი ამტკიცებს, რომ ექტოდერმის რომელიმე ნაწილის განვითარების უნარი უფრო ფართოა, ვიდრე მისი პროსპექტიული მნიშვნელობა, მაგრამ რამდენად ფართოა ეს უნარი, ამას შპემანის ცლა ვერ გვიჩვენებს. ამ მიმართულებით სისტემატური გამოკვლევები



ნახ. 16, ორი ტრიტონის ხახის სხვადასხვანაირად პიგმენტირებული ჩანასახის ნაწილების ადგილთა შეცვლის შედეგი. შეცვლა წარმოებულია დეტერმინაციის დაწყებამდე.

იყო ნაწარმოები შპემანის მოწაფის რ. მანჰოლდის მიერ. მანჰოლდი ექტოდერმის ნაჭრების გადანერგვას ახდენდა არა ექტოდერმის სხვა უბნების ადგილას, არამედ ჩანასახის სულ სხვადასხვა არეებში. იყო გაკეთებული ჰეტეროპლასტიკური ოპერაციები და

ამიტომ მათ მოგვცეს არაჩვეულებრივი ზუსტი შედეგები. როდესაც მანპოლდმა გადანერგა მომავალი ექტოდერმის ნაჭრები განაპირა ზონის არეში, ნაჭრებმა ინეგაინაცია განიცადეს გარშემომცველ ნაწილებთან ერთად, ჩაიკეცებოდნენ ხოლმე ბლასტოპორის კიდებზე და ჩადიოდნენ გასტრულის შუაში. იმის მიხედვით თუ სად მოჰყვა ტრანსპლანტანტი, მან წარმოშვა სრულიად სხვადასხვა მეზოდერმული ორგანოები: სომიტები, გვერდითი ფირფიტა (ნახ. 17), თირკმლის მილები და აგრეთვე ქორდაც. როდესაც მანპოლდმა გადანერგა მომავალი ექტოდერმის ნაჭრები მომავალი ენტოდერმის არეში ვეგეტატურ პოლუსზე, ტრანსპლანტატი ბევრად უფრო ცუდად განიცდიდა შეხორცებას, მაგრამ იქაც ტრანსპლანტატი ჩადიოდა ჩანასახის შიგნით და თუ არ იქნებოდა ამოგდებული ენტოდერმის არიდან, არამედ შეინარჩუნებდა მასთან კავშირს მაშინ წარმოშობოდა ნაწლავის შილის კედლის ნაწილებს (ნახ. 17). ამრიგად, ჩანასახის მომავალი ექტოდერმის ნაწილების განვითარების უნარიანობის სფეროში შედის ჩანასახის ყველა ორგანო და ნაწილი. ბევრად უფრო ძნელია შესწავლა ბლასტულის სხვა ნაწილების განვითარების უნარიანობისა: მომავალი მეზოდერმისა და ენტოდერმისა. მომავალი ენტოდერმის გადანერგვა საერთოდ ძალიან ძნელია, მისი უჯრედები იმდენად გადატვირთულია ცვითრით, რომ ისინი ძალიან ცუდად ეზრდებიან პატრონის ქსოვილებს ახალ ადგილას. არც მომავალი მეზოდერმის გადანერგვის საქმეა ბევრად უკეთესად. ძალიან ძნელია მისი შეყვანა ექტოდერმული ფენის შემადგენლობაში. ის ეზრდება კიდევ პატრონის ექტოდერმულ ქსოვილს, მაგრამ, კიდური ზონის ჩვეული ტენდენციის გამო, გადანერგილი მიდამოები ღრმად ჩადიან ჩანასახის შიგნით და შედიან მეზოდერმის სისქეში. მხოლოდ კიდური



ნახ. 17. ტრიტონის ჩანასახის ნაკვეთი. გადანერგილი, ჯერ კიდევ არადეტერმინებული მასალა მომავალი ექტოდერმისა (ღია ფერი) შევიდა პატრონის I მეზოდერმისა (I. mes) და ენტოდერმის (I. ent) შემადგენლობაში.

ზონის მუცლის ნაწილები, რომლებშიაც ინვაგინაციის ტენდენციები ასე ძლიერი არ არის, და აგრეთვე პატარა მიდამოები, კიდური ზონის სხვა ნაწილებიდან აღებულები რჩებიან ზედაპირზე და მაშინ ისინი განიცდიან დიფერენციაციას, როგორც ექტოდერმა. აქედან შეიძლება დასკვნის გამოტანა, რომ ჩანასახის მასალის დანარჩენი ნაწილსაც, და არა მარტო ექტოდერმულს, აქვს განვითარების ფართო შესაძლებლობა, რომელიც გამოიხატება ჩანასახის ყველა დიფერენცია-ციაში. თუმცა კი ასეთი შესაძლებლობის გამორკვევა არც ისე ადვილია.

ასეთი ფართო შესაძლებლობანი არსებობს მხოლოდ დროებით. განვითარების ცოტა უფრო მოგვიანებულ სტადიაში იგივე ცდები ჩაღვნიან სხვა შედეგებს. შპემანმა სცადა ექტოდერმის ნაკრების გადანერგვა იმ სტადიაში, როდესაც გასტრულაცია უკვე დამთავრებულია და გაჩენილია მედულარული ფირფიტა (ამ სტადიას ჰქვია ნეირული, იხ. ნახ. 9, ე — ი). ამ სტადიაში კანის ექტოდერმს უკვე აღარ აქვს უნარი გადანერგვის დროს წარმოშოს ნაწილები მედულარული ფირფიტისა და მერე კი ტვინოვანი ლულისა. ახალ ადგილზედაც კანის ექტოდერმა განიცდის დიფერენციაციას როგორც კანი, და ბოლოსდაბოლოს გამოიდევენება ხოლმე პატრონის ტვინოვანი ლულის შემადგენლობიდან. აგრეთვე მედულარული ფირფიტის მიდამო უკვე რომელ ადგილზედაც არ უნდა იყოს, სადმეც არ უნდა გადაენერგოთ იგი, წარმოშობს ნერვთა სისტემის ნაწილს და ჩადის კანის ზედაპირის ქვეშ (იხ. ნახ. 18). ძირითადად, განვითარების უნარიანობა შეზღუდულია ყოველი ნაწილის პროსპექტული მნიშვნელობით.

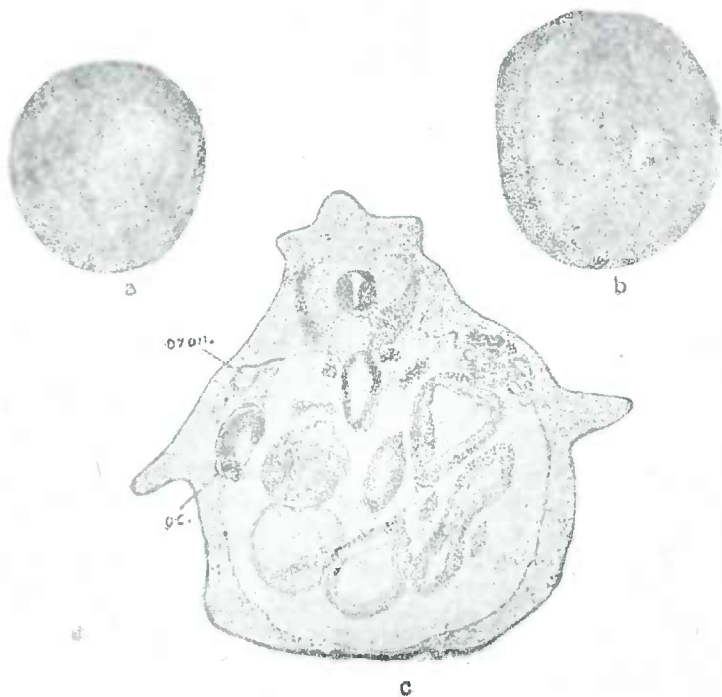
ალბათ პირველ სტადიასა (გასტრულაციის დაწყებასა) და მეორე სტადიას (გასტრულაციის დამთავრებას) შორის მოხდა ცვლილება, რომლის შედეგადაც ცალკეული ნაწილების განვითარების მიმართულება უკვე გამოჩვენებულია. ამ ცვლილებას ან განსაზღვრავს უწოდებენ დეტერმინაციას. ამრიგად, ექტოდერმის დეტერმინაცია ხდება სადღაც გასტრულაციის დაწყებასა და სრულიად დამთავრებას შორის. ამასთან ერთად ისპობა ჩანასახის ცალკეული ნაწილების ურთიერთ შეცვლის უნარი: ჩანასახის ყოველ ნაწილს (მედულარული ფირფიტა, კანი და სხვა) უკვე აქვს ძირითადად ფიქსირებული მიმართულება განვითარებისა.

დეტერმინაციის დაწყების შემდეგ ჩანასახის ექტოდერმა უკვე აღარ წარმოადგენს მთლიან ერთეულს, არამედ შესდგება ორი ნაწილებისაგან (მედულარული ნაწილისა და კანის ექტოდერმისაგან), რომლებსაც უკვე აღარ შეუძლიათ შესცვალონ ერთმანეთი. ამავე დროს, როგორც ვნახეთ, ყოველი ნაწილი იძენს უნარს, შეცვლილ პირობებშიც, ჩანასახის სხვა ადგილზე განერგილიც კი, განუითარდეს უკვე მიღებული მიმართულებით: მედულარული ფირფიტის ნაჭრები ყველგან წარმოშობენ ტვინის ნაწილებს, კანის ექტოდერმის ნაჭრები კი ყველგან წარმოშობენ მხოლოდ კანის ეპიდერმისს ანდა ორგანოებს (როგორც სმენის ბუშტუს, ბროლს და სხვას), რომლებიც ნორმალური განუითარების დროსაც წარმოიშობიან კანის ექტოდერმიდან.

მაგრამ ეს კიდევ არ ნიშნავს, რომ ვასტრულაციის დამთავრების შემდეგ ჩანასახის ყველა ნაწილის ბედი დეტალურადაა ფიქსირებული, რომ დეტერმინებულია ყოველი ცალკეული ორგანოსი და ორგანოს ნაწილის მასალა. მედულარული ფირფიტა და კანის ექტოდერმა არ წარმოადგენენ კიდევ ნამდვილ ნასახებს. ჩვენ უკვე ვახსენეთ, რომ მედულარული ფირფიტიდან წარმოიშობა თავის ტვინის სხვადასხვა ნაწილი, ზურგის ტვინი, თვალები. მოყვანილი ცდებით ჯერ კიდევ არ არის ნათელი, ყოველთვის დეტერმინებულია თუ არა ეს ცალკეული ორგანო მედულარული ფირფიტის ფარგლებში. აქ შეიძლება ხელახლა დაგვხვდეთ ყველა ის საკითხი, რომელიც დასმული იყო მთელი ჩანასახის მიმართ მთლიანად.

პირველყოვლისა შეიძლება, ფოკტის მეთოდით — სიცოცხლეში შეღებვის გზით ნიშნების აღნიშვნით — გამოვარკვიოთ, თუ როგორ არის მედულარული ფირფიტის ფარგლებში განაწილებული მომავალი ორგანოების მასალა (თავის ტვინის ნაწილებისა, ზურგის ტვინისა, თვალებისა). ვერ დავიანთა აწარმოვა კერძო ცდები იმისათვის, რომ გამოერკვია თუ როგორ არის განაწილებული თვალის მასალა მედულარული ფირფიტის ფარგლებში. მან მეტიც გააკეთა, რადგან გამოვარკვია მდებარეობა არა მარტო თვალისა მთლიანად, არამედ მისი ცალკეული ნაწილებისაც. ხერხემლიანების თვალები თავდაპირველად წარმოიშვება თავის ტვინის კედლის აქეთ-იქით თვალის ორი ღრუბუშტის გამობერვით. შემდეგ, გარეთა, კანისაჲნ მიმართული, თვალის ბუშტის კედელი იზნიჭება შიგნით და ბუშტი გარდაიქმნება თვალის ფიალად, რომელსაც ორმაგი კედელი აქვს. თვალის ფიალის ზერელი ვიწროვდება და გარდაიქმნება გუგად. თვალის ფიალის ორ კედელთაგანი, შიგნითა კედელი (რომელიც მიქცეულია გუგისაკენ)

ხდება თვალის სინათლის შემგრობნობ შრედ — ბაღურად, მაგრამ გა-
რეთა კი, რომელიც თვალის კაკალს ზედაპირზე აქვს გადაფარებული,
წარმოშობს შავი პიგმენტის მასას, რომელიც ბაღურას იცავს სინა-
თლის ყველა სხივისაგან, გარდა იმ სხივებისა, რომლებიც მიდიან

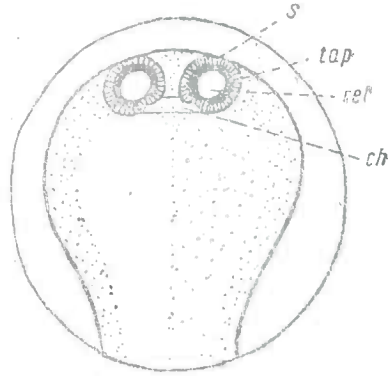


ნახ. 18. მედულარული ფირფიტის დეტერმინირებული ნაწილის განვითარება
თვითდიფერენციაციით.

ა — ჩანასახი, რომელსაც ნეირულის სტადიაში ყოფნის დროს ამოაჭრეს მე-
დულარული ფირფიტის ნაწილი. ეს ნაწილი გვერდზე დაუნერგეს მეორე ჩა-
ნასახს, იმავე სტადიაში მყოფს (ბ); ც — განივად გაკვეთილი იგივე ჩანასახი,
რომელსაც დაუნერგეს მედულარული ფირფიტის ნაჭერი—გვერდზე გაუჩნდა
თვალის ფიალა (ოც).

გუგაში გავლით. ეს არის თვალის პიგმენტური გარსი. პიგმენტური
გარსი გადადის თვალის ლერაკში, რომლითაც თვალი უერთდება
ცხვირს, და რომელშიც ვადის მხედველობის ნერვი. ვ ე რ დ ე მ ა ნ მ ა მ ო ა -
ნერხა გამოარკვევა არა მარტო იმისა, თუ სად იმყოფება მომავალი

თვალის მასალა, არამედ იმისაც თუ სად იმყოფება ბადურის პიგმენტური ეპითელიუმის, ღერაკის მასალა, როგორც ეს ნაჩვენებია ნახატზე (ნახ. 19). და ისევე, როგორც ვთქვით ბლასტულაში ნასახების განაწილების რუქის შესახებ, რომელიც ფოტომა მოგვცა, ისე აქაც ნახვასმით უნდა აღინიშნოს, რომ ვ ე რ დ ე მ ა ნ მ ა შეისწავლა მხოლოდ პროსპექტული მნიშვნელობა მედულარული ფირფიტის ნაწილებისა და ვერაფერი გაიგო ყოველი ნაწილის განვითარების უნარიანობისა. და მართლაც, გამოკვლევებმა დაგვანახვა, რომ სულ ახლად წარმოშობილი მედულარული ფირფიტის ფარგლებში მასალა ყოველი მომავალი ორგანოსი არ არის ზუსტად დეტერმინირებული. ა. და ლ ტ რ ო პ მ ა ამოსჭრა მედულარული ფირფიტისა და დიდი ნაჭრები და დაადასტურა, რომ მედულარული ფირფიტის მეზობელი ნაწილები ავსებდნენ ნაწარმოებ დეფექტს, და თავის ტვინი და ზურგის ტვინი საბოლოოდ ვითარდებოდნენ ცოტად თუ ბევრად ნორმალურად. ა დ ე .



ნახ. 19. ამფიბიის მედულარულ ფირფიტაში თვალის ნაწილების წარმოქმნილი შიდაპირის განლაგების რუკა (ვერდემნით). ret — ბადურა; tap — პიგმენტური გარსი; s — თვალის ღერი; ch — მხედველობის ნერვების გადაჯვრედების ადგილი. მედულარული ფირფიტა წერტილებითაა აღნიშნული.

ლ მ ა ნ მ ა სპეციალურად გამოიკვლია თვალის დეტერმინაცია მედულარული ფირფიტის წინა ნაწილში. ის ყოფდა მედულარული ფირფიტის წინა ნაწილს სამ, დაახლოებით ერთნაირ, ნაწილებად (შუად, მარჯვენად და მარცხენად) და ნერგავდა მათ განცალკევებულად მეორე ჩანასახის გვერდში. აღმოჩნდა, რომ გვერდითი მესამედები, რომლებიც შეიცავდნენ, როგორც ნახატზე ჩანს, მომავალი თვალის მასალის მთავარ ნაწილს, გადანერგვის დროს ყოველთვის არ წარმოშობდნენ თვალს, მაგრამ ჩვეულებრივ წარმოშობდნენ ტვინის ქსოვილის ნაწილებს (89% შემთხვევებში მხოლოდ ტვინს, 17% შემთხვევაში თვალს). იმავე დროს თვალები წარმოიშვა აგრეთვე მაშინაც, როდესაც ა დ ე ლ მ ა ნ მ ა გადანერგა შუა მესამედი. რადგან ყოველმა

შესამედმა ვარკვეულ რიცხვის შემთხვევებში წარმოშვა თითო თვალი, ამიტომ ადელმანმა მიიღო 3 თვალი იმის მაგივრად, რომ მიეღო ორი ნორმალური თვალი, რომლებიც უნდა წარმოშობილიყვნენ იმავე მასალიდან, თუ განვითარება ნორმალური ყოფილიყო. ადელმანმა გააკეთა მეორე ცდა: მან ამოსჭრა მედულარული ფირფიტის ნაჭერი იმ არეში, სადაც ვითარდება თვალეები, მოატრიალა 180° -ზე და შეახორცა იმავე ადგილს. ასეთი ოპერაციის შემდეგ ტვინი და თვალეები ნორმალურად ვითარდებოდნენ. ბოლოს უმანსკიმ მედულარული ფირფიტის უკანა ნაწილიდან ნაკვეთი გადაიტანა მედულარული ფირფიტას მოშორებული წინა ნაწილის ადგილზე. გადატანილი მიდამო მოხვდა იმ ადგილს, სადაც უნდა წარმოშობილიყო თვალი. და მიუხედავად იმისა, რომ იქ, სადაც ის გადატანამდე იყო, ამ მიდამოს უნდა წარმოეშვა ზურგის ტვინის ნაწილი, თავის ახალ ადგილას ის ვითარდებოდა. ამ ახალი მდებარეობის შესაბამისად და მონაწილეობდა თვალის განვითარებაში. ამრიგად, იმ სტადიაში, როდესაც გაჩნდა უკვე მედულარული ფირფიტა, თვალი შეიძლება განვითარდეს არა მარტო იმ მასალიდან, რომლიდანაც ის ვითარდება ნორმალური განვითარების დროს, არამედ მედულარული ფირფიტის სხვა ნაწილებიდანაც.

ჩვენ ვნახეთ, რომ იმის შემდეგ რაც მედულარული ფირფიტა გაჩნდა, კანის ექტოდერმს უკვე აღარ შეუძლია შეცვალოს მედულარული ფირფიტის ნაწილები და არ შეუძლია წარმოშვას ტვინოვანი ქსოვილი. მედულარული ფირფიტის ნაწილებსაც აღარ შეუძლიათ წარმოშვან კანი, მაგრამ სხვა ადგილას გადატანილები წარმოშობენ ტვინოვან ქსოვილს (ან თვალს). ამრიგად მედულარული ფირფიტა მთლიანად და კანის ექტოდერმი მთლიანად უკვე დეტერმინირებულნი არიან. იმავე დროს, მედულარული ფირფიტის ფარგლებში, შესაძლებელია შეცვლა ერთი ნაწილისა მეორეთი. მომავალი თვალის მასალას სხვა ადგილას გადატანილს, აქვს უნარი წარმოშვას ტვინოვანი ქსოვილი, მომავალი ტვინის მასალას კი შეუძლია წარმოშვას თვალი. მედულარული ფირფიტის ფარგლებში მისი ცალკეული ნაწილების დეტერმინაცია კიდევ არ დამდგარა. მაგრამ ცოტა უფრო გვიან, მასშემდეგ რაც მედულარული ფირფიტა ლულად დაიშო და თვალის ბუშტუკები წარმოიშვა, უკვე ტვინოვანი ლულის ცალკეული ნაწილებიც არიან დეტერმინირებული. ყოველ შემთხვევაში ეს ეხება თვალის ნასახებს. დრაგოშიროვმა ამოსჭრა ამ სტადიაში თვალის ნასახის ნაჭრები და დანერგა სხვა ადგილას (მაგალითად ყურის არეში). გადანერგილი ნაჭერი ეხლა უკვე ყო-

ველთვის წარმოშობდა თვალს და აღარ ჰქონდა ტვინოვანი ქსოვილის წარმოშობის უანარი.

დეტერმინაციის ასეთი პროცესი ხდება კანის ექტოდერმის ფარგლებშიაც.

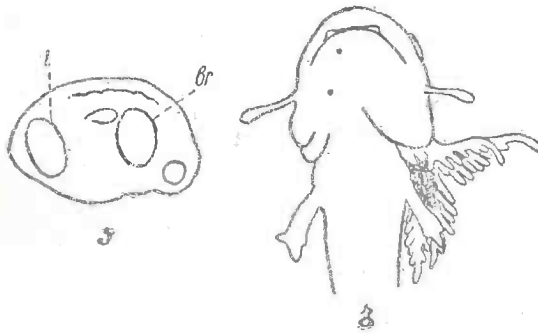
ჩვენ უკვე მოვიხსენეთ, რომ კანის ექტოდერმიდან თავის ტვინის უკანა ნაწილის (მოგობო ტვინის) მეზობლად წარმოიშობა სმენის ორგანოს ნასახი (ყურის ლაბირინტი) სმენის ბუშტუკის სახით. იმ სტადიაში, როდესაც ნერვული ლულა უკვე დახშულია და თვალცი, როგორც ჩვენ ვნახეთ, უკვე დეტერმინირებულია, ყურის ნასახის მასალა კიდევ არ არის დეტერმინირებული. ეს იქიდან ჩანს, რომ კანის ექტოდერმა ამ არეში, სადაც შემდეგ სმენის ბუშტუკი განვითარდება, შეიძლება ამოიჭრას და შეიცვალოს კანის ექტოდერმის ნაჭრით, რომელიც აღებულ იქნება ჩანასახის სხეულის მეორე უბნიდან. ასეთი ექსპერიმენტის შედეგად სმენის ორგანო ვითარდებოდა თავის ნორმალურ ალაგას, მაგრამ გადანერგილი მასალიდან, თუ მას არ გადაენერგავდით, არ უნდა წარმოშობილიყო სმენის ბუშტუკი. იმავე დროს კანის უბანმა, რომელიც ნორმალური განვითარების დროს წარმოშობს სმენის ბუშტუკს, როცა მეორე ჩანასახის გვერდზე იქნა გადატანილი, სმენის ბუშტუკი უკვე აღარ წარმოშვა.

ცოტა უფრო გვიან იგივე ექსპერიმენტები გვაძლევენ უკვე სხვა შედეგებს. კანის ნაჭერი, აღებული იმ არედან, სადაც ვითარდება სმენის ბუშტუკი, და სხვა ადგილას გადანერგილი—გვერდზე ან თავზე—ინარჩუნებს განვითარების იმ მიმართულებას, რა მიმართულებითაც ის წავიდოდა თავის ნორმალურ ადგილას, და უცხო ადგილას წარმოიშობა სმენის ბუშტუკი. მაშასადამე, მომავალი სმენის ბუშტუკი აქ უკვე დეტერმინირებულია. მაგრამ თვით განვითარება, დიფერენციაცია სმენის ბუშტუკისა, იწყება კიდევ უფრო გვიან, როდესაც ჩანასახი აღწევს, ე. წ. კუდის კვირტის სტადიას (სურ. 95). ამ დროს წარმოიშობა კანის გასქელება მომავალი სმენის ბუშტუკის ადგილას, ეს ადგილი იწყებს ჩაღრმავებას, ჩნდება ჩადრეკილი ჯამი; შემდეგ ეს ჯამი გამოყოფა კანს და ხდება სმენის დახშულ ბუშტუკად. შემდეგში სმენის ბუშტუკი იყოფა რამდენიმე განყოფილებად, წარმოშობს წანაზარდების რიგს და ლებულობს ძლიერ რთულ ფორმას, რომლის მეოხებით სმენის ორგანომ მიიღო ლაბირინტის სახელწოდება. კაანმა სმენის ბუშტუკი დასჭრა ნაჭრებად და რწმუნდებოდა, რომ ყოველი ნაწილიდან მთელი ლაბირინტი კი არა ვითარდება, არამედ მხოლოდ ლაბირინტის ნახევარი, თავისი განყოფილებების

მხოლოდ ნაწილებიანად ერთად. ამასთან ერთად, თუ ერთად დავა-
ლაგებთ ლაბირინტის ნაწილებს, რომლებიც წარმოშობილი არიან
ბუშტუკის ერთი ნახევრიდან, და იმ ნაწილებს რომლებიც წარმო-
შობილი არიან მეორე ნახევრიდან, მაშინ მივიღებთ მთელ ლაბი-
რინტს. ცხადია ლაბირინტი ამ სტადიაში უკვე დეტერმინირებულია.
იგივე შედეგები მიიღო კაანმა ყურის ნასახის დეჭრით მაშინ, რო-
დესაც ნასახს უკვე ჰქონდა ჩადრეკილი ჯამის /ფორმა. მაგრამ იმ
სტადიებში, როდესაც ყურის ნასახი მხოლოდ ახლად არის დეტერ-
მინირებული, მისი ხილული დიფერენციაციის დაწყებამდე ნასახი
სხვანაირად იქცევა: ვაკეთებული იყო ცდები ჯერ კიდევ შეუქმნე-
ველი ყურის ნასახის ვაჭრისა ორ ნაწილად. ერთ ნაჭერს ნერვადენენ
სხვა ადგილას. ამ დროს განვითარდა ორი მთელი ლაბირინტი—ერ-
თი იმ მასალიდან, რომელიც დარჩენილი იყო თავის ნორმალურ
ადგილას, მეორე გადანერგილი ექტოდერმის ნაჭრიდან. ამრიგად,
სმენის ბუშტუკის განვითარების დროსაც, ისე როგორც მედულარუ-
ლი ფირფიტის დროსაც, პირველად ხდება დეტერმინაცია მთელი
ორგანოსი მთლიანად, და უფრო გვიან კი დეტერმინაცია მისი
ცალკეული ნაწილებისა.

საკმარისად მსგავსი სურათი გამოაშკარავებს გამოკვლევებმა
გარეთა დაყუჩების დეტერმინაციებზე. შებენის ძირითად ცდებში,
როდესაც ის ახდენდა მედულარული ფირფიტის და მომავალი კანის
ნაჭრების ადგილების შეცვლას, შობავალი მედულარული ფირფიტის
მასალამ, კანად გარდაქმნისას, თავისი ახალი მდგომარეობის თანა-
ხმად წარმოშვა ეპითელიუმიც, რომელიც ფარავს გარეთა ლაყუჩებს,
თუ ის იქნებოდა ლაყუჩების არეში (შეად. ნახ. 16, სადაც მუქი
ტრანსპლანტირებული ეპითელიუმი წარმოშობს ლაყუჩების არეში
ბორცვებს — გარეთა ლაყუჩების ნასახებს). ამრიგად, გასტრულის
სტადიაში ექტოდერმის ყოველი ეპითელიუმს, მათ რიცხვში იმ ეპი-
თელიუმსაც, რომელიც წარმოშობს მედულარულ ფირფიტას, აქვს
უნარი წარმოშვას გარეთა ლაყუჩების ეპითელიუმი. უფრო გვიან
სტადიებში ლაყუჩების ეპითელიუმის დეტერმინაცია გამოიკვლია
ჰარისონმა. ჰარისონი თავის ცდებს იმ ჩანასახზე აწარმოებდა,
რომელსაც ნერვიული ლულა ახალი დახშული ჰქონდა (ნახ. 9, მ).
თუ ამ სტადიაში მოგაშორებთ მომავალი ლაყუჩების ეპითელიუმს
და მის მაგივრად გადაენერგავთ სხეულის ეპითელიუმის ნაჭერს, მა-
შინ ლაყუჩების განვითარება ოპერაციის მხარეზე მთლიანად შედერ-
ხდება (ნახ. 20). იმავე დროს, თუ ჰარისონი ამ სტადიაზე სცვლიდა

ლაყუჩების ეპითელიუმს, იმ ეპითელიუმით, რომელიც აღებული იყო უახლოესი მიდამოდან, წინა კიდეურების არედან. მაშინ ლაყუჩები ვითარდებოდა თავიანთ ნორმალურ ადგილას. აგრეთვე იმ ცდებშიც, რომლებშიც ჰარისონმა ამოსჭრა მომავალი ლაყუჩების ეპითელიუმი და ახორცებდა მას იმავე ადგილას, 180°-ზე მოტრიალებით, ლაყუჩები ვითარდებოდა სრულიად ნორმალური. ამრიგად, ეპითელიუმის მიდამოები, რომლებსაც ნორმალური განვითარების დროს უნდა წარმოეშვათ გარეთა ლაყუჩების საფარი, ჯერ კიდევ არ არიან დეტერმინირებული, არ არიან წინასწარ მომზადებული ლაყუჩების წარმოსაქმნელად და შეიძლება იქნან შეცვლილი კანის მეზობელი მიდამოებით (მაგრამ სხეულის უფრო შორეული ნაწილების კანით კი არა). ჰარისონის მონაცემებით, არა მარტო ნორმალური ლაყუჩების ეპითელიუმი შეიძლება შეიცვალოს სხვა ეპითელიუმით, არამედ თვით ლაყუჩების ეპითელიუმსაც არა აქვს უნარი წარმოშვას ლაყუჩები ნორმალური ლაყუჩების ორეს გარეშე და, უფრო ზუსტად რომ ითქვას, იმ ადგილების გარეშე, სადაც ნორმალურად წარმოიშობა



ნახ. 20. ლაყუჩის ექტოდერმული ეპითელიუმის შეცვლა გვერდის უკვე დეტერმინირებული ეპითელიუმით. ა—აპერაციის სქემა: br—ლაყუჩის არე, რომელსაც მოშორებული აქვს ეპითელიუმი. l—ადგილი გვერდზე, საიდანაც აღებულ იყო ეპითელიუმი ლაყუჩის არეზე გადასატანად. ბ—მატლი, რომელსაც ნაოპერაციებ მხარეზე ჩახშული აქვს გარეთა ლაყუჩის განვითარება.

ყოველი გარეთა ლაყუჩი. უკვე ლაყუჩების ეპითელიუმის მოტრიალების დროს ყოველი ცალკეული ლაყუჩის მასალა უნდა გადაწეულიყო,

მაგრამ ამის მიუხედავად, ლაყუჩები წარმოიშვა მაინც თავიანთ ნორმალურ ადგილებზე.

როდესაც ჰარისონი ნერგავდა იმავე სტადიებზე ლაყუჩების ეპითელიუმს ტანზე, მაშინ იქ, გადანერგილი ეპითელიუმიდან, ლაყუჩები არ განვითარდა.

ლაყუჩების ეპითელიუმის დეტერმინაცია ხდება მხოლოდ მნიშვნელოვნად გვიან, კულის კვირტის სტადიაზე (ნახ. 9 ნ, ო).

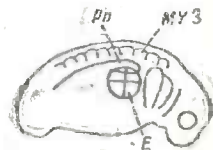
ამ სტადიაში ლაყუჩების ეპითელიუმი წარმოშობს ლაყუჩებს ყოველგან, სადაც კი იქნება გადანერგილი. მაგალითად, ამ წიგნის ავტორის ცდებში ლაყუჩების წანაზარდები წარმოიშენენ წინა კიდურების ადგილას გადანერგილი ეპითელიუმიდან. როდესაც ჰარისონი ამ სტადიაში ახდენდა ლაყუჩების ეპითელიუმის შეხორცებას არა ნორმალური ორიენტაციით, მაშინ ლაყუჩების განვითარება უკვე აღარ შეიძლებოდა მომხდარიყო ნორმალურად, მაგრამ შესამჩნევზე იყო მკვეთრი დარღვევა განვითარებაში მყოფი ლაყუჩების დალაგებაში.

აქამდე ჩვენ ვლაპარაკობდით ყოველთვის იმ ორგანოების თანდათანობით დეტერმინაციაზე, რომლებიც ვითარდებიან ექტოდერმისაგან, მაგრამ ამგვარი პროცესები ხდება იმ ორგანოებშიც, რომლებიც წარმოიშობიან სხვა ჩანასახოვანი ფურცლებიდანაც, თუმცა მათი გამოკვლევა რასაკვირველია, უფრო ძნელია იმ ორგანოებთან შედარებით, რომლებიც მდებარეობენ ზედაპირულად. მეზოდერმული ორგანოს დეტერმინაციის მაგალითისათვის განვიხილოთ კიდურების დეტერმინაცია. მართალია, კიდური არ წარმოადგენს წმინდა მეზოდერმულ ორგანოს, რადგან მეზოდერმა წარმოშობს მარტო ჩონჩხს, მუსკულატურასა და შემაერთებელ ქსოვილს კიდურისას, რომლებიც გარედან დაფარული არიან, თავისთავად ცხადია, ექტოდერმული ეპითელიუმით. მაგრამ მთელ რიგ ცდებში, რომლებზედაც ჩვენ არ შევჩერდებით, დამტკიცებულია, რომ კიდურის ყველა არსებითი ნიშანი განისაზღვრება კიდურის მეზოდერმით; ამიტომ ყველაფერს, რასაც ჩვენ ვხედავთ ვიტყვი კიდურის ჩასახვის შესახებ, შეეხება სახელდობრ მის მეზოდერმულ ნასახს.

როგორც მე-13 ნახატზე ჩანს, ფოტომა თავის რუქაზე აღინიშნა მომავალი წინა კიდურის ნასახის მასალაც. ის მდებარეობს განაპირა ზონის არეში, ექტოდერმის კიდის ახლოს. ბლასტულისა და ადრეული გასტრულის სტადიაში მასალა, რომელსაც აქვს კიდურის მეზოდერმის პროსპექტული მნიშვნელობა, კიდევ არ არის დეტერმი-

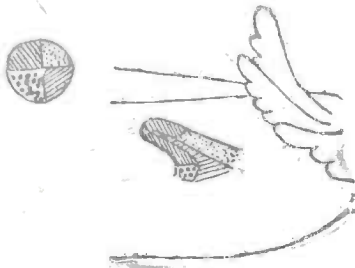
ნირებულნი. ადრეული გასტრულის სტადიაში როტმანმა გადა-
ნერგა მომავალი მარჯვენა კიდურის მეზოდერმული ნასახის ადგილას
ადრეული გასტრულის განაპირა ზონის ნაწილი, რომელიც ნორმა-
ლური განვითარების დროს წარმოშობდა ზურგის მუსკულატურას,
და, შეიძლება, მარცხენა კიდურსაც. საეჭოა იმის შესაძლებლობა,
რომ ამ დროს მარცხენა კიდურის მომავალი მასალა მოხვედეს ზუს-
ტად მარჯვენის ადგილზე. მიუხედავად ამისა მარჯვენა გვერდზე კი-
დური წარმოიშვა თავის ნორმალურ ადგილას და მასთან ერთად
ჰქონდა მარჯვენა კიდურის აგებულება. ამრიგად, ამ დროს კიდურე-
ბის განვითარება კიდევ არ არის დეტერმინირებული.

კიდურების მასალის დეტერმინაცია ხდება ცოტა უფრო გვიან.
ჩანასახს, რომელსაც გასტრულაცია დამთავრებული აქვს, წინა კი-
დურების მასალა მოთავსებული აქვს წინა და უკანა პოლუსებს შო-
რის, შუაში. დეტერმინირებული ნერგავდა ამ მასალას უფრო ძველი
ჩანასახის გვერდში. გადანერგილი მასალა ახალ ადგილზე, უმეტეს
შემთხვევაში, წარმოშობდა ხოლმე კიდურს. ამრიგად, გასტრულა-
ციის დამთავრებისას კიდურის მასალა უკვე დეტერმინირებულია
მთლიანად. მაგრამ ეს იმას არ ნიშნავს, რომ დეტერმინირებულია
მომავალი კიდურის ყოველი ნაწილი, ყოველი ძვალი, ყოველი კუნთი.
კულის კვირტის სტადიაში კიდურის ნასახს უკავია პატარა
დისკო, რომელიც მდებარეობს გვერდზე, ლაყუჩების არეს ცოტა
უკან (ნახ. 21). ცოცხლად შეღებვის მეთოდის გამოყენებით, სვეტიძე
დამტკიცა, თუ როგორია დისკოს ყველა ნა-
წილის როლი კიდურის ცალკეული ნაწილების
წარმოშობაში ნორმალური განვითარების
დროს. ამისათვის საჭირო გახდა მეთოდის
ცოტათი გართულება. იმის გამო, რომ ვერ
მოხერხდა კიდურის ნასახის შეღებვა, მან
მიღებული საღებავით (ავარით გაქლენთილი
ნაჭერით), ამიტომ სვეტი ჯერ ლებავდა სი-
ცოცხლეში მთლიანად ჩანასახის მთელი კი-
დურის ნასახს, ერთი ჩანასახისას, შემდეგ
ნერგავდა შეღებილი ნასახის სწორედ ნახე-
ვარს შეუღლებავი კიდურის ნასახის ასეთსავე
ნახევრის ადგილას მეორე ჩანასახზე. საღებავი
სძლებდა იმდენად დიდ ხანს, რომ სვეტს შე-
ეძლო თვალყური ედევნებია, თუ კიდურის რომელი ნაწილი უნდა
განვითარებულიყო შეღებილი მასალისაგან. სხვადასხვა ცდების შე-



ნახ. 21. სალამანდრის
ახალგაზრდა წინა კიდუ-
რის ნასახის მდებარეობა
ჰარისონის მიხედვით.
E — კიდურის ნასახი;
pp — პირველადი თირკ-
მელა; mys — მესამე კუნ-
თვანი სეგმენტი, რომ-
ლის ქვეშაც დევს კიდუ-
რის ნასახის წინა ნაპირი.

დეგების კომბინაციით, სვეტმა გვიჩვენა, თუ კიდურის რომელი ნაწილი ვითარდება ყოველი მეოთხედიდან, რომლებზედაც აზრით შეიძლება დაიყოს დისკო — კიდურის ნასახი. სვეტის ექსპერიმენტების შედეგი მოყვანილია მე-22 ნახატზე. საერთოდ აღმოჩნდა, რომ კიდურების უმეტესი ნაწილი წარმოიშობა ნასახის ზედა ორი მეოთხედიდან; იმავე დროს ზედა გარეთა მეოთხედი წარმოიშობს წინა



ნახ. 22. კიდურის დისკოს მაგვარი ადრეული ნასახის სხვადასხვა ნაწილის როლი სალამანდრის კიდურის კვირტის წარმოქმნაში.

ნაჩვენებია ბედი ოთხთავანის ყოველი ცალკეული კვადრანტისა, რომლებზედაც გონებით შეიძლება გაყოფა კიდურის ადრეული ჩანასახისა (მარცხნივ). მკაფიოდ ჩანს კიდურის შენებაში ყოველი კვადრანტის არათანაბარი მონაწილეობა (კიდურის უდიდესი ნაწილი წარმოიქმნება ადრეული ნასახის ზემოთა ნაწილის ხარჯზე).

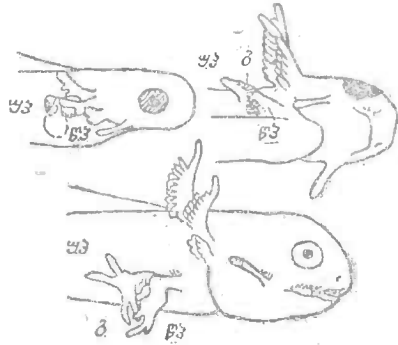
მისი ოპერაციისა. განაკვეთი იყო გაკეთებული ვერტიკალური შიშართულებით. როგორც სურათზე ჩანს, ნასახის ყოველი ნახევრიდან განვითარდა ცალკეული კიდური. მართალია, სურათი ცოტათი გარეულეებულია იმით, რომ ორ კიდურთავანი უკანა თავის მხრივ ვახლოვდება ორ ნასახად, ისე რომ უკანა ნახევრიდან განვითარდა ორი ერთად შეზრდილი კიდური (ჩვეულებრივი შედეგია ამ ცდებისა). მიუხედავად ამისა სრულიად ნათელია, რომ ნასახის ცალკეულმა ნაწილებმა მიიღეს არა ის გამოყენება, როგორც ნორმალური განვითარების დროს: ნასახის წინა ნახევარმა, იმის მაგივრად რომ წარმოეშვა წინა (სხივის) ნახევარი კიდურისა, წარმოიშვა მთელი კიდური.

(სხივის) კიდეს კიდურისას, ზედა უკანა მეოთხედი ნასახი კიდურისა კი წარმოიშობს უკანა (იდაყვის) კიდეს. ასეთია კიდურის ნასახის ცალკეული ნაწილების პროსპექტული მნიშვნელობა, მაგრამ როგორია მათი პოტენცია?

კითხვაზე კიდურების ნასახების პოტენციების შესახებ საუკეთესო პასუხს იძლევა იმავე სვეტის ცდა, რომელშიაც ის ყოფდა კიდურის ნასახს ორ ნახევარად. ცდას ის ახდენდა ასე: კულის კვირტის სტაღიაში, გაჭრით იგი ყოფდა კიდურის ნასახს ორ ნახევრად და იმისათვის, რომ გამოყოფილი ნახევრები ხელახლა არ შეზრდილიყო, განაკვეთში ათავსებდა ინდიფერენტული ქსოვილის ზონარს (კანისას, ჩანასახის ზურგიდან). მე-23 ნახატზე მოყვანილია შედეგები ერთი

ნასახის უკანა ნახევარმა, იმის მაგივრად, რომ წარმოეშვა უკანა (ილაცუის) ნახევარი კიდეურისა, წარმოეშვა მთელი ორი კიდეური. ეს შესაძლებელია, რასაკვირველია, მხოლოდ იმიტომ, რომ ცალკეული ნაწილების ბედი ნასახის ფარგლებში კიდევე არ არის წინასწარ განსაზღვრული, ისინი არ არიან დეტერმინირებული, მიუხედავად იმისა, რომ მთლიანად კიდეურის ნასახი სრულიად დეტერმინირებულია და აქვს უნარი წარმოეშვას კიდეური არა მარტო თავის ნორმალურ ადგილას, არამედ სრულიად სხვადასხვა სახის გადანერგვის დროსაც: გვერდში, ზურგზე, თავზე.

სანამ ნაწილები კიდეურების ნასახის ფარგლებში არ არიან დეტერმინირებული, კიდეურის ნასახს აქვს უნარი მნიშვნელოვანი გარდაქმნებისა. ჰარისონი ნერგავდა კიდეურის ნასახს ჩანასახის ერთი გვერდიდან მეორე გვერდზე: მაგალითად, მარჯვენა კიდეურის ნასახს მარცხენა კიდეურის ნასახის ადგილას და პირიქით. თუ ოპერაციები კეთდებოდა კუდის კვირტის სტადიაში, მაშინ მთელ რიგ შემთხვევებში სხეულის ერთი მხარის ნასახიდან ვითარდებოდა მეორე მხარის კიდეური: მარცხენა ნასახიდან, რომელიც გადატანილი იყო მარჯვენა გვერდზე, ვითარდებოდა მარჯვენა კიდეური და პირიქით. ეს შედეგი აიხსნება იმით, რომ მარჯვენა და მარცხენა კიდეურები შედგებიან ერთი და იმავე ნაწილებისაგან, მაგრამ სხვანაირად განლაგებულებისაგან. რადგან ნაწილები ნასახის ფარგლებში არ არიან დეტერმინირებული, ამიტომ არ არის დეტერმინირებული, მაშასადამე, არც მათი ურთიერთ განლაგება. ნაწილების ეს ურთიერთ განლაგება კიდეურების ნასახში ჰარისონის ცდებში დამოკიდებული იყო იმ ახალ გარემოებაზე, რომელშიც ზედებოდა კიდეურის ნასახი. აქედან შედეგით:



ნახ. 23. წინა კიდეურის ექსპერიმენტული გახლეჩვა. განვითარების ერთმანეთის მომდევნო სტადიაში სტადია. ნასახის თითოეულმა ნახევარმა სრული კიდეური წარმოაქმნა (წპ—წინა პირველადი კიდეური; უპ—უკანა პირველადი კიდეური). გარდა ამისა, უკანა პირველადი კიდეური გაორდა და წარმოაქმნა კიდევი ერთი დამატებითი კიდეური (გ).

კიდურები ვითარდებიან თავიანთი გარემოცვის შესაბამისად, სხეულის იმ მხარის შესაბამისად, რომელზედაც ვითარდება ნასახი.

უფრო მოგვიანებულ სტადიაში, როდესაც კიდურის ნასახი უკვე წარმოშობს გამოდრეკილ ბორცვს, მარჯვენა და მარცხენა მხარის ნასახებს გადანერგვის დროს არ შეუძლიათ შეცვალონ ერთმანეთი. მეორე მხარეზეც ყოველი ნასახი ვითარდება თავისი წარმოშობის თანახმად: მარჯვენა ნასახი წარმოშობს მარჯვენა კიდურს, მარცხენა ნასახი წარმოშობს მარცხენა კიდურს. ეს იმის მაჩვენებელია რომ იწყება დეტერმინაცია უკვე ცალკეული ნაწილებისა კიდურის ნასახის ფარგლებში.

შეგვიძლია დავკმაყოფილდეთ მოყვანილი მაგალითებით. როგორც ჩანს, ჩანასახში ორგანოებისა და ნაწილების დეტერმინაცია ხდება თანდათანობით. თანდათანობით ხდება ფიქსაცია შემდეგი განვითარების მიმართულებისა ჯერ ჩანასახის დიდი ნაწილისა, შემდეგ ცალკეული ორგანოებისა, ბოლოს ნაწილებისა ორგანოს ფარგლებში. ჩანასახში პოტენცია ყოველი მიღწემისი, ყოველი მისი უჯრედისა, სულ უფროდაუფრო იზღუდება, ვიდრე არ დადგება ისეთი მდგომარეობა, როდესაც რჩება განვითარების მხოლოდ ერთადერთი მიმართულება, რომელსაც ანხორციელებს ჩანასახის ყოველი ნაწილი.

რასაკვირველია, ჩვენ დაუყოვნებლივ უნდა წარმოგვეპრას ასეთი კითხვა: რატომ, რა გზით ხდება ორგანოების ეს თანდათანობითი დეტერმინაცია ჩანასახში? რა არის მიზეზი ამ დროს წარმოშობილი ცვლილებებისა, რა პირობებზე არიან ისინი დამოკიდებული?

პირველყოვლისა აუცილებელია გამოვარკვიოთ, ხომ არ არის დეტერმინაცია დამოკიდებული რომელიმე გარეშე პირობაზე, ჩანასახის გარემოზე? ყოველი ორგანიზმის, ყოველი ცხოველის სიცოცხლე შესაძლებელია გარემოს განსაზღვრულ პირობებში, რომლებსაც მხოლოდ ძალიან ვიწრო ფარგლებში შეუძლიათ შეიცვალნენ ისე, რომ სიცოცხლე შეუძლებელი არა ჰყონ. რაც შეეხება ჩანასახს, იგი, ჩვეულებრივ, კიდევ უფრო მგრძნობიარეა გარემოს პირობებისადმი, ვიდრე გაზდილი ცხოველი. ამიტომაც წარმოადგენს ცხოველისათვის ასეთ დიდ უპირატესობას ჩანასახის განვითარება დედის მუცელში სადაც ჩანასახი უზრუნველყოფილია მაქსიმალურად ხელსაყრელი და მუდმივი გარემოთა — უპირატესობას, რომელმაც გამოიწვია ცოტათ თუ ბევრად სრულქმნილი მოწყობილობანი ჩანასახების მუცლით ტარებისათვის ისეთ სხვადასხვა ცხოველებში, როგორებიც არიან

პირველადტრაქიანიები, ხვიმენი, ძუძუმწოვრები. მაგრამ სიცოცხლის შენარჩუნება და ჩანასახის ორგანოების დეტერმინაციაზე გავლენა მეტად სხვადასხვა რამეა. ამაში ჩვენ დაგვარწმუნებენ სრულიად მარტივი მოსაზრებანი. როდესაც ჩანასახი ვითარდება დედის მუცელში, ყოველ სახის ჩანასახს აქვს, რასაკვირველია, თავისი განსაკუთრებული გარემო განვითარებისა; ჩანასახი ეხება ქსოვილებს, ქსოვილების სითხეებს, თავის სახის სისხლს. მაგრამ სულ სხვა რამეა, როდესაც კვერცი ვითარდება დედის მუცლის გარეშე, როდესაც კვერცი ხშირად ჯერ კიდევ განაყოფიერებამდე გამოდის გარეთ. ერთსა და იმავე ზღვის წყალში ვითარდება კვერცხები ასი და ათასი სხვადასხვა გვარის ჭიისა, კანეკლიანისა, მოლუსკისა, თევზისა. ერთსა და იმავე ტყის გუბეში ერთად ვითარდება ბალახის ბაყაყის ჭვირთიცი, გომბეშოსიცი, გომბიოსიცი, სხვა სახის ბაყაყებისა და ორი სახის ტრიტონისა. მიუხედავად ასეთი ერთი და იგივე გარემოსი, ყოველი ჩანასახი ინარჩუნებს თავისი სახის ნიშნებს. ერთსა და იმავე ინკუბატორში შეიძლება გამოიჩეკოს, როგორც ქათმის კვერცი, ისე იხვის კვერცი, თუმცა გარემოცულობა მათ ექნებათ ერთი და ბივე, მაგრამ მიუხედავად ამისა, იხვის კვერციდან განვითარდება კუჭული, ქათმის კვერციდან კი წიწილა იმავე გვარისანი, რომლებსაც ეკუთვნოდნენ მშობლები, და არა სხვა გვარისა. უეჭველია ამაზე გავლენას ახდენს მემკვიდრეობითი მოქმედება, რომლის გამოც ჩამომავლობა იჩენს ცოტა თუ ბევრ მსგავსებას თავის მშობლებთან. მემკვიდრეობითი ნიშნები რაღაცა სახით არის ჩანერგილი უკვე ყოველი ცხოველის კვერცხში და მით აიხსნება ის მოვლენა, რომ ერთსა და იმავე გარემოში სხვადასხვა ცხოველის კვერცი ვითარდება ყოველი თავისებურად.

მაგრამ საკითხი განვითარებაში გარეშე პირობების როლის შესახებ, შეიძლება დავსვათ ცოტა სხვანაირად. თუ გარემოს პირობებს არა აქვთ გარკვეული მნიშვნელობა იმაზე, რომ ტრიტონის კვერციდან ვითარდება ტრიტონი და ბაყაყის კვერციდან კი — ბაყაყი, მაშინ შეიძლება თუ არა, რომ გარემოს რომელიმე გავლენით აიხსნას ის, რომ კვერცხის ერთი ნაწილი წარმოშობს მედულარულ ფირფიტას, და მეორე ნაწილი კი — კანისა ექტოდერმას. აქ ისევ იჭრება ისეთივე სახის წინააღმდეგობა, როგორც გვარების ნიშნების განვითარების შესახებ. გარემოს პირობები უმეტესად ერთნაირია კვერცხის ყველა ნაწილისათვის. თუმცა შეიძლება ვიფიქროთ, რომ ყოველ შემთხვევაში, გარემოს ზოგიერთი ფაქტორი მოქმედობს

კვერცხზე მხოლოდ ერთი რომელიმე მიმართულებით, და ამიტომ აქ არ შეიძლება გვერდი ავუხვიოთ ზოგიერთი ექსპერიმენტული გამოკვლევის შედეგების განხილვას.

ამფიბიების ქვირილი, განსაკუთრებით ბაყაყის ქვირილი, უსათუოდ ძლიერ უნდა გათბეს მასზე დაცემული მზის სხივებით. ქვირილის გათბობა მათი მუქი პიგმენტის გამო, რომელიც შთანთქავს სინათლის სხივებს, უფრო მეტი უნდა იყოს, ვიდრე ქვირილის გარშემო წყალისა. რადგან მზის სხივებით გათბობა მოდის ზევიდან (მით უმეტეს, რომ სახელდობრ კვერცხის ზევითა ზედაპირს აქვს უნარ თავისი პიგმენტით შთანთქოს სინათლის სხივები) და ქვირილის ქვედა მხარეს კვ, რომელიც არ იღებს სითბოს მზის სხივებისაგან, უნდა ქონდეს ტემპერატურა გარშემო მყოფი წყლის ტემპერატურის თანაბარი, ამიტომ ზევითა, ანიმალური, პოლუსის ტემპერატურა უნდა იყოს მზიან დღეებში ცოტა მაღალი, ვიდრე ქვეითა, ვეგეტატიური, პოლუსის ტემპერატურა (თუმცა, რასაკვირველია, ტემპერატურის განსხვავება აქ არ შეიძლება იყოს ძალიან დიდი). შეიძლება თუ არა აქედან გამოვიტანოთ დასკვნა იმის შესახებ, რომ უფრო მაღალი ტემპერატურა იწვევს ჩანასახის თავის ნაწილის განვითარებას (რომელიც, როგორც ჩვენ ვნახეთ, თავსდება ანიმალური პოლუსის არეში), და უფრო დაბალი ტემპერატურა კი კულის ნაწილის განვითარებას?

ბაყაყის ჩანასახის განვითარებაზე ტემპერატურის მოქმედებას ამოწმებდნენ იმ სახით, რომ დაყრილ ქვირილს, რომელიც მიღებული იყო ერთი წყვილი ბაყაყებისაგან, ყოფდნენ რამდენიმე ნაწილად და ყოველ ნაწილს ათავსებდნენ სხვადასხვა ტემპერატურაში. ცდებში, რომელიც ჩატარებული იყო ბალახის ბაყაყზე, ქვირილის განვითარება ხდებოდა დაბალ ტემპერატურაზედაც (თითქმის 0° -მდე) და უფრო მაღალზედაც 26° -მდე. სხვადასხვა ტემპერატურის დროს განვითარება ხდებოდა არა ერთნაირად, მაგრამ განსხვავება გამოიხატებოდა პირველყოვლისა განვითარების სისწრაფეში. რამდენადაც დაბალია ტემპერატურა, იმდენად ნელა მიმდინარეობს განვითარება, რამდენადაც მაღალია — იმდენად სწრაფია განვითარება. მე-24 ნახატზე შესაძარებლად გამოსახულია ერთი ხნის ჩანასახები, რომლებიც ვითარდებოდნენ სხვადასხვა ტემპერატურაში: 15° და 20° -ზე. როგორც ჩანს, განაყოფიერებიდან ორი დღის შემდეგ კვერცხიდან, რომელიც ვითარდება 20° -ზე, წარმოიშვა უკვე სრულიად გაფორმებული ჩანასახი ყველა ორგანოთი და გამოწეული კულით. იმან კი რომელიც ვითარდებოდა 15° -ზე, მხოლოდ ნიერულის სტადიას მიაღწია.

კიდევ უფრო სწრაფად ვითარდება ჩანასახი 22-24° ტემპერატურაში. რაც შეეხება ჩანასახების აგებულებას, იგი ძლიერ ცოტად განსხვავდებოდა 15°-სა და 24°-ზე განვითარებულ ჩანასახებში; ყოველ შემთხვევაში ჩანასახს ყოველთვის ჰქონდა სხეულის ყველა ნაწილი. ჩანასახის ნორმალური განვითარება შესაძლებელია, მაშასადამე ტემპერატურის ბევრად უფრო დიდი სხვადასხვაობის ფარგლებში, ვიდრე ის განსხვავება ტემპერატურისა, რომლებიც, შეიძლება ჰქონდეს ბაყაყის კვერცხს, არათანაბარი ვათობის შედეგად. მართალია, არის პატარა განსხვავება ჩანასახებს შორის, რომლებიც ვითარდებიან სითბოსა და სიცივეში; მიგვითითებენ, მაგალითად, რომ თავკომბალებს, რომლებიც მაღალ ტემპერატურაში ვითარდებიან, ლაყუჩები უფრო დიდი აქვთ, ვიდრე იმათ, რომლებიც ვითარდებოდნენ სიცივეში; მეორე მხრით სიცივეში განვითარებულ თავკომბალებს ღვიძლი ცოტა უფრო დიდი ჰქონდათ, ვიდრე სითბოში განვითარებულთ. მაგრამ ხაზგასმით უნდა აღინიშნოს, რომ ეს ორგანოები, რომლებმაც უფრო მეტად განიცადეს ცვლილებანი, ჰქონდათ როგორც „ცივი“, ისე „თბილი“ კულტურებს. ჩვეულებრივი აგებულებიდან გადახრა უფრო მკვეთრი ხდება მხოლოდ მაშინ, როცა ტემპერატურა უკიდურეს საზღვარს უახლოვდება. ასე, მაგალითად, 25°—26° ტემპერატურის დროს ხშირად იყო შემჩნეული ბაყაყის ჩანასახში გასტრულაციის პროცესების მკვეთრი დარღვევა: ბლასტოპორის ტუჩები არ ერთდებოდნენ, ენტოდერმული ვეგეტატიური მასალა არ იმალებოდა ჩანასახის შიგნით და წარმოიშობოდა მახინჯი ჩანასახი, რომელსაც ბლასტოპორი გვიან სტადიებზედაც კი ფართოდ ჰქონდა გაღებული და მკვეთრად ჰქონდა დარღვეული ნერვული სისტემა, რომელიც ორ ნახევარ ნაწილად იყო გახლეჩილი. ეს ნაწილები მდებარეობენ დაუხურავი ბლასტოპორის მარცხნივ და მარჯვნივ. (მსგავსი სიმახინჯე ზოგჯერ გვხვდება ადამიანის ჩანასახშიც. ამ დროს წელის არეში წარმოიშობა ხერხემლისა და ზურგის ტვინის გაორება, და ზოგჯერ ამ ადგილას ტვინოვანი ლულის კედლები არ შორდება კანს და ზურგის ტვინი გამოდის სხეულის ზედაპირზე.)

კიდევ უფრო მაღალ ტემპერატურაში ჩანასახი საერთოდ იღუპება. განვითარების დარღვევა და დაღუპვა აღინიშნება დაბალი ტემპერატურის საზღვრის მოახლოების დროსაც. მაგრამ, თუ უყურადღებოდ დავტოვებთ ამ უკიდურეს ტემპერატურებს, მაშინ ჩვენ ვნახავთ, რომ 15° და 24° დროსაც ვითარდებიან სრულიად ნორმალური ჩანასახები, რომლებსაც აქვთ ყველა ორგანო და სხეულის ყველა ნაწილი. აქედან სრულიად ნათელია, რომ მაღალი ტემპერა-

ტურა თავისთავად არ შეიძლება იქნას მიზეზი სათავე ბოლოს გან-
ვითარებისა, დაბალი ტემპერატურა კი—ჩანასახის საკუდღე ბოლოსი,
და აგრეთვე, საერთოდ, რომელიმე გარკვეული ორგანოსი. ვინაიდან
ჰერტვიგის მიერ მოყვანილ ცდებში ყოველი წყების კვერცხები
იმყოფებოდნენ მუდმივ და თანაბარ ტემპერატურაში, მიტომ სრუ-
ლიად ნათელია, რომ განსხვავება, რომელიც ჩნდება ჩანასახის ცალ-
კეული ნაწილების დიფერენციაციაში, არ შეიძლება იყოს შედეგი იმ
ტემპერატურათა განსხვავებისა, რომელთა დროსაც ჩანასახი ვითარ-
დება.

რაც შეეხება საკუთრივ განათების როლს (და არა სინათლის სხი-
ვების ტემპერატურულ მოქმედებას), ამ შემთხვევაში, როგორც
ცდები გვიჩვენებენ, ამფიბების კვერცხების განვითარება, ადრეულ
სტადიაში მაინც, რომელზედაც ესლა არის ლაპარაკი, ხდება
სავსებით ერთნაირად როგორც სინათლეზე, ისე სრულ სიბნელე-
შიც.

ქათმის კვერცხის განვითარების დროს, იმის გამო, რომ თვითონ
კვერცხი შესაძინევად დიდია, და კრუხი კი ათბობს მას, როცა ზედ
აზის მხოლოდ ზევით დან, კვერცხში ჩნდება საკმარისად დიდი
ტემპერატურული განსხვავება, რომელიც აღწევს, როგორც გაზომვამ
გვიჩვენა, 4-5°-დ. ფრინველის კვერცხში ჩანასახი ვითარდება ყო-
ველთვის ყვითრის ზევითა ზედაპირზე, მაშასადამე მის უფრო
ძლიერ გამთბარ ნაწილში. მაგრამ ჩვეულებრივ ინკუბატორებში
კვერცხი ვითარდება კვერცხის როგორც ზედა, ისე ქვედა მხარეები-
სათვის სავსებით თანაბარ ტემპერატურაში; ინკუბატორებში, რა-
საკვირველია, აქამდე ვერ მოხერხდა მიღება ასეთი დიდი პროცენტი
წიწილების გამოჩეკვისა, როგორც ეს ხდება იმ კვერცხებში, რომ-
ლებზედაც კრუხი ზის, მაგრამ ის წიწილები, რომლებიც იჩეკები-
ან, სრულიად ნორმალური აგებულობისანი არიან და ვითარდ-
ებიან ყვითრის ზევითა ზედაპირზე, თუმცა ეს ზევითა ზედაპირი
უკვე აღარ განსხვავდება უფრო მაღალი ტემპერატურით ქვევითა
ზედაპირისაგან. ეს ამტკიცებს, სხვათა შორის, იმის პრინციპიალურ
შესაძლებლობას, რომ მიღწეული იქნას კვერცხის გამოჩეკა ინკუბა-
ტორში ისეთივე წარმატებით როგორც აქვს ადგილი ბუნებრივ
პირობებში. ისე როგორც ბაყაყისაც, წიწილის განვითარება კვერცხ-
ში შესაძლებელია არა მარტო იმ ტემპერატურაში, რომელიც ჩვეუ-
ლებრივად იხმარება ინკუბაციისათვის. წიწილის განვითარება შესა-
ძლებელია 34° და 41°-ზედაც. ჩვეულებრივი ტემპერატურიდან ორივე
მხარეზე 2-3° გადახრის ფარგლებში ჩანასახის განვითარება ხდება

ცოტათ თუ ბევრად ნორმალურად. ეს კიდევ ერთი დამამტკიცებელი საბუთია იმისა, რომ ყვითრის ზედაპირზე ჩანასახის განვითარებას უფრო მაღალი ტემპერატურა არ იწვევს. მაგრამ ტემპერატურის უკიდურეს საზღვრამდე მიღწევის დროს განვითარება ირღვევა და ჩნდება სიმახინჯეები. ნაწილობრივ ასეთი გზით მოხერხდა ექსპერიმენტულად მიღება ორმაგი ჩანასახისა ერთ კვერცხში.

კიდევ ერთი გარეგანი ფაქტორი, რომელიც მოქმედობს განვითარებაში მყოფ კვერცხზე გარკვეული მიმართულებით, არის სიმძიმის ძალა. როგორც მზის სხივების მოქმედება, ისე სიმძიმის ძალის მოქმედებაც არ არის ერთნაირი კვერცხის ზევითა და ქვევითა ზედაპირებისათვის. პფლიუგერმა თავისდროზე გამოსთქვა მოსაზრება, რომ სიმძიმის ძალა ახდენს მარჯვნივებელ მოქმედებას განვითარებაში მყოფ ჩანასახზე: სახელდობრ იმ მხარეზე, რომელიც მიქცეულია სიმძიმის ძალის მიმართულების იქით, ვითარდება ანიმალური პოლუსის ორგანოები (თავი, ექტოდერმა); იმ მხარეზე კი, რომელიც მიქცეულია სიმძიმის ძალის მოქმედების მიმართ, ვითარდება ვეგეტატიური პოლუსის ორგანოები (ენტოდერმა, ჩანასახის კუდის ნაწილი). პფლიუგერმა ამ წინადადების შესამოწმებლად დაამუშავა ისეთი მეთოდი, რომელიც საშუალებას გვაძლევს შევინახოთ კვერცხები არაბუნებრივ მდგომარეობაში. საქმე იმაშია, რომ ამფიბიის კვერცხი საკმარისად თავისუფლად მოძრაობს თავის გარსში და თუ მთელ ქვირითს მთლიანად შემოვატრიალებთ, კვერცხები მაინც ყოველთვის გაჩერდებიან ისე, რომ ანიმალური პოლუსი ისევ ზევით მოექცევათ. მაგრამ თუ კვერცხს განაყოფიერების შემდეგ, მაშინათვე ამოვიღებთ რამდენიმე ხნით წყლიდან, გარსები არ იბერება, როგორც ეს ხდება ჩვეულებრივად, და მაშინ უკვე კვერცხს აღარ შეუძლია იმოძრაოს გარსის შიგნით და ინარჩუნებს იმ მდებარეობას, რომელსაც მიეცემთ. ასე დამუშავებულ კვერცხებს პფლიუგერი დახრიდა ხოლმე პოლუსით გვერდზე და გადააბრუნებდა კიდევ ანიმალური პოლუსით ქვემოთ, ვეგეტატიური პოლუსით კი — ზემოთ. ამასთან ერთად ის ამჩნევდა, რომ ჩანასახის სხეულის ნაწილების განვითარება ხდებოდა ყოველთვის ერთსა და იმავე მდებარეობაში სიმძიმის ძალის მიმართ. იმ კვერცხებში, რომლებიც ვადაბრუნებულნი არიან ვეგეტატიური პოლუსით ზემოთ, თავის ტვინი ვითარდება ზემოთ მიქცეულ პიგმენტმოკლებულ ვეგეტატიური მასალის ხარჯზე.

მაგრამ ამ ცდების შემდეგმა შემოწმებამ გვიჩვენა, რომ თუმცა პფლიუგერის დაკვირვებები საერთოდ სწორი იყო, მაგრამ მათი

განმარტება არ არის წორი. ბორნმა გამოარკვია, რომ ბაყაყის კვერცხის ნაძალადევი არანორმალური მდებარეობის დროს, კვერცხის შიგნით ხდება პროტოპლაზმის დიდი გადანაცვლება. თავის დიდი ზვედრითი წონის გამო, ყვითრით გადატვირთული ვეგეტატიური პოლუსის პროტოპლაზმა ეშვება კვერცხის შიგნით ქვემოთ, ხოლო ანიმალური პოლუსის უფრო მსუბუქი პროტოპლაზმა კი ზემოთ აღის. მხოლოდ სრულიად ზედაპირული შრე, სადაც მოთავსებულია პიგმენტიც, რომლითაც განსხვავდება ანიმალური პოლუსი, რჩება თავის ადგილზე ნამდვილად ფიქსირებული. პროტოპლაზმის შიგნითა მასები ადგილს იცვლიან ისე, რომ არ ირევიან ერთმანეთში და ამრიგად, არსებითად რომ ვთქვათ, მთელი კვერცხი გადაბრუნდება ხოლმე და დგება თავის ნორმალურ მდგომარეობაში, არ გადინაცვლებს ადგილს მხოლოდ ყველაზე ზედაპირული შრე. არ არის გასაკვირვალე, რომ ჩანასახის ორგანოები ვითარდება იმავე ადგილებზე სიმძიმის ძალის მიმართ, სადაც ვითარდება ნორმალური განვითარების დროსაც.

სიმძიმის ძალა, როგორც ჩანს, განვითარებაზე გავლენას ახდენს იმ აზრით, რომ კვერცხის პროტოპლაზმას აბრუნებს ვეგეტატიური პოლუსით ქვემოთ, მაგრამ არ შეუძლია ჩანასახის ორგანოები აიძულოს განვითარდნენ არაჩვეულებრივი მასალიდან; რაც უნდა ფრთხილად შევაფასოთ, მაინც უნდა აღვიაროთ, რომ სიმძიმის ძალა თავისთავად არ წარმოადგენს იმ ძალას, რომელიც აწესრიგებს ჩანასახის განვითარების პროცესებს.

მეორე მხრით, რუმ, კატერინე რუმ და მორგანმა მოახერხეს სრულიად გამოერიცხათ სიმძიმის ძალის მოქმედება განვითარების პროცესში მყოფ კვერცხზე; მათ გამართეს სხვადასხვანაირი მოწყობილობა, რომლებიც განუწყვეტლად აბრუნებდნენ ან აგორებდნენ კვერცხებს, ისე რომ კვერცხების მდებარეობა სიმძიმის ძალის მიმართ ყოველთვის იცვლებოდა. მაგრამ ამასთან ერთად მაინც ვითარდებოდა სრულიად ნორმალური ჩანასახები. თუმცა სიმძიმის ძალის მოქმედება ამრიგად გათანაბრდა კვერცხის ყველა ნაწილისათვის მაგრამ ამან ვერ შეუშალა ხელი წარმოშობილიყო საესებით კანონზომიერი განსხვავებანი ჩანასახის სხეულის ნაწილებსა და ორგანოების აგებულებაში. ეს ცდა შეიძლება დავაყენოთ იმის პარალელად, რომ ყველა ტიპური დიფერენციაცია, სხვადასხვანაირი ჩანასახის სხვადასხვა ნაწილებში ხდება იმის მიუხედავად, რომ კვერცხი გარემოცულია ყოველი მხრიდან სრულიად ერთნაირი პირობებით— ტემპერატურის და განათების (თუ გაუნათებობის) მხრივ და აგრეთვე

გარემოს ქიმიური შემადგენლობის მხრივაც.

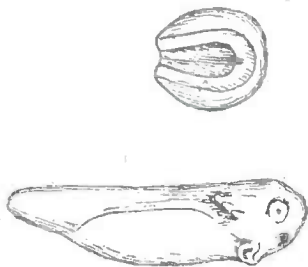
არ იქნებოდა სწორი გამოგვეტანა დასკვნა მოყვანილი ექსპერიმენტებიდან, რომ გარეგან ფაქტორებს არ შეუძლიათ საერთოდ მოახდინონ გავლენა ჩანასახის ნაწილების დეტერმინაციაზე. ჩვენ უკვე მოვიყვანეთ ცდების შედეგები, რომლებიც გვიჩვენებენ, რომ გარკვეულ პირობებში გარეგან ფაქტორებს მართლაც შეუძლიათ მოახდინონ გავლენა განვითარების პროცესში მყოფ ჩანასახის აგებულებაზე. შემდეგ ვნახავთ, რომ განვითარების პროცესების კანონზომიერების ცოდნით ხერხდება არსებითი ცვლილებების გამოწვევა ჩანასახის ორგანოების განლაგებაში, ოდენობასა და აგებულებაში, თუ გამოვიყენებთ ჩანასახზე განსაზღვრულ გარეგან ზეგავლენებს. მაგრამ ჩვენთვის ჯერ აუცილებელია აღვნიშნოთ, რომ კვერცხის ნაწილების განვითარების მიმართულებაში განსხვავებები წარმოიშობიან სრულიად რეგულარულად და შედარებით ერთგვაროვან წრეში, და რომ ყოველი დიფერენცია ორგანიზმში არ არის გამოწვეული რომელიმე აგენტით, რომელიც კვერცხზე მოქმედობს მისი გარემოდან. ჩანასახის გართულების მიზეზი, მიზეზი ცალკეული მისი ნაწილებისა და ორგანოების დეტერმინაციისა, არ არის გარეგანი, არამედ ძირითადად არსებობს განვითარებაში მყოფ თვით ჩანასახში. იძულებული ვართ მივაქციოთ ყურადღება განვითარების შინაგან მიზეზებს იმისათვის, რომ გასაგები გახდეს კვერცხის განვითარება.

შპემანისა და მისი მიმდევრების გამოკვლევებმა არამცთუ გამოარკვიეს თუ როგორ მიდის დეტერმინაციის პროცესი, არამედ უკვე შესამჩნევად გამოააშკარავეს ის მიზეზობრივი დამოკიდებულება, რომელსაც აქვს აქ ადგილი.

ჩვენ ვნახეთ, რომ ბლასტულისა და გასტრულის სხვადასხვა ნაწილების გადანერგვისას, რაც ნაწარმოები იყო დეტერმინაციის დადგომამდე, ჩანასახის გადანერგილი ნაწილი ვითარდება თავისი ახალი მდგომარეობის თანახმად და ამის გამო წარმოიშობა ნორმალური ჩანასახი. იგივე ხდება ქსოვილების მიდამოების გადანაცვლების დროს ორგანოს ნასახის ფარგლებში იქამდის, სანამ მისი ნაწილები იქნებიან დეტერმინირებული. აქედან ცხადია, რომ ჩანასახის ყოველი ნაწილის დეტერმინაცია როგორც დამოკიდებულია იმაზე, რაც გარემოცავს მას. მაგრამ როგორი სახით ახდენს გავლენას ეს გარემოცვა გადანერგილი ქსოვილის განვითარებაზე? გიტალისტების შეხედულების თანახმად, გადანერგილ ნაჭერზე მოქმედება უნდა მიეწეროს არა იმდენად იმას, რაც გარშემო აკრავს გადანერგილი ქსო-

ვილს, რამდენადაც მთელ ჩანასახს მთლიანად. მთლიანის მოქმედება იმათი აზრით ასე თუ ისე აიხსნება შეგნებული ფსიქიური ძალის მოქმედებით, რომელსაც მიყავს განვითარება ისე, რომ გამოვიდეს ნორმალურად, ჰარმონიულად გაფორმებული ორგანიზმი.

სრულიად სხვა დასკვნები იყო მიღებული შვემანის მიერ მის ექსპერიმენტული მუშაობებში გარემოცვის მოქმედების ხასიათის შესახებ გადაწერვითი ქსოვილის ნაჭრებზე.



ნახ. 24. ტემპერატურის გავლენა ბაყაყის კვერცხის განვითარების სიჩქარეზე. ორი ჩანასახი ერთი და იმავე ასაკისა (3 დღე განვითარების დაწყებიდან), მაგრამ სხვადასხვანაირ ტემპერატურაში განვითარებულინი: ზემოთ—15°-ზე, ქვემოთ—20°-ზე.

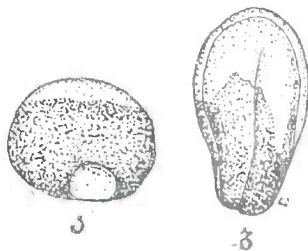
უვითარდებოდა, რომელზედაც მოთავსებული იყო ბლასტოპორის ზედა ტუჩი. მოვიგონოთ ესლა როგორ არის განლაგებული ნაწილები ბლასტულაში და ადრეულ გასტრულში. ბლასტოპორის ზედა ტუჩი ჩაისახება ხოლმე გასტრულის ქვედა ნახევრის ფარგლებში. მედულარული ფირფიტა კი—მის ზედა ნახევარში. ნორმალური განვითარების დროს ერთი და მეორეც ვითარდება ჩანასახის ერთსა და იგივე მხარეზე. მაგრამ 180°-ზე მოტრიალების შემდეგ მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალა გადადის ჩანასახის მეორე, მოპირდაპირე მხარეზე. ბლასტოპორის ქვედა ტუჩის ზემოთ; ხოლო ბლასტოპორის ზედა ტუჩის ზემოთ, ოპერაციის შემდეგ, თავსდება მომავალი კანის ექტოდერმის მასალა. ამის მიუხედავად მედულარული ფირფიტა ვითარდება მოპირდაპირე მხარეზე კი არა, არამედ იმავე მხარეზე, სადაც ბლასტოპორის ზედა ტუჩი, თუმცა კი სხვა მასალიდან, ვიდრე ჩვეულებრივად. ამ ცდიდან შვემანმა გამოიყვანა დასკვნა, რომ ბლასტოპორის ზედა ტუჩიდან უკანიდან წინისაკენ, ანიმალური პოლუსის მიმართულებით, ვრცელდებოდა რაღაც

ამ საკითხის გამორკვევას შვემანი პირველად ასეთი ექსპერიმენტით მიუახლოვდა: ტრიტონის ჩანასახს ადრეული გასტრულის სტადიაში იგი აჭრიდა მის მთელ ზედა ნახევარს (ანიმალურ ნახევარსფეროს, აზრუნებდა მას ვერტიკალური ღერძის გარშემო 180°-ზე და ასეთ მდგომარეობაში ხელახლა შეახორციებდა ხოლმე ქვედა ნახევარზე). ასეთი ოპერაციის შემდეგ ვითარდებოდა სრულიად ნორმალური ჩანასახი (ნახ. 25), რომელსაც მედულარული ფირფიტა ზმ მხარეზე

გავლენა, რომელიც ახდენს ექტოდერმული მასალის დეტერმინაციას როგორც მედულარული ფირფიტის მასალისას. ეს გავლენათი თქმს არეგულირებს ჩანასახის ავებულების ორგანიზაციას; ამიტომ შპემანმა უწოდა მას ბლასტოპორის ზედა ტუჩის მიდამოს „საორგანიზაციო ცენტრო“ და თვით მასალას, რომლიდანაც გამომდინარეობს მადეტერმინირებელი გავლენა—„ორგანიზატორი“.

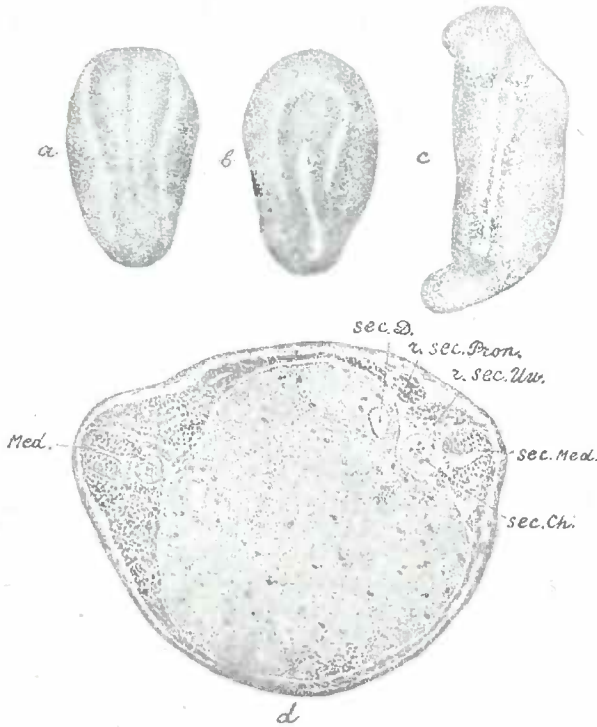
„ორგანიზატორის“ თვისებების შემოწმება შემდეგში შეიძლებოდა მისი გადანერგვით ჩანასახს მეორე ნაწილზე. ზემოთ ჩვენ უკვე შევეხეთ მოკლედ იმ შედეგებს, რომლებიც მიიღებთან ბლასტოპორის ზედა ტუჩის მასალის გადანერგვის დროს (ზურგის ნაწილის განაპირა ზონაში, რუხი ნახევარმთვარის არეში). ჩვენ იქ აღენიშნეთ, რომ გადანერგილი მასალა ამ შემთხვევაში არ რჩება ჩანასახის ზედაპირზე, არამედ ეშვება შიგნით. მაგრამ ამით საქმე არა თავდება. გადანერგილი მასალა არ ემსგავსება მის გარშემო მდებარე ადგილობრივ მასალას, არამედ გადანერგვის ადგილას ვითარდება მთელი კომპლექსი დერძული ორგანოებისა: ქორდა, სომიტები, მედულარული ფირფიტა. იმისათვის, რომ ზუსტად ედევნებიათ თვალ-ყური იმ როლისათვის, რომელიც ტრანსპლანტანტს აქვს ყველა ამ ორგანოს განვითარებაში, გამოყენებული იყო ჰეტეროპლასტიკური ტრანსპლანტაცია. თვით ცდები აწარმოვებ შპემანის მოწაფემ, ჰილდა მანჰოლდმა.

ნაწარმოებ ცდებთავანში ერთში, იმ ადგილას სადაც გადანერგეს ბლასტოპორის ზედა ტუჩის ნაჭერი, პატრონის ჩანასახის გვერდზე განვითარდა მთელი დამატებითი ჩანასახი, რომელსაც აკლდა მხოლოდ სხეულის წინა ბოლო (ნახ. 26). ამ დამატებითს ჩანასახს აქვს ქორდა, სომიტები, გრძელი ტვინოვანი ლულა; მას გვერდებზე განუვითარდა თირკმლის მილაკები; ტვინოვანი ლულის წინა ბოლოს ორივე მხარეზე განვითარდა სმენის თითო ბუშტუკი; უკან დამატებითი ჩანასახი დაბოლოვდა კულის ნასახით. დამატებითი ჩანასახის მიდამოში ექტოდერმიდან განვითარდა დამატებითი ნაწლავის ღრუ.



ნახ. 25. ტრიტონის ადრეული გასტრულის ანიმალური ნახევრის მობრუნება. ა—ჩანასახი ოპერაციის შემდეგ მაშინათვე; ანიმალური ნახევარი ადებულია უფრო მეტად ბაცი ჩანასახისაგან; ბ—წარმოიქმნა საესებით ნორმალური ნეირულა.

იმის გამო, რომ ჰ. მანჰოლდი ბლასტოპორის ზედა ტუჩს ჰეტე-როპლასტიკურად წერგავდა (სავარცხლისებური ტრიტონიდან გადაჰქონდა ჩვეულებრივ ტრიტონზე), მას შეეძლო ანათლებზე გამოერკვია



ნახ. 26. ტრიტონზე დამატებითი ჩანასახის ინდუქცია პირველადი ორგანიზატორის მიერ გამოწვეული. ა—ამერიკებუ-ლი ჩანასახი ნეირულის სტადიაში. ზემოდან დახედვით; ბ—იგივე ჩანასახი გვერდიდ წა შესედვით; გვერდზე გაუჩნდა დამატებითი მედულარული ფირფიტა, ტრანსპლანტანტის მიერ ინდუცირებული (ტრანსპლანტატი აღებულია სავარცხლისებური ტრიტონისაგან და ამიტომ ბაცი ფერისაა); ც—თქე-რირებული ჩანასახი განვითარების უფრო გვიან სტადიაზე. დ—იმავე ჩა-ნასახის განივი განაკვეთი. Med — ძირითადი ჩანასახის ტვინოვანი ლულა; sec. Med—დამატებითი ჩანასახის ტვინოვანი მილი; sec Ch—დამატებითი ჩანასახის ქორდა; r. sec. Usw—მეზოდერმული სომიტი; r. sec. Pron—თირკმ-ლის სადინარი; sec.D—დამატებითი ჩანასახის ნაწლავის ლულა.

შემოთჩამოთვლილი ოცგანოთაგან რომელი განვითარდა გადაწერ-გილი მასალიდან და რომელი ადგილობრივი მასალიდან, ე. ი. პატ-

რონის მასალიდან (ნახ. 26). აღმოჩნდა, რომ მარტო ქორდა განვი-
თარდა უშუალოდ გადანერგილი ქსოვილიდან. ქორდას გარდა, გადა-
ნერგილი მასალა შედის სომიტების ნაწილის შემადგენლობაში. ყველა
დანარჩენი ორგანო—ტვინოვანი ლულა, სმენის ბუშტუკები, თირკმ-
ლის მილაკები, სომიტების ნაწილი, დამატებითი ნაწლავის ლულა,—
განვითარდა ადგილობრივი მასალიდან. რადგან ტრანსპლანტაციის
ადგილას (ჩანასახის გვერდზე) ყველა ეს ორგანო ნორმალური განვი-
თარების დროს არ უნდა ყოფილიყო, ამიტომ ამ დამატებითი ორ-
განოების წარმოშობა წარმოადგენს გადატანილი ბლასტოპორის
ზედა ტუჩის ნაჭერის მოქმედების შედეგს. ბლასტოპორის ზედა
ტუჩმა კვლავ გამოამჟღავნა თავის თავი როგორც „ორგანიზატორმა“.
ნორმალური განვითარების დროს ბლასტოპორის ზედა ტუჩი, რო-
გორც ეს ფოტოს ცდებიდან ჩანს (ნახ. 13), წარმოშობს უმთავ-
რესად ქორდას; მაშასადამე, გადანერგილი მასალა ჰ. მანჰოლდის
ცდებში თვითონ ვითარდებოდა იმ მიმართულებით, რა მიმართუ-
ლებითაც ის უნდა განვითარებულიყო თავის ნორმალურ ადგილას
და ამას გარდა გამოიწვია იმის გარშემომდებარე მასალიდან კიდევ
მთელი რიგი ორგანოების წარმოშობა. ჩანასახის ზოგი ნაწილის სხვა
ნაწილებზე მოქმედებამ, რომელიც იწვევს რომელიმე ორგანოების
წარმოშობას, მიიღო ინდუქციის სახელი.

თ ა მ ი V

„ორგანიზატორი“ და ინდუქცია

შპემანისა და ჰილდა მანჰოლდის მიერ „ორგანიზატორის“ აღმო-
ჩენამ ემბრიოლოგიაში მთელი გადატრიალება მოახდინა. შპემანმა
დამატკიცა, რომ ჩანასახის ნაწილების დეტერმინაციას განმარტავს
არა გარემოცვა „საერთოდ“, არა განყენებული ზემოტერიალური
ფაქტორი „მთლიანად“, არამედ დამოკიდებულია სრულიად გარკვეულ
კონკრეტულ კავშირზე ჩანასახის სხვა ნაწილებთან, რომლებიც
მოქმედობენ ინდუქციის გზით. ხომ სრულიად გასაგებია, რომ „ორ-
განიზატორი“ — ბლასტოპორის ზედა ტუჩი — მხოლოდ ოპერაციის
შემდეგ კი არ მოქმედობს, არამედ თავის ნორმალურ ადგილზედაც,
და იწვევს იმ ორგანოების ინდუქციას, რომელთა ინდუქციას იწვევს
გადანერგვის დროს. კვერცხის განვითარების მინაგანი მიზეზების

ძებნის დროს, რაზედაც ჩვენ ზემოთ ვილაპარაკეთ, რასაკვირველია, უდიდესი ყურადღების მიქცევა გვიხდება შპემანის მიერ აღმოჩენილ „ორგანიზატორზე“. არ არის საკვირველი, რომ „ორგანიზატორისა“ და მისგან გამოწვეული ინდუქციის შესწავლას მიეძღვნა და ეხლაც ეძღვნება, ძალიან ბევრი გამოკვლევა.

რას წარმოადგენს თავისთავად ორგანიზატორი? პირველყოვლისა, როგორია ოდენობა, როგორია მდებარეობა იმ მასალისა, რომელიც ააშკარავებს ორგანიზატორის მოქმედებას?

ამის გამოსარკვევად, შპემანის მოწაფემ ბაუტმანმა აწარმოვა სისტემატური გამოკვლევები. მან დასჭრა ტრიტონის ადრეული გასტრულა ნაწილებად. ყოველი ნაწილისათვის ის დაახლოვებით ზომავდა წრებაზე მანძილს, რომლითაც აღებული ნაწილი დაშორებული იყო ბლასტოპორის ზედა ტუჩის შუა ადგილიდან. ამ მანძილს გამოხატავდა გრადუსებით. ამგვარად, მას შემდეგში შეეძლო ზუსტად გამოერკვია, როგორი წარმოშობისა არიან ბლასტომერის ყოველი გამოკვლეული ნაწილი. ამის შემდეგ ის ყოველ ნაჭერს ნერგავდა ბლასტულის ან ადრეული გასტრულის სტადიაში მყოფ ცალკე ჩანასახის შიგნით და თვალყურს ადევნებდა თუ რომელი ნაჭერი იწვევდა, ან რომელი არ იწვევდა, დამატებითი ორგანოების ინდუქციას ახალ ჩანასახში. აღმოჩნდა, რომ ყველა ნაჭერი, რომლებიც ამჟღავნებდნენ ინდუქციების უნარს, აღებული იყო ბლასტოპორის ზედა ტუჩის ახლო მიდამოდან ზემოთ, ანიმალური პოლუსის მხარესკენ. ეს მიდამო აღწევდა განაპირა ზონის ზედა საზღვარს, და თვითეულ გვერდზე ჩადიოდნენ კვერცხის წრებაზის ერთ მეოთხედზე; არ ქონდათ ინდუქციის უნარი კვერცხის იმ ნაწილებსაც, რომლებიც მდებარეობდნენ განაპირა ზონის ქვემოთ ვეგეტატიური პოლუსის მხარისკენ.

ინდუქციისა და ორგანიზატორის უნარი ახასიათებს, მაშასადამე, მხოლოდ ისეთ მასალას, რომელიც განიცდის ინვაგინაციას გასტრულაციის დროს (განაპირა ზონა) და მასთან მხოლოდ მის ზურგის ნახევარს. ფოგტის სქემის თანახმად ეს ესაბამება ქორდისა და სომიტების მასალას. შემდეგი განვითარების დროს ეს მასალა წარმოშობს პირველადი ნაწლავის სახურავს.

მეორე საკითხი: როგორია ორგანიზატორის მოქმედების შედეგი? უკვე მოყვანილ ცდებში ორგანიზატორი ყოველთვის ვითარდებოდა ძირითადად იმ მიმართულებით, რა მიმართულებითაც ის უნდა განვითარებულიყო, თუ მას დატოვებდნენ თავის ნორმალურ ადგილას: იგი ქმნიდა დამატებითი ჩანასახის ქორდის დიდ ნაწილს, და აგრე-

თვე სომიტიების ნაწილს, რაც დაახლოვებით ესაბამებოდა მის პროსპექტულ მნიშვნელობას. ორგანიზატორის მასალამ აქ ის გამოააშკარაა, რასაც ეწოდება თვით დიფერენციაციის სახელი. გარკვეული მიმართულებით მისი განვითარება, როგორც ჩანს, წინასწარ იყო ჩანერგილი ძირითადად თვით ორგანიზატორის მასალაში. იმავე დროს ორგანიზატორმა აიძულა ადგილობრივი მასალა განვითარებულიყო არა იმ მიმართულებით, რომელიც მას ნორმალურად სჩვევია. ორგანიზატორმა ინდუქცია უქმნა მთელ რიგ ორგანოებს.

ინდუქციითაა შორის, რომლებიც ნაწარმოები იყო პირველადი ორგანიზატორით, ადვილი გასარჩევია ორი ტიპის ინდუქცია. ადგილობრივი მეზოდერმა ინდუქციის შედეგად მონაწილეობს იმავე ორგანოების აშენებაში, რომლებსაც წარმოშობს თვით ორგანიზატორი. ის ავსებს გადატანილ მასალას ორგანიზატორისას იმით, რომ წარმოშობს ორგანოების იმ ნაწილს, რომლებიც წარმოიშობიან ნორმალური განვითარების დროს ორგანიზატორის მასალიდან (შეადარეთ ბაუტმანის ცდები). სრულხელ სხვა ტიპის ინდუქციას წარმოადგენს მედულარული ფირფიტის ინდუქცია.

მედულარული ფირფიტა და მისგან წარმოშობილი ნერვული ლულა წარმოადგენენ ორგანოს, რომელიც ნორმალური განვითარების დროს არასოდეს არ წარმოიშობა ორგანიზატორის მასალიდან. მაშასადამე, ამ შემთხვევაში ორგანიზატორმა მოახდინა ინდუქცია რალაციისა, რაც მისგანვე იყო განსხვავებული, მისთვის რალაცა უცხოის, თუმცა ყველა ორგანო, ორგანიზატორიდან განვითარებული და ინდუქცირებული, ჰქმნის ერთ საერთო სისტემას. ეს ორი ტიპის ინდუქცია საჭიროა გავარჩიოთ ცალკეულად.

ყველა იმ შემთხვევაში, როდესაც ორგანიზატორის შემადგენლობიდან აღებული მასალა ესაზღვრება მისთვისვე გამოსადეგ მასალას, იგი ავსებს თავის თავს დამთავრებულ მთლიან შენობამდე. ეს ერთი თვისებათაგანია ორგანიზატორის მასალისა. ორგანიზატორის ამ უნარის საილუსტრაციოდ მღვიყვანთ ერთ ექსპერიმენტს, რომელიც ნაწარმოები იყო შპემანის მიერ.

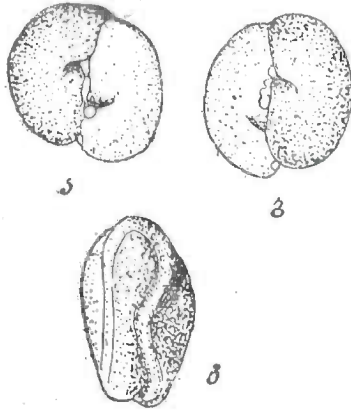
შპემანმა ტრიტონის ორი ახალგაზრდა გასტრულა გასჭრა შუა სიბრტყეზე და შემდეგ ურთმანეთს შეახორცა ერთი გასტრულის ერთი ნახევარი მეორე გასტრულის მეორე თანაბარ ნახევარს, ე. ი. მარცხენა მარცხენას, მარჯვენა მარჯვენას. შესახორცებელი ორი ნახევრის ანიმალურ და ვეგეტატიურ პოლუსებს ის აერთებდა ერთად; ამის

შედევად ყოველი ნახევრის ზურგის მხარე ეხებოდა და ეზრდებოდა, მეორე ნახევრის მუცლის მხარეს (ნახ. 27).

ამგვარად, ორგანიზაციული ცენტრის ნახევარი, რომელიც იმყოფებოდა ყოველი ჩანასახის ზურგის მხარეზე, თავსდებოდა ორგანიზაციული ცენტრის მოპირდაპირე მხარის მეზობლად, რომელიც წარმოშობილი იყო მეორე ჩანასახიდან. ოპერაციისათვის შპემანი ხმარობდა არათანაბრად მუქად პიგმენტირებულ ჩანასახებს; ამის გამო მას შეეძლო შეხორცების შემდეგაც გაერჩა ერთი ნახევრის მასალა მეორე ნახევრის მასალისაგან. ენერგიული ინვაგინაცია, რომელიც ხდებოდა ბლასტოპორის ზედა ტუჩის ყოველი ნახევრის შიდაპირში, ვრცელდებოდა მის მეზობელ ნახევარზედაც, რის გამოც ცალკეულ ჩანასახს აღმოაჩენდა ორი სრულიად სიმეტრიული ბლასტოპორის ტუჩი, რომლებიც მდებარეობდნენ მოპირდაპირე მხარეებზე. ინვაგინაცია მათში ხდებოდა მოპირდაპირე მიმართულებით. საბოლოოდ თვითეულს განუვითარდა ორ-ორი მედულარული ფირფიტა ჩანასახის მოპირდაპირე მხარეებზე. თვითეულ მედულარულ ფირფიტას ჰქონდა სიმეტრიული აგებულება, მაგრამ წარმოშობილი იყო ნახევრად ერთი ჩანასახის მასალიდან, ნახევრად მეორე ჩანასახის მასალიდან. ორივე ნახევარი ვითარდებოდა ერთნაირად კარგად და ერთნაირი სისწრაფით. მაგრამ მხოლოდ ერთი ნახევარი ყოველი მედულარული ფირფიტისა ვითარდებოდა იმ მასალიდან, რომელიც ნორმალურად იყო წინასწარ გათვალისწინებული მედულარული ფირფიტის წარმოსაშობად (ზურგის მასალიდან). ცალკეული მედულარული ფირფიტის მეორე ნახევარი ვითარდებოდა იმ მასალიდან, რომლიდანაც ნორმალური განვითარებით უნდა განვითარებულიყო მუცლის კანი. ამგვარად მედულარული ფირფიტის ეს ნახევარი არ შეიძლებოდა ყოფილიყო ინდუქციის შედეგი. აქედან გამომდინარეობს ის, რომ ორგანიზაციული ცენტრი უეჭველად გავრცელდა მასთან შეხორცებულ მეორე ჩანასახის მუცლის ნახევრის მხარეზე. ორგანიზაციული ცენტრის ნახევარმა არა მხოლოდ მიიზიდა მასთან მეზობლად მყოფი მასალა. მთლიანი სიმეტრიული სისტემის წარმოსაშობად (ბლასტოპორის ზედა ტუჩის დამატებითი ნახევრის წარმოსაშობად), არამედ მისცა ამ მეზობელ მასალას ორგანიზატორის უნარი. ამ ახლად წარმოშობილ უნართა შედეგი არის ყოველი მედულარული ფირფიტის წარმოშობა მეორე ნახევრისა.

ორგანიზატორის ეს უნარი კიდევ უფრო ნათლად ჩანს მეორე ექსპერიმენტში, რომელიც ჩაატარეს შპემანმა და ჰეინიციმამ. ამ ექსპერიმენტში მათ სპეციალურად გამოიკვლიეს, თუ როგორი

ზარისხით აქვს ორგანიზატორს უნარი თავისი თვისებების გადაცემისა სხვა წარმოშობის მასალაზე. ამისათვის მათ ისარგებლეს მანპოლდის დაკვირვებებით, იმით, რომ ექტოდერმული მასალა, რომელიც გადანერგილია განაპირა ზონის არეში, გასტრულაციის დროს ჩათრეულია ინვაგინაციის პროცესში, ეშვება ჩანასახის შიგნით და შემდეგში შედის იმ ორგანოების შემადგენლობაში, რომლებიც წარმოიშობიან პირველადი ნაწლავის სახურავის ხარჯზე.



ნახ. 27. ტრიტონის გასტრულის ორი მარჯვენისა და ორი მარცხენის ნაბეგრების შეზრდა ერთმანეთთან. ა,ბ—ოპერაციის შემდეგ მაშინათვე; გ—ოპერაციის შემდეგ განვითარებული ჩანასახი ნეირულის სტადიაზე. პირველად ყვებითი ზურგის მხარე—მუქი; ყოფილი მუცლის მხარე—ბაცი (წარმოქმნა მედულარული ფირფიტის მარცხენა ნახევარი იმის გამო, რომ მასზე მოქმედობდა ზურგის არეში მოთავსებული „ორგანიზატორის“ ნახევარი).

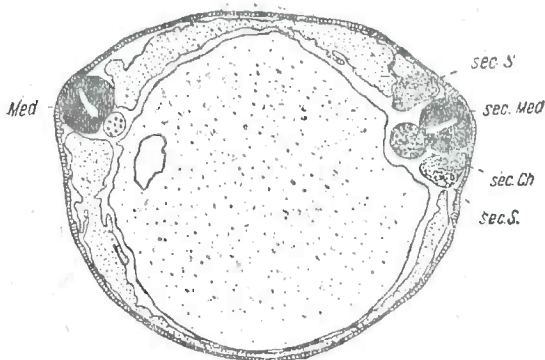
შპემანი და ჰეიციინი ბლასტომორის ზედა ტუჩის არეში ნერგაენენ ექტოდერმის ნაჭერს, რომელიც გადანერგვამდე სიცოცხლეშივე იყო შედგებილი ნილბლიაუსულფატის ხსნარში. გადანერვილი ნაჭერი ჩაიხარდა განაპირა ზონის შემადგენლობაში, გასტრულაციის დროს მოჰყვა ჩანასახის შიგნით და გადაიქცა პირველადი ნაწლავის სახურავის ნაწილად. ეხლა გაჰკვეთეს გასტრულა, ხელახლა ამოსჭრეს შედგებილი ნაჭერი, გადაუნერგეს ის უკვე მესამე ჩანასახს და გამოიკვლიეს, იჩენს თუ არა გადანერგილი ნაჭერი ორგანიზა-

ტორის თვისებებს. აღმოჩნდა, რომ ასეთმა ნაჭერმა შოახდინა ინდუქცია არა ნაკლებად ვიდრე „ნორმალური“ ორგანიზატორის ნაჭერმა. ამრიგად როცა გადანერგილი მასალა ორგანიზატორის მასალის გარემოცვაშია, იგი გარდაიქმნება ორგანიზატორის სრულღირებულოვან მასალად.

ორგანიზატორის მთლიან აგებულებამდე დამატების მესამე მაგალითს ჩვენ გვაძლევენ ცდები ორგანიზატორის ნაჭრების გადანერგვისა არაჩვეულებრივ ადგილას (გვერდზე), სადაც იგი ახდენს ლერძული ორგანოების დამატებით სისტემის ინდუქციას (ნახ. 26). ამ ცდებში ორგანიზატორის გადანერგილმა ნაჭერმა წარმოშვა დამატებითი ჩანასახის მეზოდერმული ორგანოების მხოლოდ ნაწილი, თუ არ ვილაპარაკებთ ექტოდერმულ ორგანოებზე. გადანერგილი მასალიდან ვითარდებოდა მხოლოდ ნაწილი (თუმცა დიდი ნაწილი) ქორდისა და ნაწილი სომიტებისა. დანარჩენი მასალა ქორდისა და უმეტესი ნაწილი სომიტების მასალისა ადგილობრივი წარმოშობისა იყო, მაგრამ გადანერგილმა მასალამაც და ადგილობრივმა მასალამაც წარმოშვეს მთლიანი ჰარმონიული სისტემა. ამის მიუხედავად, ეს შედეგი არ შეიძლება ახსნილი იქნას იმ აზრით, რომ გადანერგილმა მასალამ გადანერგვის შემდეგაც სწორად ის ნაწილები (ქორდისა, სომიტების) წარმოშვა, რომლებიც მას უნდა წარმოეშვა ნორმალური განვითარების დროს, და ადგილობრივი მასალიდან დაიმატა ნაკლი ნაწილებისა, ე. ი. ის ნაწილები, რომლებისათვისაც მასალა დარჩა ადგილზე ჩანასახს, რომლიდანაც იყო აღებული ტრანსპლანტატი. წინა ორი ცდა, როგორც ჩანა გვიჩვენებს, რომ ეს ასე არ არის. საქმე უფრო ისეა, რომ ორგანიზატორმა თავისი მოსაზღვრე მასალა დასაწყისში გარდაქმნა ორგანიზატორის დამატებით მასალად და შემდეგ, ასეთი გზით წარმოშობა მთელმა თანაბარმა მასალამ განიცადა დიფერენციაცია, როგორც ერთმა ნორმალურმა ორგანიზატორმა.

მეორემა შეამოწმა ეს წინასწარი შეხედულებანი სპეციალური ცდებით. ის ყოფდა ორგანიზატორს მარჯვენა და მარცხენა ნახევრებად და ყოველ ნახევარს ცალკე უნერგავდა ახალგაზრდა ჩანასახს. როგორც ფოკტის სქემიდან ჩანს, ყოველი ნახევარი შედგებოდა მთავალი ქორდის მასალიდან ერთ კიდეზე და სომიტების მასალიდან მეორეზე. მიუხედავად ამისა ადრეული გასტრულის სტადიაში მყოფი ორგანიზატორების გადანერგვის დროს ტრანსპლანტანტი მდებარეობდა სრულიად სიმეტრიულად ახლად წარმოშობილ დამატებითს ჩანასახში: ქორდა წარმოიშვა კიდიდან კი არა, არამედ გადანერგილი

მასალის შუიდან და ორივე კიდეები კი გარდაიქმნენ სომიტების მასალად. მოხდა, მაშასადამე, ქორდისა და სომიტების მასალის ხელახლად განრიგება ორგანიზატორის ყოველი ნაწილისა პროსპექტულ მნიშვნელობასთან შედარებით (ნახ. 28). მაგრამ, როდესაც ასეთივე ცდა ნაწარმოები იყო ორგანიზატორზე, რომელიც აღებული იყო



ნახ. 28. ორგანიზატორის მარცხენა ნახევრის გარდაქმნა მთლიან სიმეტრიულ ქორდულ-მეზოდერმულ ნასახად. ტრანსპლატირებული მასალა უფრო მუქი ფერით არის აღნიშნული. Med—ძირითადი ტვინოვანი ლუფა; Sec. Med — ინდუცირებული მედულარული ლუფა; sec. Ch—ქორდა, ტრანსპლატატიდან განვითარებული; sec. S—სომიტები, ტრანსპლატატიდან განვითარებულნი.

გვიანი გასტრულიდან, მაშინ უკვე გადანერგილი ნახევარი ვითარდება ასიმეტრიულად: ქორდა ვითარდება გადანერგილი ნაჭერის ერთ კიდეზე, როგორც უნდა განვითარებულიყო იგი ნორმალური განვითარების დროს, და მის გვერდით სომიტები ერთ მხარეზე შედგებოდნენ მთლიანად ადგილობრივი მასალიდან. ორგანიზატორის ნახევარმა აქ წარმოშვა ქორდა-მეზოდერმა დამატებითი ჩანასახისა. ეს ცდა საინტერესოა განსაკუთრებით იმ მხრით, რომ ის ამტკიცებს, რომ ორგანიზატორის ფარგლებშიც, გასტრულაციის დროს, ხდება დეტერმინაციის პროცესები ორგანიზატორის ცალკეულ ნაწილებში. ამას ჩვენ კიდევ დაუბრუნდებით.

როგორც მოყვანილ ცდებიდან ჩანს, ორგანიზატორი მეზოდერმის ფარგლებში ახდენს ინდუქციურ მოქმედებას, რომლის საშუალებითაც

ასალა, რომელიც ორგანიზატორის მეზობლად და ერთ მთლიან ქსოვილში დევს, ემსგავსება თვით ორგანიზატორს. ორგანიზატორის მოქმედება ამ შემთხვევაში წარმოადგენს ას ი მი ლ ა ტ ო რ უ ლ ი ინ-დუქციის მაგალითს. უნდა ითქვას, რომ ორგანიზატორის მოქმედების ეს მხარე აქამდე ჯერ კიდევ უფრო ცუდად არის შესწავლილი, ვიდრე მისი მეორე მხარე, სახელდობრ მედულარული ფირფიტის ინდუქცია.

როდესაც ჩვენ ვიხილავდით ჩან სახის ნაწილების დეტერმინაციის საკითხს, ჩვენ მოგვყავდა შპემანის კლასიკური ცდები, რომლებშიც ის მომავალი მედულარული და მომავალი კანის ნაჭრებს უცვლიდა ადგილს, და დაამტკიცა, რომ ადრეული გასტრულის სტადიაში გასტრულის ექტოდერმის ნაწილების განვითარების მიმართულება არ არის წინასწარ განსაზღვრული თვით მასალაში, მაგრამ დამოკიდებულია გარემოზე, რომელშიაც იგი იმყოფება. გასტრულის დამთავრებისას კი ექტოდერმის ნაწილები უკვე დეტერმინირებული არიან, და მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალა წარმოშობს ტვინის ნაწილებს ყოველ გარემოში, რომელშიაც იგი არის გადანერგილი. შპემანის მოწაფემ, ა. მარქსმა, პირველმა შინჯა გადანერგვა მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალისა კანის ექტოდერმის არეში ამ ორ სტადიას შორის—თვით გასტრულაციის დროს. ეს ცდები არ იძლეოდნენ ყოველთვის ერთნაირ შედეგებს: ზოგ შემთხვევაში გადანერგილი მასალა ვითარდებოდა თავისი წარმოშობის თანახმად და წარმოშობდა ტვინოვან ქსოვილს, სხვა შემთხვევაში კი ვითარდებოდა თავისი ახალი მდგომარეობის თანახმად და წარმოშობდა კანს. მარქსმა ნახ მიზეზიც ასეთი განსხვავებისა დიფერენციაციაში: იმ შემთხვევაში, სადაც მომავალი მედულარული მასალა ვითარდებოდა თავისი წარმოშობის თანახმად, ის თურმე იყო გადანერგილი პირველადი ნაწლავის სახურავთან ერთად. აქედან გამომდინარეობს, რომ მედულარული ფირფიტის განვითარების მიმართულების დეტერმინაცია, განსაზღვრა, დამოკიდებულია პირველადი ნაწლავის სახურავზე, რომელზედაც ნორმალური განვითარების დროს დაყრდნობილია მედულარული ფირფიტა (შეადარე მე-7 ნახატს). პირიქით ექტოდერმა, რომელიც არ განიცდის პირველადი ნაწლავის სახურავის მოქმედებას, განიცდის დიფერენციაციას, როგორც კანი. ამ დასკვნის ნიადაგზე, მარქსმა ჩაატარა კიდევ შემდეგი ექსპერიმენტი: ტრიტონის ჩანასახს, რომელსაც გასტრულაცია ეხლახან დაუმთავრდა, მან ამოსჭრა პირველადი ნაწლა-

ვის სახურავის ნაწილი და გადაუნერგა მეორე ჩანასახს ექტოდერმის ქვეშ. და მართლაც, გადანერგილმა ნაჭერმა გამოიწვია ექტოდერმის იმ ნაწილის გარდაქმნა, რომელიც მას ფარავდა, დამატებით მედულარულ ფირფიტად. მარქსის ეს უკანასკნელი ექსპერიმენტი წარმოადგენს ვარიანტს პირველადი ორგანიზატორის გადანერგვის ცდისას, თუმცა მას მარქსი მიუღდა სხვა მოსაზრებით. ბაუტმანის მონაცემებით ხომ მთელი ორგანიზატორის მასალა წარმოშობს პირველადი ნაწლავის სახურავს, ამიტომ მთელი განსხვავება ერთი მხრით შპემანისა და ჰ. მანჰოლდის ცდებსა და მეორე მხრით, ა. მარქსის ცდებს შორის, მდგომარეობს იმაში, რომ შპემანი და ჰ. მანჰოლდი ნერგავდნენ ორგანიზატორის მასალას მანამდე, ვიდრე ეს მასალა დაიწყებდა ინვაგინაციას ჩანასახის შიგნით, და მარქსი კი ამის შემდეგ.

ორივე მოხსენებულ მასალიდან, როგორც ეტყობა, ის გამომდინარეობს, რომ ამდებიში მედულარული ფირფიტის განვითარება დამოკიდებულია ორგანიზატორის მასალაზე, რომელიც ექტოდერმზე მოქმედობს მაშინ, როდესაც ეს მასალა გასტრულაციის დროს ქვეშ ეგება ექტოდერმს როგორც პირველადი ნაწლავის სახურავი. დეტალური ექსპერიმენტული გამოკვლევებით, რომლებიც ჩაატარეს ლემანმა და ჰილდა მანჰოლდმა, გვიჩვენებს, რომ მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალის თვისებების ცვლილება, რომლის დროსაც მისი განვითარების მიმართულება წინასწარ განსაზღვრული ხდება, სავსებით ზუსტად შეესაბამება იმ დროს, როდესაც პირველადი ნაწლავის სახურავი გასტრულაციის დროს კონტაქტში მოდის მასალის ამათემი მიდამოსთან.

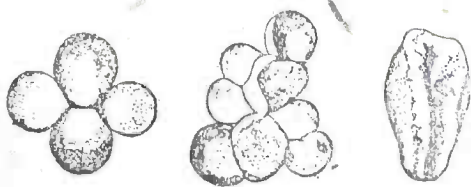
ზემოთ, შპემანის ცდებთან დაკავშირებით, რომლებშიც იგი აბრუნებდა ადრეულ გასტრულის მთელ ზევითა ნახევარს, ჩვენ უკვე მოგვყავდა მისი დასკვნა, რომ ბლასტოზორის ზედა ტუჩიდან, როგორც საორგანიზაციო ცენტრიდან, უკანიდან წინისაკენ, ანიმალური პოლუსის მიმართულებით, ვრცელდება რაღაც გავლენა, რომელიც განსაზღვრავს მედულარული ფირფიტის განვითარებას. როგორც ჩანს, შემდეგმა გამოკვლევებმა გამოარკვია, რომ ეს „გავლენის გავრცელება“ სხვა არაფერია, თუ არა მოძრაობა მეზოდერმალური მასებისა, რომლებიც გასტრულაციის დროს, უკანიდან წინისაკენ მოძრაობით, ქვეშ ეგებიან ჩანასახის ექტოდერმის ყველა ახალ ნაწილს. თვით ორგანიზატორის მოქმედება კი ექტოდერმულ მასალაზე ხდება მხოლოდ მეზოდერმის შრისა და ექტოდერმის შიგნითა ზედაპირის კონტაქტის მომენტში.

როდესაც ორგანიზატორი, პირველადი ნაწლავის სახურავის ფორ-
მით, ინდუქციას უშვრება მედულარულ ფირფიტას, მაშინ ის ინდუქ-
ციას უშვრება თავისაგან რალაც განსხვავებულს, რადგან მედულა-
რული ფირფიტა ნორმალური განვითარების დროს არ ვითარდება
ორგანიზატორის მასალიდან. ასიმილატორული ინდუქციის საწინააღ-
მდეგოდ ჩვენ აქ საქმე გვაქვს ჰეტეროგენიტიურ ინდუქციას-
თან.

მოყვანილი ცდები საკმარისად ნათლად გვიჩვენებენ თუ რამდენად
დიდი შეიძლება იყოს ორგანიზატორის მოქმედება და რა შეუძლია
მას მოგვეცეს დეტერმინაციის პროცესის ახსნისათვის. მაგრამ საიდან
ჩნდება ეს ორგანიზატორი? უკვე მოყვანილი ცდებიდან ჩანს, რომ
თვით ორგანიზატორის განვითარების საერთო მიმართულება უკვე
განსაზღვრულია გასტრულაციის დასაწყისში. არის მთელი რიგი
ექსპერიმენტები, რომლებიც ამტკიცებენ, რომ ორგანიზატორი, რო-
გორც ჩანასახის განსაკუთრებული ნაწილი, არსებობს კიდევ უფრო
ადრე, არა მარტო ბლასტულაში, არამედ კვერცხის დაყოფის
დაწყებაშივე. ერთხელ კიდევ დავუბრუნდეთ ორი პირველი
ბლასტომერის გამოცალკევების ცდებს ტრიტონებში. ჩვენ უკვე აღვ-
ნიშნეთ, რომ ამ ცდების დროს მიღებულია ორი ტიპის შედეგი.
ზოგჯერ ყოველი ორი ბლასტომერიდან ვითარდება მთელი ჩანასახი,
ზოგჯერ კი ორ ბლასტომერთაგან მხოლოდ ერთი ანვითარებს ჩა-
ნასახს, მეორე ბლასტომერი კი წარმოშობს დეფექტურ ჩანასახს,
რომელიც მოკლებულია ყველა ღერძული ორგანოს და, რომელიც შედ-
გება ენტოდერმული მასიდან, ექტოდერმულ საფარიდან და ცოტა-
ოდენი არასეგმენტირებული მეზოდერმიდან. შედეგების განსხვავება
სულ ადვილად აიხსნება. ორი ბლასტომერის სტადიაში ვიტალური
შედების გამოყენებით, ფოტმა გამოარკვია, რომ კვერცხის პირველი
გაყოფის სიბრტყე არ იმყოფება რაიმე კვშირში მომავალი ჩანასა-
ხის სიმეტრიის სიბრტყესთან, მაგრამ შეუძლია გაიაროს კვერცხის
ყოველ მერიდიანზე. ამის გამო პირველი გაყოფის სიბრტყეს შეუძ-
ლია ორად გაყოს მასალა, რომელიც შემდეგში გახდება ორგანიზა-
ციულ ცენტრად (თუ სიბრტყე გაივლის კვერცხის სწორედ ამ მიდა-
მოში). მაშინ პირველი ორი ბლასტომერიდან თითოეული ღებულობს
მომავალი ორგანიზაციონული ცენტრის მასალის ნაწილს. გაყოფის
სიბრტყეს მეორე მხრიდან შეუძლია ისე გაიაროს, რომ მთელი მასა-
ლა საორგანიზატორო ცენტრისა მხოლოდ ერთ ბლასტომერში მო-
ყვეს და მეორე ბლასტომერი ამ მასალას სრულიად მოკლებული
იქნება. თუ ორგანიზაციული ცენტრი უკვე წინასწარ არის განსაზ-

ღვრული დაყოფის დაწყებამდე, მაშინ დაყოფის სიბრტყის მიმართულუ-
ლებასთან დაკავშირებით შეიძლება სხვადასხვა შედეგის მოღება და
სახელდობრ იმ შედეგებისა, რომლებიც სინამდვილეში აღინიშნება:
პირველ შემთხვევაში ორივე ბლასტომერი წარმოშობს მთლიან ჩანა-
სახებს და მეორე შემთხვევაში მთლიან ჩანასახს წარმოშობს ერთი
ბლასტომერი, და სახელდობრ ის, რომელმაც გაყოფის დროს მიიღო
ორგანიზაციული ცენტრის მთელი მასალა.

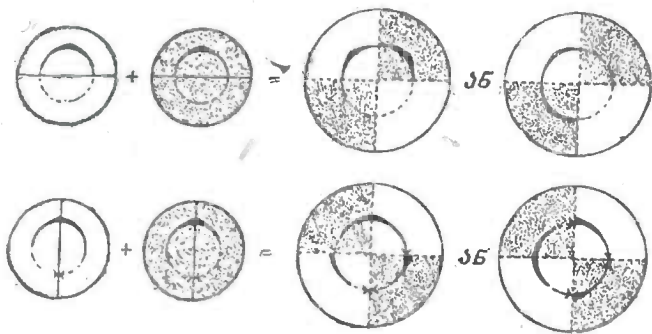
ასეთივე დასკვნა შეიძლება გაკეთდეს კიდევ ერთი ექსპერიმენტი-
დან, რომელიც შესრულებული იყო ო. მანჰოლდის მიერ. მან
მოახერხა და ერთმანეთს შეაზარდა ტრიტონის ორი კვერცხი, ორი
ბლასტომერების სტადიაში მყოფი. თუ ტრიტონის კვერცხს განვათა-
ვისუფლებთ ყველა გარსებისაგან, მაშინ ორი ბლასტომერი, რომლებ-
ზედაც იყოფა კვერცხი, არ რჩება მჭიდროდ ერთმანეთზე მიღებული,
როგორც ნორმალური განვითარების დროს, მაგრამ ყოველი ბლას-
ტომერები მრავალდება და რჩება შეერთებული მეორე ბლასტომერ-
თან ვიწრო ხიდაკით. ამ მომენტში მანჰოლდი დებდა ორ ჩანა-
სახს ერთი მეორეზე ჯვარედინად (ნახ. 29). ჩანასახები ერთმანეთს
ეხორცებოდნენ და ჰქმნიდნენ ერთ ჩანასახს, ორჯერ დიდს. თუ კვლავ



ნახ. 29. ორი ბლასტომერის სტადიაში მყოფი ორი კვერ-
ცხის ჯვარედინად შეერთების შედეგად ერთი ჩანასა-
ხის წარმოშობა. მ ა ო ც ხ ნ ი ვ — ოპერაციის მომენტი.
ც ე ნ ტ რ შ ი — ყოველი ბლასტომერი ერთხელ გაიყო.
მ ა რ ჯ ვ ნ ი ვ — ვეებეროელა ნეირულა, რომელიც ვან-
ვითარდა შერწყმის შედეგად.

დაუშვებთ რომ ორგანიზაციული ცენტრი უკვე წინასწარ განსაზღვრუ-
ლია დაყოფის დაწყებამდე და თუ მივიღებთ მხედველობაში, რომ
კვერცხის გაყოფა ორ ბლასტომერზე შეიძლება მოხდეს სხვადასხვა
სიბრტყეში, მაშინ ამ ცდებში შეიძლება მოლოდინი სხვადასხვა შედეგე-
ბისა. სქემაზე (ნახ. 30) მოყვანილია სხვადასხვანაირი კომბინაციები,
რომლების მოლოდინიც შეიძლება მანჰოლდის ექსპერიმენტში.
სიმარტივისათვის აქ მიღებულია მხედველობაში მხოლოდ ორი შე-
საძლებელი სიბრტყე, რომლებშიაც გაივლის კვერცხის პირველი გა-

ყოფა, და სახელდობრ: სიბრტყე, რომელიც ყოფს ორგანიზატორს ორ თანასწორ ნახევრად, და სიბრტყე, რომელიც ყოფს კვერცხს იმ ბლასტომერად, რომელიც შეიცავს ორგანიზატორის მთელ მასალას, და ბლასტომერად, რომელიც სრულიად მოკლებულია ორგანიზატორს. თუ შეერთებულია ორი კვერცხი, რომლებშიც საორგანიზატორო ცენტრი განაწილებულია ორ ბლასტომერს შორის, მაშინ შეერთებულ ჩანასახში იქნება საორგანიზატორო ცენტრის 4 ცალკეული ნახევარი და შეიძლება მოლოდინი, რომ განვითარდება ღერძული ორგანოების 4 სისტემა, თუმცა შეიძლება უფრო მოველოდეთ მალოლოდ 3 სისტემის განვითარებას, რადგან ორგანიზაციული ცენტრის ნახევრიდან ორი აუცილებლად უნდა მოჰყვეს ერთმანეთის მეზობლად და შეუძლიანთ შეერთდნენ ერთად (ნახ. 30). სხვა კომბინაციების დროს შეიძლება მოლოდინი გვექონდეს ღერძული ორგანოების ორი



ნახ. 30. სქემა, რომელიც გვიჩვენებს ორი ბლასტომერის სტადიაზე ორი კვერცხის შერწყმის შედეგებს.

ბლასტომერის მომავალი ზედა ტუჩის ჰოე გამოსახულია შავი ნახევარმთვარესავით. ზ ე მ ო თ — ისეთი მდგომარეობა, როდესაც კვერცხის პირველი გაყოფით ცალკეედებიან ორივე კვერცხის ზურგისა და მუცლის ნახევრები. ქ ვ ე მ ო თ — ისეთი მდგომარეობა, როდესაც პირველი გაყოფით თითოეულ კვერცხში ცალკეედებიან მარჯვენა და მარცხენა ნახევრები.

სისტემის მიღებისა ან ერთისა, თუკი ორივე ჩანასახში საორგანიზაციო ცენტრები არ იყვნენ დაყოფილი ნაწილებად და თუ შეზრდის შემდეგ ორივე ცენტრი აღმოჩნდა ერთად, ან თუ ერთი მთლიანი ორგანიზაციული ცენტრის ორივე მხარეზე აღმოჩნდა თითო ნახევარი, რომლებიც მას შეუერთდნენ. ყველა ეს კომბინაცია მართლაც განხორციელდა და მანჰოლდის ცდაში წარმოიშვნენ ორგანოების

ჩანასახები ერთი, ორი, სამი და ოთხი ღერძული სისტემით. ეს გვიჩვენებს, რომ გამოსავალი ვარაუდი იყო სწორი, ე. ი. რომ ჯერ კიდევ კვერცხის პირველ გაყოფამდე მასში არის მიდამო, განსხვავებული თავისი თვისებებით კვერცხის ყვილა დანარჩენ ნაწილისაგან და რომ ეს მიდამო შემდეგში ხდება ორგანიზაციულ ცენტრად.

ამავე დროს ის შემთხვევები, რომლებშიც მანჭოლდმა მიიღო ორი შეზრდილი კვერცხიდან ერთი მთელი ჩანასახი ღერძული ორგანოების მთლიანი სისტემით, ერთი ქორდით, ერთი ტკინოვანი ლულით და სხვა, ამტკიცებენ, რომ თუმცა კვერცხში არის განსაზღვრული, სხვა მიდამოსაგან განსხვავებული მიდამოები, მაგრამ ეს არ არის კიდევ ნასახები რომელიმე ორგანოებისა. თუ ორი ორგანიზაციული ცენტრი ღერძული ორგანოების ერთ ცენტრად ერთდება და ღერძული ორგანოების მთლიან სისტემას წარმოშობს, მაშინ ამასთან ერთად ცალკეული ნაწილების განვითარებამ ყოველი ორგანიზატორის ფარგლებში არსებითად უნდა გადაუხვიოს ამ ნაწილების ნორმალურ განვითარებას, იმისათვის, რომ ორი ქორდის მაგივრად წარმოიშვას ერთი ქორდა და ოთხი რიგი სომიტების მაგივრად წარმოიშვას მხოლოდ ორი რიგი.

მართლაც არის საფუძველი ვიფიქროთ, რომ განვითარების უფრო გვიან სტადიებშიც, ქორდა-მეზოდერმის და კერძოდ ორგანიზატორის მასალა ჯერ კიდევ არ არის დეტერმინირებული გარკვეული ორგანოების წარმოსაშობად (ქორდის, სომიტების, თირკმლის მილაკებისა და სხვა). ეს ჩანს უკვე ზოგიერთი ზემომოყვანილი ცდებიდან. მაგალითად, მეიერიის ცდებიდან, რომლებშიც ბლასტოზორის ზედა ტუჩის ნახევარმა, ადრეული გასტრულის სტადიაში მყოფმა, წარმოშვა ღერძული ორგანოების სიმეტრიული სისტემა. სხვა ექსპერიმენტებში ორგანიზატორის მასალის განვითარებას ემჩნეოდა კიდევ უფრო დიდი ცვლილებები. კიდურული ზონის ძლიერ დიდი ნაწილების ამოჭრის დროს, რომლებიც გარს ეხვევიან თითქმის მთლიანად მომავალი ქორდის მთელ მასალას, შესაძლებელია ზოგჯერ მთლიანი აღდგენა მიყენებული დეფექტისა და წარმოშობა ნორმალური ჩანასახისა. ეს იმას ამტკიცებს, რომ ორგანოების მთლიანი ნასახები განაპირა ზონის ფარგლებში შეიძლება შეიცვალნენ სხვა მასალით და რომ ამ მასალას, მაშასადამე, აქვს უნარი წარმოშვას არა ის, რასაც წარმოშობს ნორმალური განვითარების დროს. შესაფერისი პირობების დროს განაპირა ზონის მასალას აქვს უნარი წარმოშვას მარტო მეზოდერმული ორგანოები კი არა, არამედ ექტოდერმული ორგანოებიც. ზემოთ ჩვენ უკვე აღნიშნული გვექონდა, რომ

ნაკრები, რომლებიც აღებულია კიდური ზონიდან ბლასტოპორის ქვედა ტუჩის მიდამოში და აგრეთვე პატარა ნაკრები, აღებულია ნაპირა ზონის სხვა ნაწილებიდან, ექტოდერმის მიდამოში გადანერგვის დროს, ზოგჯერ, წარმოშობენ კანს და ტვინოვან ქსოვილს. ფოკტმა და მისმა მოწაფემ ქალმა ბრუნსმა აწარმოეს კიდევ ასეთი ცდაც: ჩანასახს ბლასტულის სტადიაში მათ მოსჭრეს თითქმის მთელი მისი ანიმალური ნაწილი. ასეთი ოპერაციის შემდეგ ჭრილობის ნაპირები ყველა მხრიდან უახლოვდებოდნენ ყოფილ ანიმალურ პოლუსს და ბოლოსდაბოლოს გადაეფარებოდნენ ხოლმე ამოკრილ ხერელს. შემდეგში ასეთი ჩანასახების განვითარება ცოტად თუ ბევრად ნორმალურად მიმდინარეობდა. მათი და ყველა ორგანო ისახებოდა ცოტად თუ ბევრად ნორმალურ პროპორციებში. მაგრამ რადგან მომავალი ექტოდერმის თითქმის მთელი მასალა ამოკრილი იყო ჯერ კიდევ ბლასტულის სტადიაში, ამიტომ ნორმალური ჩანასახის განვითარება შეიძლება მომხდარიყო მხოლოდ იმის ხარჯზე, რომ კიდურის ზონის ნაწილები გარდაიქმნებოდა ექტოდერმად, და ამგვარად იჭერდა ექტოდერმული მასალის დანაკლისის ადვილს და შემდეგ კიდური ზონის ეს ნაწილები განიცდიდნენ დიფერენციაციას, როგორც მედულარული ფირფიტა, როგორც კანის ეპითელიუმი და აგრეთვე წარმოშვეს სხვა ექტოდერმული ორგანოებიც. კიდური ზონის მასალის გარდაქმნა ექტოდერმად კონტროლირებული იყო უშუალოდ კიდური ზონის ნაწილების ვიტალური შეღებვის მეთოდით.

შპემანიისა და მანპოლდის ექსპერიმენტები ტრიტონის ორი პირველი ბლასტომერის იზოლიაციასა და შეხორცებაზე გვაძლევს შესაძლებლობას თვალყური ვადევნოთ მომავალ საორგანიზაციო ცენტრს განაყოფიერებული კვერცხის პირველი გაყოფის სტადიამდე. აქედან ადვილია დასკვნის გამოტანა, რომ განაყოფიერების შემდეგ კვერცხში მაშინვე არსებობს განსაკუთრებული, სხვა ნაწილებისაგან განსხვავებული, ნაწილი, რომელიც წარმოადგენს მომავალ საორგანიზაციო ცენტრს, და ამასთან ერთად განსაზღვრავს ჩანასახის ზურგის მხარესა და მის მედიალურ შუა სიბრტყეს. ეს მით უფრო შესაძლებელია, რომ კვერცხში უშუალოდ განაყოფიერების შემდეგ მომავალი ორგანიზაციული ცენტრის არეში ხდება დამახასიათებელი ცვლილებები, რომლებიც გამოიხატებიან „რუხი ნახევარმთვარის წარმოშობაში“, რომელზედაც ლაპარაკი იყო ამლიბიების კვერცხების ნორმალური განვითარების აღწერის დროს. მაგრამ თუ ორგანიზატორი არსებობს მაშინვე განაყოფიერების შემდეგ, მაშინ ხომ არ არსებობს იგი აგრეთვე განაყოფიერებამდე? ვ. რუ, და

აგრეთვე კიდევ ზოგიერთი სხვა მკვლევარი ცდილობდნენ დაემტკიცებინათ, რომ ჩანასახის მედიალური სიბრტყისა და მასთან ერთად რუხი ნახევარმთვარის მდებარეობას განსაზღვრავს კვერცხში სპერმატოზოიდის შეჭრის ადგილი. ამ მკვლევარების მონაცემებით, რუხი ნახევარმთვარე წარმოიშობა კვერცხში სპერმატოზოიდების შესვლის მოპირდაპირე მხარეზე. კვერცხზე გარკვეულ ადგილას სპერმის მოთავსებით ცდილობდნენ ნებისმიერად გამოერკვიათ სპერმატოზოიდის შეჭრის ადგილი და მასთან ერთად რუხი ნახევარმთვარის წარმოშობის ადგილიც. ამ ცდების შედეგები თითქოს კიდევაც დადებითი იყო. მაგრამ ბანკის, ფოგტის მოწაფის, უტრო გვიანმა და ზუსტმა გამოკვლევებმა ეს მომენტები არ დაადასტურა. ბანკი ვიტალური შედეგებით იმ ადგილს აღნიშნავდა, საიდანაც შედიოდა სპერმატოზოიდი, და აღნიშნულ ადგილს ადარებს იმ ადგილს, სადაც ჩნდებოდა ბლასტოპორის ზედატუჩი. ამ ორ პუნქტს შორის მან ვერ ნახა ვერავითარი კავშირი. ამას გარდა, ბევრ კულიან ამფიბიაში განაყოფიერების დროს კვერცხში იჭრება ერთდროულად არა ერთი, არამედ რამდენიმე სპერმატოზოიდი, რომლებიც კვერცხში შედიან სხვადასხვა მხრიდან. ამიტომ სპერმატოზოიდის შეჭრის ადგილს აქ არ შეუძლია განსაზღვროს ორგანიზაციული ცენტრის მდებარეობა.

დასასრულ, როცა ამფიბიის კვერცხს ხელოვნურად ალაგზნებენ განვითარებისათვის (ეს მოახერხა ბოტაიონმა), კვერცხში საერთოდ არ შედის არც ერთი სპერმატოზოიდი; ამის მიუხედავად ორგანიზაციული ცენტრი და ჩანასახის სიმეტრიული სიბრტყე წარმოიშობა ისე, როგორც ნორმალური განვითარების დროს, სპერმატოზოიდის მოქმედება ბოტაიონმა შეცვალა წვრილი ნემსის ჩხვლევით, მაგრამ ჩხვლეტის ადგილსა და ჩანასახის მედიალურ სიბრტყეს (და აგრეთვე საორგანიზაციო ცენტრს) შორის აგრეთვე არ ემჩნეოდა არავითარი შესაბამობა. ყველაფერი ეს შესაძლებლად ხდის იმ ვარაუდს, რომ ჩანასახის ორგანიზაციული ცენტრი აღინიშნება კვერცხში განაყოფიერებამდეც, რომ ჩანასახი ღებულობს თავის ორგანიზაციულ ცენტრს ისევე, როგორც იგი ღებულობს ანიმალურ და ვეგეტატიურ პოლუსებს, ე. ი. რომ ყველაფერი ეს წარმოადგენს თავისთავად კვერცხის დასაბამი სტრუქტურის შემადგენელ ნაწილებს, რომლებიც წარმოიშობიან ჯერ კიდევ სასქესო უჯრედების მომზადების დროს დედის ორგანიზმში.

ორგანიზაციული ცენტრი შპემანმა აღმოაჩინა ყველაზე უწინ კულიანი ამფიბიების ჩანასახებში. რამდენიმე წლის განმავლობაში

არ იყო ცნობილი, წარმოდგენენ თუ არა საორგანიზაციო ცენტრები მხოლოდ კუდიანი ამფიბიების სპეციალურ დამახასიათებელს, თუ ისინი არსებობენ აგრეთვე სხვა ცხოველების განვითარების დროსაც. სრულიად გასაგებია, როგორი დიდი მნიშვნელობა აქვს ამას შემანის აღმოჩენის შეფასებისათვის, აღამიანს იმდენად კუდიანი ამფიბიების განვითარება არ აინტერესებს, რამდენადაც გაგება ყველა ორგანიზმის განვითარების საერთო კანონზომიერებისა, კერძოდ ცხოველთა ორგანიზმებისა და საკუთარი სხეულის განვითარების კანონზომიერებისა. მაგრამ რადგან აღამიანის ჩანასახებზე ექსპერიმენტების წარმოება დაუშვებელია, ამიტომ აღამიანის ჩანასახოვანი განვითარების კანონზომიერების შესახებ გამოგვაქვს დასკვნა უმთავრესად იმ გამოკვლევების საფუძველზე, რომლებიც ნაწარმოები იყო ცხოველებზე და რომლებიც აწესებენ ინდივიდის განვითარების საერთო კანონზომიერებას.

სხვა ცხოველებზე დეტერმინაციის გამოკვლევების გაფართოების დროს, კუდიანი ამფიბიების გარდა, მოგვიხდა გადალახვა მთელი რიგი სხვადასხვანაირი ტექნიკური სიძნელეებისა სხვადასხვა ცხოველებში. „ორგანიზატორზე“ წარმოდგენის გავრცელება მარტო უკულო ამფიბიებზე, ბაყაყებსა და გომბეშოზე, ერთბაშად ვერ მოხდა. ბრაშე, რომელმაც სპეციალურად შეისწავლა ბაყაყების კვერცხების განვითარება, დიდი ხნის განმავლობაში იცავდა იმ აზრს, რომ ბაყაყის კვერცხში ცალკეული ორგანოების ნასახები დეტერმინებულია უფრო ადრე, ვიდრე კუდიან ამფიბიებში, ბევრად უფრო ადრე გასტრულაციამდე, უკვე ახლად განაყოფიერებული კვერცხის სტადიაში.

ბრაშემ არ იცოდა როგორაა საჭირო ადრეული ჩანასახის ნაწილების გადანერგვის წარმოება და ამიტომაც თავის შეხედულებებს ასაბუთებდა სხვაგვარი ექსპერიმენტებით. იგი სწავდა გაცხელებული ნემსით ადრეული ჩანასახის ნაწილებს; ასეთი დაზიანებების შემდეგ განვითარებულ ჩანასახებში პოულობდა სხვადასხვა სახის დეფექტებს. იმასთან დაკავშირებით, თუ კვერცხის ან ადრეული ჩანასახის რომელ ნაწილს ეხებოდა გაცხელებული ნემსი, განვითარების უფრო გვიან სტადიებში ჩანასახს აკლდა ესა თუ ის ორგანოები. ბრაშემ ახსნა თავის ცდების ასეთი შედეგი იმით, რომ ჯერ კიდევ გასტრულაციამდე ბაყაყის კვერცხში უკვე სრულად დეტერმინირებული არიან ცალკეული ორგანოების ნასახები და რადგან ასეა, ორგანიზაციული ცენტრის მოქმედებისათვის არ რჩება ადგილი და შპემანის მიერ აღმოჩენილი ორგანიზაციული ცენტრი უნდა იყოს განვითარების თავისებურება მხოლოდამხოლოდ კუდიანი ამფიბიებისა. მაგრამ

ბრაშეს ცდებს შეიძლება გავუწიოთ სერიოზული წინააღმდეგობა. იმის ნაშრომების მეთოდის გამო სრულიად შეუძლებელია გამოკვება: იმიტომ აკლია ჩანასახს ზოგიერთი ორგანო, რომ მათი ნასახები იყვნენ უკვე დეტერმინირებულნი და ეს დეტერმინირებული ნასახები მოისპო, თუ მხოლოდ იმიტომ, რომ მოწვა ტოვებდა გარკვეული ორგანოების ადგილას ჭრილობას, რომელიც ძლიერ დიდხანს არ ხორცდებოდა და, რასაკვირველია, არ აძლევდა განვითარების საშუალებას სათანადო ორგანოს. ამიტომ აუცილებელი იყო გამოკვლევა ბაყაყის განვითარებისა, ემბრიონალური ტრანსპლანტაციის იმავე მეთოდებით, რომელი მეთოდებდაც იყო გამოკვლეული ტრიტონის განვითარება.

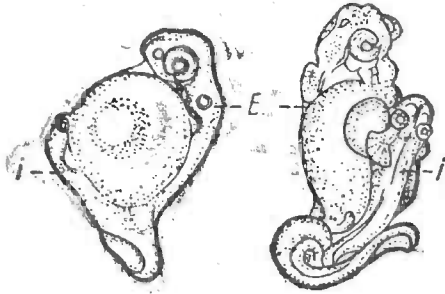
მთავარ დაბრკოლებებს ამ გამოკვლევის დროს წარმოადგენდა ბაყაყის კვერცხების გარსები, რომლებიც ძლიერ ძნელი მოსაშორებელი არიან. მაგრამ დროთა განმავლობაში, ვისწავლეთ როგორ უნდა გაკეთდეს ეს და ბაყაყის კვერცხებზე იყო განმეორებული ყველა ის ცდა, რომელთა საშუალებით იყო აღმოჩენილი ტრიტონებში ორგანიზაციული ცენტრი. გ. შმიდტმა შექმანის ლაბორატორიაში მუშაობის დროს დაამტკიცა, რომ ბაყაყის კვერცხის ორი პირველი ბლასტომერი თმის შემოჭირებით რომ გაეყოთ თითოეული ბლასტომერიდან შეიძლება მივიღოთ მთლიანი ჩანასახის განვითარება. უკვე ეს ცდა გამოთიშავდა იმ, ძლიერ ადრეული დეტერმინაციის შესაძლებლობას, რომელსაც ამტკიცებდა ბ რ ა შ ე. შ კ ე მ ა ნ ის მეორე მოწაფემ, შოტემ, ბაყაყების ჩანასახებზე აწარმოვა, გადაუნერგვა. მან გადაუნერგა ჩანასახს ბლასტულის სტადიაში, ბლასტობორის ზედა ტუჩი, რომელიც აღებული იყო მეორე ჩანასახიდან. მან მიიღო ინდუქცია დამატებითი სისტემის ღერძული ორგანოებისა (მედულარული ფირფიტის, სომიტებისა და სხვ.)— არსებითად მთელი დამატებითი ჩანასახი (ნახ. 31).



ნახ. 31. დამატებითი ჩანასახის (i) ინდუქცია ბაყაყში.

თევზებში ორგანიზაციული ცენტრის არსებობა დამტკიცებული იყო, ერთის მხრით, ოპენჰაიმერისა და მეორე მხრით ვ. ლუტერის მიერ, რომლებმაც აწარმოვეს განსაკუთრებულად ბევრი სხვადასხვა ცდა ამ ცხოველებზე. თევზებზე ოპერაციის მთავარ სიძნელეს ის წარმოადგენს, რომ მათს კვერცხებს მგზარი გარსი აქვს, მაშინ როდესაც თვით ჩანასახი არის ძლიერ ნაზი (რაც შედეგია დი-

დი რაოდენობის ყვითრის არსებობისა). ლუტერმა გამოჭრა მაკრატლით ფანჯრები კვერცხის მაგარ გარსში, და ჩანასახზე ჩატარებული ოპერაციის შემდეგ, ასხამდა მთელ კვერცხს ქელატინის ხსნარს. ქელატინი მაგრდებოდა და ჩანასახს უწყვედა გარსის მაგიერობას. ასეთი სიფრთხილის დაცვით ლუტერმა მოახერხა წარმოება ბლასტულისა და გასტრულის სტადიაზე მყოფი ჩანასახის ნაწილების გადანერგვისა და დადასტურება, რომ აქაც არსებობს ორგანიზაციული ცენტრი, რომელიც წარმოდგენილია ბლასტოპორის ზედა ტუჩით, და უფრო გვიან პირველადი ნაწლავის ქორდულ-მეზოდერმული სახურავით. ორგანიზატორის ნაჭრების მეორე ადგილას გადანერგვის დროს ოპენჰაიმერმა და ლუტერმა მოახერხეს ინდუცირება „დამატებითი ჩანასახისა“, რომლებიც წარმატებით შემთხვევებში ცოტათი განსხვავდებოდნენ ნორმალური ჩანასახებისაგან (ნახ. 32).



ნახ. 32. თევზის დამატებითი ჩანასახის ინდუქცია. ოპერირებულ ჩანასახის ორი ერთმანეთის მომდევნო სტადია. E—ძირითადი ჩანასახი, i—ინდუცირებული დამატებითი ჩანასახი.

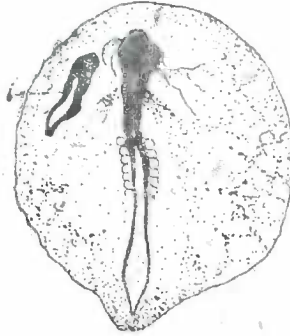
ფრანგელებში უკვე დიდი ხანია აკეთებდნენ ჩანასახის ცალკეული ნაწილების გადატანის ცდებს. კვერცხის მაგარ ხეჯოზე მოქმედობდნენ ასე: მასში ამოჭრიდნენ კვადრატულ ფანჯარას და ოპერაციის შემდეგ ხერელს ხურავენ ხეჯოს ნაჭერით და გარედან აწებებენ გამდნარი პარაფინით. ამ გზით ოპერირებულ ჩანასახისათვის აღდგენდნენ განვითარების ნორმალურ პირობებს. იმის მაგივრად, რომ ხერელი დაიხუროს ხეჯოს ნაჭერით, ხერელის დახურვა შეიძლება აგრეთვე შუშის ფირფიტით, რომ შესაძლებელი იქნეს შემდეგი განვითარების დაკვირვება ოპერირებული (ან ნორმალური) ჩანასახისა. მაგრამ ასე-

თი ტექნიკით, როგორც გამოიჩვენა, შეუძლებელია ნაწილების გადანერგვის წარმოება განვითარების ძლიერ ადრეულ სტადიებში; მაგრამ იმავე დროს ორგანიზაციური ცენტრის შესასწავლად აუცილებელია ოპერაციების წარმოება, სახელდობრ ადრეულ სტადიებში. წარმატებები ამ მიმართულებით იყო მიღწეული მხოლოდ მაშინ, როდესაც აღმოჩენილი იყო ახალი მეთოდთა ფრინველების ჩანასახების ოპერაციებისათვის. ფრინველის ჩანასახზე კრუხად ჯდომის პირველ დღეებში, ვითარდება თხელი ფირფიტის სახით, რომელიც გაშლილია ყვითრის ზედაპირზე. ფრინველის ჩანასახზე ექსპერიმენტის წარმოების ახალი ტექნიკა ვო დ ი ნ გ ტ ო ნ ი ს მიერ დამუშავებული, იმაში მდგომარეობს, რომ ამ ფირფიტას, რომელიც წარმოადგენს თავისთავად ახალგაზრდა ჩანასახს (ბლასტოდერმს), მთლიანად მოაშორებენ ხოლმე კვერცხს და სდებენ საათის შუშაზე, სადაც სწარმოებს შემდეგი განვითარება. ჩანასახის განვითარებისათვის გარემოდ ვო დ ი ნ გ ტ ო ნ ი მა გამოიყენა ნარევი ქათმის სისხლის პლაზმისა და ქათმის ჩანასახების ექსტრაქტისა. სისხლის პლაზმამ წარმოშვა შენადედი, რომლის ზედაპირზე ვო დ ი ნ გ ტ ო ნ ი შლიდა კვერცხიდან ამოღებულ ბლასტოდერმს. საათის შუშაზე არ ხერხდება ჩანასახის ზრდა დიდი ხნის განმავლობაში, მაგრამ მაინც განვითარება ხდება რამდენიმე დღის განმავლობაში, და ეს საკმარისია, იმისათვის, რომ თვალყური ვადევნოთ ჩანასახის ძირითადი ორგანოების ინდექციას, და რაც მთავარია, ამ პირობებში საკმარისად ადვილად ხერხდება ჩანასახებში ორგანოების სხვადასხვა ნასახების გადანერგვის წარმოება.

თვით განვითარება ფრინველებისა ძლიერ განსხვავდება ამფიბიების განვითარებისაგან, მათს კვერცხებში დიდი რაოდენობით ყვითრის არსებობის გამო: მათ არ აქვთ ნამდვილი ბლასტოპორი მისი ტუჩებით, მაგრამ ქორდა და მეზოდერმა უვითარდება იმ ნასახიდან, რომელსაც ეწოდება პირველადი ზოლი. პირველადი ზოლის ნაჭრების გადანერგვისას ერთი ჩანასახიდან მეორეზე ვო დ ი ნ გ ტ ო ნ ი მა მიიღო ინდექცია „დამატებითი ჩანასახისა“ რომელიც შედგებოდა ტვინოვანი ლულისგან, ქორდისა და მეზოდერმისაგან. ამრიგად, ფრინველებშიც ქორდ-მეზოდერმის ნასახი იჩენს „ორგანიზაციული ცენტრის“ თვისებას (ნახ. 33).

კიდევ უფრო ძნელია მიკროქირურგიული ოპერაციების წარმოება ძუძუმწოვრების ჩანასახებზე. მაგრამ გამოიჩვენა, რომ იმათთვის გამოსადეგია ვა დ ი ნ გ ტ ო ნ ი ს მიერ დამუშავებული მეთოდთა—ჩანასახის კულტივირება საათის შუშაზე, საექსპერიმენტო მასალად ძუძუმწოვარებზე ვა დ ი ნ გ ტ ო ნ ი მა გამოიყენა შინაური კურდღლის

ჩანასახი, როდესაც შინაური კურდღლის ჩანასახს გადაუნერგია მეორე კურდღლის ან წიწილის ჩანასახიდან პირველადი ზოლის ნაჭერი, მან მიიღო ინდუქცია ღერძული ორგანოებისა (ტვინოვანი ლულის ინდუქცია მაინც). ამრიგად ძუძუმწოვრებშიც ქორდ-მეზოდერ-



ნახ. 33. ფრინველის დამატებითი ჩანასახის (i) ინდუქცია.

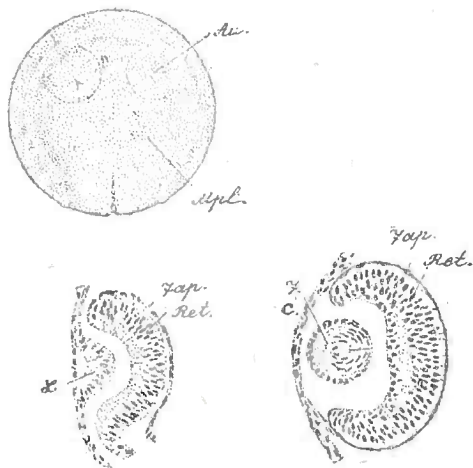
მის ნასახს აქვს უნარი ღერძული ორგანოების ინდუქცირებისა.

მიღებული მონაცემები გვარწმუნებს, რომ „საორგანიზაციო ცენტრი“ არსებობს ყველა ჯგუფის ხერხემლიანის ჩანასახებში. ეჭვი არ არის, რომ ეს ცენტრი ადამიანის ჩანასახის განვითარებისასაც არის. ალბათ, შესაფერისი მეთოდიკის (მაგ. კვერცხის ხელოვნური განაყოფიერება ორგანიზმის გარეშე და ჩანასახის გაზრდა ბლასტომერის სტადიის წარმოშობამდე) დამუშავებით შესაძლებელი იქნებოდა ამის დამტკიცება ექსპერიმენტალურადაც.

თუ ამგვარად, ინდუქციის გავლენა ფართოდაა გავრცელებული ხერხემლიანი ცხოველების სხვადასხვა ჯგუფთა შორის, მაშინ მეორე მხრივ, ყოველი ცხოველის განვითარებაშიც ცალკე, იგი არ განისაზღვრება პირველადი ორგანიზატორის მოქმედებით. ინდუქციის უნარი აქვს არა მარტო პირველად ორგანიზატორს, არაშედ აგრეთვე ჩანასახის სხვა ბევრ ნაწილსაც.

სხვაზე ადრე (პირველად ორგანიზატორზე ადრეცკი) იყო აღმოჩენილი ინდუქციის პროცესი ხერხემლიანების თვალის განვითარებაში, კერძოდ ამფიბიებში. ხერხემლიანი ჩანასახის განვითარების აღწერის დროს, ჩვენ აღვნიშნეთ, რომ თვალი შედგება ორი ნასახისგან, რომელთაც სულ სხვადასხვა წარმოშობა აქვთ. ტვინოვანი ლულის კედლიდან წარმოიშობა თვალის ფიალა, კანის ექტოდერმიდან კი იმ ადგილას, სადაც თვალის ფიალა უახლოვდება კანს, წარ-

შოიშობა ბროლი (იხ. სურ. 34). ის, რომ სხედასხვა მასალიდან წარმოშობილი თვალის ფიალა და ბროლი ყოველთვის ერთმანეთის გვერდით არიან, და ის, რომ ბროლი იწყებს განვითარებას სახელდობრ



ნახ. 34. ამფიბიის თვალის განვითარება

ზემოთ აღრეული ნეირულა მედულარული ფირფიტით (Mpl), რომელზედაც აღნიშნულია თვალის მდებარეობა (Au) ქვემოთ განვითარების ორ, ერთმანეთის მომდევნო სტადიაზე მყოფი თვალის ანათალები. მარცხით — თვალის ბუშტი თვალის ორსრიან ფიალად ქცეულა, ჩნდება ბროლი. მარჯვით — თვალის კაკალი ჩამოყალიბებულია ბროლში; განვითარებულია ბოჭკოვანი ბირთვოვ, გაჩნდა რქოვანი (C). Ret — ბადურა; Pap — პიგმენტის გარსი; L — ბროლი.

შაშინ, როდესაც თვალის ფიალა ეხება კანს, გვაფიქრებინებს, რომ თვალის ფიალის განვითარებასა და ბროლის განვითარებას შორის არის მიზეზობრივი კავშირი. ასეთი ფიქრის შესამოწმებლად შპე-მანი აღრეულ ჩანასახს აშორებდა თვალის ნასახს, სახელდობრ, თვალის ფიალის ნასახს. შედეგად ამისა თვალის კაკალი ოპერაციის მხარეზე აღარ იყო ხოლმე, მაგრამ ამასთან ერთად აღარ იყო ბროლიც, რომლის მასალა სრულიად არ ყოფილა ამოკვეთილი. ალბათ თვალის ფიალის არსებობა აუცილებელია ბროლის განვითარებისათვის. ცდებმა გვიჩვენა, რომ ბროლის განვითარებლობას თვალის მარტო მთლიანი მოშორება კი არ იწვევს, არამედ ბროლი არ ვი-

თარღება მაშინაც, როდესაც თვალის წანაზარდი, რომელიც ზიანდება ოპერაციის დროს, არ აღწევს კანის ეპითელს და მათ შორის რჩება შემაერთებელქსოვილოვანი შრე. ალბათ არა მარტო არსებობა, არამედ სახელდობრ შეხება თვალისა კანთან აუცილებელია ბროლის განვითარებისათვის. თუ თვალის ფიალის მოშორება იწვევს ბროლის უარსებობას, მაშინ, მეორე მხრით, ბროლის განვითარება შეიძლება იყოს გამოწვეული არანორმალური მისალიდანაც, თუ მას მოვიყვანთ კონტაქტში თვალის ფიალასთან. ეს შეიძლება გაკეთდეს ორი წესით: თვალის ფიალის ზემოთ კანის ეპითელის ნაჭერის გადატანით ამოჭრილი ეპითელის ნაცვლად, რომელიც ნორმალურად იმყოფებოდა თვალის არეში (ასეთი ოპერაციისათვის კანის ეპითელს იღებდნენ ან თავის სხვა ნაწილებიდან, ან სხეულიდან, გვერდიდან), ანდა გადანერგვით თვით თვალის ფიალისა სხვა ადგილას კანქვეშ, თავზე ან სხეულზე. როგორც ერთი, ისე მეორე ოპერაციის დროს, ექტოდერმული ეპითელიდან, რომელსაც ნორმალური განვითარების დროს არ ექნებოდა არაფერი საერთო თვალის განვითარებასთან, წარმოიშობა ბროლი იმ ადგილას, სადაც ეპითელიუმი ეხებოდა თვალის ფიალას. ამრიგად ბროლის განვითარება არის შედეგი იმის ინდუქციისა თვალის ფიალის მხრით.

ინდუქციის როლი თვალის განვითარებაში არ განისაზღვრება ბროლის ინდუქციით. თვით ბროლის ფარგლებში ხდება შემდეგი დიფერენციაცია, რომელიც თავისი მხრით დამოკიდებულია იმავე თვალის ფიალის ქსოვილის ინდუქციაზე. ბროლის ნასახს აქვს დასაბამში ერთმორიანი ეპითელური ბუშტუკის აგებულობა. შემდეგ ამ ბუშტუკის შიგნითა კედლის უჯრედები, რომლებიც მიმართული არიან თვალის შუქის შემგრძნობი შრის ქსოვილისაკენ, რეტინისაკენ, იწყებენ დიფერენციაციას გამჭვირვალე ბოჭკოებად, ეს ბოჭკოები ერთად წარმოიშობენ ბროლის მთლიან ბირთვის (ბოჭკოიან ბირთვის), რომელიც ასრულებს შუემტეხი სხეულის ფუნქციას. იმავე დროს ბროლის ნასახის ეპითელიუმის დანარჩენი ნაწილი წარმოიშობს საფარს, რომელიც ფარავს დიფერენცირებული ბროლის ზედაპირს. (იხ. ნახ. 34). დ რ ა გ ო მ ი რ ო ვ მ ა დაამტკიცა, რომ ბოჭკოიანი ბირთვი წარმოიშობა იმ ადგილას, სადაც ბროლის ნასახი ეხება თვალის რეტინის ქსოვილს და რომ მას შეუძლია წარმოიშვას ბროლის ნასახის სხვა ნაწილებისაგან, თუ ისინი შეეხებიან ინდუქტორს.

განვითარების უფრო გვიან სტადიებში, აგრეთვე ინდუქციის გზით წარმოიშობა კიდევ ერთი ნაწილი თვალისა: მისი რქოვანი

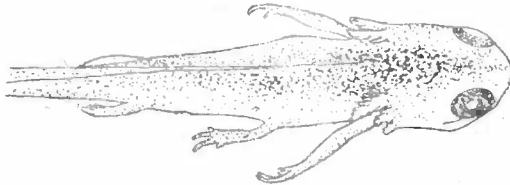
გარსი. რქოვანი გარსი წარმოიშობა კანის იმ მიდამოდან, რომელ-
ზედაც მიდებულა თვალის კაკალი. როდესაც შპემანი აცლიდა
ადრეულ სტადიაში თვალის ნასახს, კანის მიდამო, რომლისაგანაც
უნდა წარმოიშობიყო რქოვანი გარსი, რჩებოდა ისეთივე უმჭვირვა-
ლო, როგორც სხეულის სხვა ნაწილების კანი. იმავე დროს. თუ ეს
კანი იყო შეკვლილი სხვა ადგილიდან აღებული კანით, ანდა თუ
თვალის ფიალა იყო გადანერგილი კანქვეშ სხვა ადგილას, მაშინ კანი,
რომელიც შეეხებოდა თვალს, მჭვირვალდებოდა და რქოვანი ხდე-
ბოდა. ინდუქციის ზეგავლენის წყაროს აქ წარმოადგენს, როგორც
ჩანს, თვალის ფიალაცა და ბროლიც; ყოველ შემთხვევაში კანის გარ-
დაქმნა რქოვანად გამოწვეული იყო ყოველი ამ ორი ნაწილის ცალ-
კეულად გადანერგვის დროს.

დიდი მნიშვნელობა აქვს ინდუქციას სმენის ორგანოს ნაწილების
განვითარებაშიაც. ყურის ძირითად ნაწილს წარმოადგენს ლაბირინტი,
განსაკუთრებით მისი შგრძნობიარე ნაწილი, რომელიც ვითარდება
როგორც ვიცით, სმენის ბუშტუკიდან. განვითარებულ ცხოველში
ლაბირინტი გარშემოხვეულია დამკველი და დასაყრდნობი ჩონჩხის
კაპსულით, რომელიც დასაბამში შედგება ხრტილისაგან და შემდეგ
კი ძელისაგან. სმენის კაპსულა წარმოიშობა მეზენქიმისაგან, რომე-
ლიც სმენის ბუშტუკის ზეგავლენით გარს ეხვევა სმენის ბუშტუკს.
სმენის ბუშტუკის მოქმედებით მისი გარშემოხვევი მეზენქიმა მჭიდ-
როვდება მის ზედაპირზე და გარდაიქმნება ხრტილოვან ქსოვილად.
რომ ეს ნამდვილად ასეა, დამტკიცებულია სმენის ბუშტუკის მოცი-
ლებათა და გადანერგვით.

თუ განვითარების ადრეულ სტადიებში მოვაცილებთ სმენის ბუშ-
ტუკებს, მაშინ არამც თუ არ ვითარდება ლაბირინტი, არამედ არც
სმენის კაპსულა არის ხოლმე. მეორე მხრით, ნორმალური სმენის
ბუშტუკის გვერდით თუ გადაენერგავთ მეორე სმენის ბუშტუკს, მა-
შინ ხრტილოვანი კაპსულა წარმოიშობა დამატებით გადატანილი სმე-
ნის ბუშტუკის ირგვლივ. რომ მართლაც სმენის კაპსულა წარმოი-
შობა ადგილობრივი მასალიდან ინდუქციის ზეგავლენით და არა
სმენის ბუშტუკთან ერთად გადანერგილ კაპსულის ნორმალური მას-
ალიდან, დამტკიცებული იყო ჰეტეროპლასტიკური ტრანსპლანტა-
ციის გამოყენებით, სახელობრ სმენის ბუშტუკის გადანერგვით ბა-
ყაყის ჩანასახიდან კუდიანი ამფიბიების ჩანასახზე. უჯრედების ოდენ-
ობა, ხრტილოვანი ქსოვილის აგებულება, გვაძლევდნენ საშუალებას,
ამ დროს ძლიერ კარგად გაგვეჩინა ადგილობრივი და გადანერგილი
მასალა.

ინდუქციის შედეგად შეიძლება განვითარდეს აგრეთვე კილურებიც. ამ წიგნის ავტორმა მოახერხა ტრიტონის კილურების ინდუქციის მიღება. ამისათვის საჭირო იყო მე-9 ნახატზე ო, პ სტადიაში მყოფი ჩანასახის გვერდზე, წინა და უკანა კილურების მომავალ ნასახთა შუა, ჩასმა რომელიმე ინდუქტორისა.

ინდუქტორად შეიძლება გამოყენება ან სმენის ბუშტუკისა, რომელიც თავის მიდამოში სმენის კაპსულის ინდუქციურებას ახდენს, ან ყნოსვის პარკისა—ყნოსვის ორგანოს ნასახისა. ტრანსპლანტანტის გავლენით, უშუალოდ მის მეზობლად წარმოიშობა ექტოდერმული ეპითელიუმის ქვეშ მეზენქიმიზ მკვირივი გროვა—კილურის კვირტი, რომელიც შემდეგი განვითარებისას, გარდაიქმნება ნამდვილ დამატებით კილურად, რომელიც მდებარეობს გვერდზე წინა და უკანა კილურებს შორის (ნახ. 35).



ნახ. 35. დამატებითი კილურის ინდუქცია სმენის ბუშტუკის გადაწერგვით გამოწვეული.

თუ კილურის მეზოდერმული კვირტის წარმოშობა შეიძლება მიღებული იქნას გადანერგული ინდუქტორის მოქმედებით, მაშინ კილურების კანი წარმოიშობა ექტოდერმული ეპითელიუმიდან, შედეგად მასზე კილურის მეზოდერმული კვირტის ზეგავლენით. ეს შეეხება აგრეთვე ნორმალური კილურის განვითარებასაც კულის კვირტის სტადიაში, აცილებდნენ ექტოდერმულ ეპითელიუმს, რომელიც ფარავდა კილურების მიდამოს, და სცვლიდნენ მას იმ ეპითელიუმით, რომელიც აღებული იყო სხეულის სხვა ნაწილებიდან (გვერდებიდან ან თავიდან). გადატანილი ეპითელი, მის ქვეშ მდებარე კილურის მეზოდერმალური ნასახის გავლენით, გარდაიქმნებოდა კილურის ეპითელიუმად; ვითარდებოდა სრულიად ნორმალური კილური.

ინდუქციურება შეუძლია აგრეთვე ექტოდერმის ნაწილებსაც. კერძოდ დამტკიცებულია, რომ ლაყუჩების მიდამოს ექტოდერმულ ეპითელიუმზე დამოკიდებულია არა მხოლოდ ლაყუჩების ნაპრალების განვითარება (რომლებიც წარმოიშობიან უფრო თვით ექტოდერმის

ხარჯზე), არამედ გარეთა ლაყუჩების განვითარებაც. ლაყუჩების ენტოდერმის ნაწილის ადგილობრივ მოტრიალებით ირღვეოდა და იცვლებოდა გარეთა ლაყუჩების მდებარეობა. მაგრამ ლაყუჩების ენტოდერმას თუ სტოვებდენ ადგილზე და მოატრიალებენ (საკმარისად ადრეულ სტადიაზე) ლაყუჩების მიდამოს ექტოდერმასა და მეზოდერმას, რომელთა ხარჯზე წარმოიშობა გარეთა ლაყუჩები, მაშინ გარეთა ლაყუჩები ვითარდება ნორმალური ორიენტაციით. აქედან შეიძლება დავასკვნათ, რომ გარეთა ლაყუჩების დეტერმინაცია, რომელზედაც ჩვენ ვლაპარაკობდით მე-3 თავში, ხდება ლაყუჩების ენტოდერმის ინდუქციის შედეგად.

მ ბ ვ ი V

ინდუქტორის მოქმედების ბუნების ანალიზი

რაც მეტი მნიშვნელობის მიცემა გვიხდება ინდუქციისათვის ცხოველების განვითარებაში, მით უფრო დაჯინებით ღვება მეცნიერების წინაშე ახალი ამოცანა: გამოკვევა, როგორია ბუნება ინდუქტორის მოქმედებისა.

უწინარეს ყოვლისა ისმის საკითხი: რამდენად სპეციფიკურია ინდუქტორის მოქმედება და კერძოდ საორგანიზაციო ცენტრის მოქმედება სხვადასხვა გვარის ცხოველებისათვის.

უკვე შპემანისა და ჰილდა მანჰოლდის ცდებში მოხდენილი იყო გადანერგვა ორგანიზატორისა ტრიტონის ერთი გვარიდან მეორე გვარზე. მაგრამ შპემანის მოწაფემ ჰეინიციმა თავის გამოკვლევებში დაისახა ამოცანა შემოწმებია, შეიძლება თუ არა ინდუქცია იყოს მოხდენილი იმ ორგანიზატორით, რომელიც აღებულია არაძლიერ ახლო მონათესავე გვარის ამფიბიიდან.

ამისათვის ჰეინიცი უნერგავდა ტრიტონის ჩანასახებს ორგანიზატორებს სხვაგვარი კულიანი ამფიბიებისაგან, და აგრეთვე უკულო ამფიბიისაგან. ყველა კომბინაციის დროს ჰეინიციმა მიიღო ცალკეული შემთხვევები მედულარული ფირფიტისა და სხვა ღერძული ორგანოებისა კარგი ინდუქციით. ამრიგად ინდუქცირება შეუძლიათ არა მარტო ახლო მონათესავე გვარების ორგანიზატორებს, როგორც შპემანის ცდებში, არამედ შორეული გვარების ჩანასახების ორგა-

ნიზატორებსაც და აგრეთვე სხვადასხვა რაზმის ორგანიზატორებს უკულო ამფიბიების ორგანიზატორს კუდიანი ამფიბიის ჩანასახში. შოტემ აწარმოვა შებრუნებულ ცდა: მან მიიღო ინდუქცია ღერძული ორგანოებისა უკულო ამფიბიების ჩანასახში, რომელსაც გადაუნერგა ტრიტონის ორგანიზატორი. ბოლოს გატემა აწარმოვა ცდა ორგანიზატორის გადანერგვისა (პირველადი ზოლისა) ფრინველის ჩანასახიდან ტრიტონის ჩანასახში. შედეგად მან აგრეთვე მიიღო ინდუქცია. აქ ინდუქციას უკვე ახდენდა სხვა კლასის ცხოველის ორგანიზატორი. მეორე მაგალითი სხვა კლასის ორგანიზატორით გამოწვეული ინდუქციისა ჩვენ უკვე მოვიყვანეთ, როდესაც აღწვირეთ გოლინგტონის ცდები: მან მოახერხა ღერძული ორგანოების ინდუქციის მიღება შინაური კურდღლის ჩანასახში, როდესაც მან გადაუნერგა წიწილის პირველადი ზოლი. ალბათ ინდუქტორების მოქმედება სხვადასხვა ცხოველებში ან ერთნაირია, ანდა აქვს ძლიერ მსგავსი ხასიათი.

სხვა ინდუქტორების მოქმედება (გარდა ორგანიზაციული ცენტრისა) იჩენს ასეთსავე ზოგადობას სხვადასხვა გვარებში. თვალის ფიალა ახდენს ბროლის ინდუქციას როგორც თავისი გვარის კანის ეპითელიუმში, ისე სხვა გვარისაშიც. ბაყაყის თვალის ფიალა ახდენდა ბროლის ინდუქციას გომბეშოს გადანერგილ კანში (და ტრიტონის კანშიც კი, ქსენობლასტიკური გადანერგვის დროს). ავტორის ცდებში ტრიტონის კიდურის ინდუქცირება მოხერხდა, არამედ ბაყაყის სმენის ბუშტუკის გადანერგვით ჩანასახში, არამედ ბაყაყის სმენის ბუშტუკითაც. ბოლოს, სმენის კაპსულა, როგორც ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, ვითარდება სმენის ბუშტუკის ირგვლივ იმ შემთხვევაშიც, როდესაც სმენის ბუშტუკი გადანერგილია უკულო ამფიბიის ჩანასახიდან კუდიანი ამფიბიის ჩანასახში.

მეორე, კიდევ უფრო საინტერესო საკითხია—რამდენად სპეციფიკურია ინდუქციის გამოიწვევი მოქმედება ყოველი გარკვეული ორგანოსათვის და როგორც ინდუქტორის ასაკისათვის, ისე ძმ მასალის ასაკისათვის, რომელიც პასუხობს ინდუქტორის მოქმედებას. რაც შეეხება რეაქციის მომცემი მასალის ასაკს, ამ მხრივ, ინდუქციის გავლენა, ეტყობა, ძალიან ვიწრო ფარგლებშია მოქცეული. ორგანიზატორის მოქმედებაზე პასუხის გაცემის უნარი, მედულარული ფირფიტის ინდუქციისათვის, არსებობს მხოლოდ განვითარების განსაზღვრულ სტადიაში, და სახელდობრ გასტრულაციის დროს, ხოლო ინდუქცირებული მედულარული ფირფიტა ჩნდება იმავე ჩანასახის ნორმალურ ფირფიტასთან ერთად, იმაზე დამოკიდებით, თუ როდის

არის წარმოებული გადანერგვა (გასტრულის სტადიაზე თუ პლასტულის სტადიაზე). ექტოდერმის უნარი, დამატებითი მედულარული ფირფიტების წარმოქმნით უპასუხოს რამე ზეგავლენას, სამუდამოდ ქრება მის შემდეგ, როცა დაიწყება ნორმალური მედულარული ფირფიტის დიფერენციაცია. რაც შეეხება ინდუქტორს, აქ სრულიად სხვანაირი სურათი აღინიშნება. მედულარული ფირფიტის ინდუქცირება შეუძლია ორგანიზატორის მასალას, რომელიც აღებულია სხვადასხვა ასაკის ჩანასახებიდან. ინდუქციას ახდენს განაპირა ზონის ზურგის ნაწილიც, ბლასტოპორის ზედა ტუჩიც, პირველადი ნაწლავის საჭურავიც, ამისთან ერთად ქორდის მასალაც და სომიტების მასალაც. ბაუცმანმა გამოიკვლია, რჩება თუ არა ორგანიზატორის მასალის ინდუქტირების უნარი უფრო მოგვიანებულ სტადიებში, ვიდრე იმ სტადიაში როდესაც ხდება ინდუქცია ნორმალური მედულარული ფირფიტისა. ამისათვის იგი იღებდა ქორდის მასალას იმ ჩანასახებიდან, რომლებთაც უკვე განვითარებული ქონდათ მედულარული ფირფიტა, და აგრეთვე კიდევ უფრო ხნეირი ჩანასახებიდანაც, და უნერგავდა ჩანასახს გასტრულის სტადიაში. ამ ცდებმა გვიჩვენა, რომ ქორდის მასალა ძლიერ დიდ ხანს ინარჩუნებს მედულარული ფირფიტის ინდუქცირების უნარს; თითქმის უკვე დიფერენცირებული ქორდის ნაჭრებიც კი ახდენდნენ ინდუქცირებას, როდესაც ბაუცმანს ეს ნაჭრები გადაჰქონდა ახალგაზრდა ჩანასახზე. ცოტა უფრო გვიან გოლტფრეტერმა ნახა, რომ სომიტების მასალაც ინარჩუნებს მედულარული ფირფიტის ინდუქცირების უნარს დიდხანს იმის შემდეგ, რაც ვითარდება ნორმალური მედულარული ფირფიტა. ამ ცდებში ინდუქტორად მანაც იგივე მასალაა, რომელიც შეადგენდა ორგანიზატორის ნაწილს, თუმცა განვითარების უფრო გვიან სტადიებში.

დიდი მოულოდნელობა იყო აღმოჩენა, რომელსაც ერთდროულად და ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად მიაღწიეს შპემანმა და მანჰოლდმა. სახელდობრ ის, რომ უკვე წარმოშობილ მედულარულ ფირფიტას აქვს უნარი თითონაც მოახდინოს ინდუქცია მედულარული ფირფიტისა.

ამისათვის შპემანი და მანჰოლდი უკვე დიფერენცირებული მედულარული ფირფიტის ნაჭრებს უნერგავდნენ ექტოდერმის ქვეშეუმცროს ჩანასახს, რომელსაც ჯერ კიდევ არ გასვლრდა მედულარული ფირფიტის განვითარების დრო. მედულარული ფირფიტით მედულარული ფირფიტის ინდუქცია წარმოადგენს ასიმილატორული ინდუქციის მეორე მაგალითს, რადგან ინდუქტორი ახდენს თავისივე მსგავსი წარმონაქმნის ინდუქციას; მაგრამ აქ ის განსხვავებაა, რომ

ის მედულარული ფირფიტა, რომელიც ახდენს ინდუქციას და ის მედულარული ფირფიტა, რომელმაც განიცადა ინდუქცია, არასოდეს არ წარმოშობენ ერთად მთლიან სტრუქტურას. ყოველი მედულარული ფირფიტა, შემდეგში ლულა, ინარჩუნებს თავის დამოკიდებულებას და ასაკოვან განსხვავებას. ისე როგორც ქორდა-მეზოდერმი, მედულარული ფირფიტა ძლიერ დიდხანს ინარჩუნებს ინდუქციების უნარს ინდუქციას ახდენს არა მხოლოდ თვით მედულარული ფირფიტა, არამედ გაფორმებული ტვინოვანი ლულაც; კვერცხიდან გამოსული მცურავი მურის ტვინიც კი ზოგიერთ შემთხვევაში ახდენდა დამატებითი მედულარული ფირფიტების ინდუქციას, როდესაც მან ჰოლდი ამ ტვინს უნერგავდა გასტრულის სტადიაში მყოფ ჩანასახს.

მაგრამ ყველა ორგანოს და ქსოვილს კი არა აქვს მედულარული ფირფიტის ინდუქციის უნარი. მედულარული ფირფიტის ინდუქციის უნარი არა აქვს ბლასტულის ექტოდერმას, კანის ენტოდერმას, ბლასტულისა და გასტრულის ექტოდერმას. ვერ მოხერხდა აგრეთვე მედულარული ფირფიტის ინდუქცია აგარ-აგარის და ჟელატინის ნაკრების გადანერგვის დროს ახალგაზრდა ჩანასახის ექტოდერმის ქვეშ. ეს ამტკიცებს იმას, რომ ინდუქტორის მოქმედებას არ აქვს სრულიად საერთო ხასიათი, რომ ეს არ არის მავალითად, მარტივი მექანიკური გაღიზიანება, რომელსაც იწვევს ტრანსპლანტანტის შეხება გასტრულის ექტოდერმის შიგნითა ზედაპირთან.

ამ მონაცემებმა შპემანი უკვე დიდი ხანია მიიყვანეს იმ მოსაზრებამდე, რომ ინდუქტორის მოქმედება არის ქიმიური, ე. ი. რომ ინდუქტორი გამოყოფს რაღაც ქიმიურ ნივთიერებას, რომელიც იწვევს ინდუქციას. მაგრამ ძლიერ დიდხანს, ვერ ხერხდებოდა ამ მოსაზრების დამტკიცება. ათი წლის განმავლობაში, 1921 წლიდან, როდესაც ორგანიზაციული ცენტრი აღმოჩენილი იყო შპემანისა და ჰ. მანჰოლდის მიერ, 1931 წლამდე, ყველა მკვლევარის ცდებში ინდუქტორი იჩენდა თავის მოქმედებას მხოლოდ ცოცხალ მდგომარეობაში. არ არის გასაკვირველი, რომ ვიტალისტებმა დააჩქარეს გამოყენებით შექმნილი მდგომარეობა იმისათვის, რომ შპემანის აღმოჩენა ეხმარათ თავიანთი პოზიციების გასამაგრებლად. მათ ხელი ჩაჰკიდეს ანტროპომორფიულ ტერმინს „ორგანიზატორი“ და ზოგიერთ გაურკვევლობას თვით შპემანის თეორეტიკულ წარმოდგენებში და განაცხადეს, რომ „ორგანიზატორი“ წარმოადგენს სიცოცხლის ძალისა და სხვა ვიტალისტური პრინციპების განსახიერებას. კერძოდ გურვიჩი დიდი კმაყოფილებით ამბობს და ხაზს

უსვამს შპემანის მიერ ნათქვამ ფრაზას: ორგანიზატორში ჩვენ ვხვდებით იმ საიდუმლოებას, რომელიც ჩვენთვის ცნობილია მხოლოდ ცოცხალ ბუნებაში.

გურვიჩმა და აგრეთვე ვეისმა დაწერილებით დაამუშავეს თავიანთი წარმოდგენა ორგანიზატორის მოქმედებაზე და აგრეთვე საერთოდ ფორმის წარმოშობა პროცესებზე ორგანიზმში. გურვიჩისა და ვეისის შეხედულებებს საფუძვლად უდევს წარმოდგენა განვითარების ყველა პროცესის ორგვაროვანი, დუალისტური ხასიათის შესახებ. ისინი არჩევენ, ერთი მხრით, ჩანასახის მასალას, რომელსაც მათი აზრით, თავისთავად არა აქვს არავითარი ტენდენცია განვითარებისათვის. ვეისის გამოთქმით მასალა არის „ნულპოტენციური“ თუმცა აქვს უნარიც, მასზე განსაზღვრული ზეგავლენის დროს, საკმარისად სხვადასხვა დიფერენციაციისა. მეორე მხრით, ისინი არჩევენ ფაქტორებს, რომლებიც მიმართულებას აძლევენ განვითარებას, ჩანასახის ყოველ ნაწილს და მთელ ჩანასახს მთლიანად. ეს ფაქტორები გამოდიან ემბრიონალური ან მორფოგენური „არის“ ფორმით. ეს „არე“ მუდამ ჩანასახის მასალის ზემოთ დგას, იმორჩილებს მას, თუმცა შეიძლება ამ მასალასთან რაოდენადმე კავშირშიც იყოს. თვით „არე“ მათ წარმოდგენილი აქვთ როგორც ძალთა სისტემა, რომელთაც აქვთ გარკვეული მიმართულება სივრცეში (ე. ი. როგორც ვექტორების სისტემა). თავიანთი მიმართულების გამო, ეს ძალები ერთნაირნი არ არიან ყოველი მიდამოსთვის ჩანასახის სხეულში; ისინი არიან ნამდვილი მიზეზი განვითარების პროცესებისათვის. იმის შესახებ, თუ რა ძალებია ესენი, ვეისი არაფერს არ ამბობს. სამაგიეროდ გურვიჩი პირდაპირ ამბობს, რომ ესენი არიან რომელიმე ფიზიკური ან საერთოდ მატერიალური ძალები. ვექტორები მისი არესი წმინდა გეომეტრიულია; ისინი წარმოადგენენ განსახიერებას გარკვეული წესრიგისა, რომელიც შეიძლება გამოჰყდავენებული იყოს ფორმათა წარმოშობა პროცესებში. ამ ვექტორების იქით, გურვიჩის აზრით, სინამდვილეში დგას „ინვარიანტი“—ახალი სახელწოდება, ყველა იმავე საიდუმლო სასიცოცხლო ძალისა.

გურვიჩისა და ვეისის აზრით „ორგანიზატორი“ და აგრეთვე სხვა ინდუქტორები მატარებელნი არიან „ემბრიონალური არისა“. ესენი წარმოადგენენ იმ ადგილს, საიდანაც გამოდიან ვექტორალური არის ძალები, ხოლო ინდუქციის თვით პროცესები კი, გურვიჩის და ვეისის განმარტებით, იმას წარმოადგენენ, რომ ემბრიონალური მასალის ახალი ნაწილები ემორჩილებიან არის გავლენას.

მაგრამ ექსპერიმენტების შედეგები სრულიად არ ლაპარაკობენ ვი-

ტალისტების სასარგებლოდ. 1931 წ. შპემანმა გამოარკვია, რომ ორგანიზატორს აქვს ინდუქციების უნარი, აგრეთვე იმისი სტრუქტურის მთლიანად დარღვევის შემდეგაც. შპემანი სრესავდა ბლასტოპორის ზედა ტუჩის ნაჭრებს შუშის ორი ფირფიტის შუა იმდენად, რომ უჯრედები სავსებით ირღვეოდა. მიიღო მთლიანი მასა, რომელშიც, აქ-იქ ყვითრის მარცვლების მასებს შორის, ცურავდნ ცალკეული დაუშლელი ბირთვები უჯრედებისა. შპემანი ასეთი დასრესილი მასებისაგან აკეთებდა ბურთულებს და ბლასტოცელში უნერგავდა ჩანასახებს, რომელთაც მხოლოდ ეწყობოდათ გასტრულაცია. ამ ცდების შედეგად შპემანმა მიიღო ისეთივე ინდუქციები, როგორც მთლიანი ორგანიზატორის ჩანერგვის დროსაც. არ იყო სავსებით ნათელი, იყო თუ არა ტრანსპლანტანტის ქსოვილი სავსებით მკვდარი, თუ უჯრედების რომელიმე ნაწილი რჩებოდა ცოცხალი და მან მიიღო მონაწილეობა ინდუქციებში დამატებითი ჩანასახის შენებაში. არ იყო სავსებით საბოლოო შედეგები მეორე ექსპერიმენტისაც, რომელიც ნაწარმოები იყო შპემანის მოწაფის ალფრ. მარქსის მიერ, რომელმაც იმავე წელს მიიღო კარგი ინდუქციები, ტიჩლორბუთილაკოპოლით სავსებით ნარკოტიზირებული ორგანიზატორების გადანერგვით. აქაც არ იყო ნათელი, იყო თუ არა გადანერგილი ორგანიზატორი სრულიად მკვდარი, თუ მხოლოდ დაზიანებული ნარკოტიული ნივთიერებით, მაგრამ ასეთისე ამ ცდებმა დაამტკიცა, რომ ინდუქციების უნარი ორგანიზატორს აქვს მაშინაც, როდესაც მისი სტრუქტურა ან მისი ცხოველმოქმედება ძლიერ არის დარღვეული.

კიდევ უფრო დამაჯერებელი შედეგები მოგვცა შემდეგმა ექსპერიმენტებმა. შემდეგ წელს (1932) რამდენიმე მკვლევარს ერთდროულად მოუხერხდა ინდუქციის მიღება წინასწარ მოკლულ, მკვდარი ორგანიზატორების საშუალებით. ორგანიზატორის მოკვლისათვის, ბლასტოპორის ზედა ტუჩის ნაჭრებს აშრობდნ 60° ტემპერატურაზე, ათავსებდნ მათ ცხელ წყალში (60°) ან ადუღებდნ კიდევ მოკლესის განმავლობაში. სხვა ცდებში ბლასტოპორის ზედა ტუჩის ნაჭრებს ყინავდნ 0° ტემპერატურის ქვეით და აგრეთვე ათავსებდნ რამდენიმე წუთით სპირტში. ყველა ამ პროცედურის შემდეგ მიღებული იყო წარმატებითი ინდუქციები მედულარული ფირფიტებისა. განსაკუთრებით ბევრი ექსპერიმენტები ამ მიმართულებით აწარმოვა მანკოლდის მოწაფემ გოლტფრეტერმა. იგი არა მხოლოდ წერგავდა მოკლე ინდუქტორს ახალგაზრდა ჩანასახის ბლასტოცელში, არამედ, ამას გარდა, ცდიდა მოკლული ინდუქტორის მოქმედებას

იზოლირებულ ექტოდერმალურ მასალაზე. გოლტფრეტერი იზო-
ლაციის უკეთებდა მომავალ ექტოდერმალურ მასალას გასტრულის
ადრეულ სტადიაში და ინახავდა მას მარილის ფიზიოლოგიურ
ხსნარში, რომელიც ჰქმნიდა ხელსაყრელ პირობებს ცოცხალი ქსოვი-
ლისათვის. ამ პირობებში წმინდა ექტოდერმალურმა მასალამ, გოლტ-
ფრეტერის ცდებში, არ წარმოშვა მედულარული ფირფიტები. რო-
დესაც გოლტფრეტერი იღებდა მომავალი ექტოდერმის ნაფ-
ლეთს და ხვევდა მასში მოკლული ორგანიზატორის ნაჭერს (მოკვლა
ხდებოდა ჩვეულებრივი გაშრობით ან აღუღებით); ანდა მომავალი
ექტოდერმის ნაფლეთს ზემოდან დებდა მოკლული ორგანიზატორის
ნაჭერზე, მაშინ იღებდა მომავალ მედულარული ფირფიტებისა და
ტვინოვანი ლულების ინდუქციას.

ორგანიზატორის მოკვლის დროს უნდა მოსპობილიყო ყველა ის
მოვლენა, რომლებიც დაკავშირებული არიან მასში მომხდარ სასი-
ცოცხლო პროცესებთან და მის სტრუქტურასთან, რომელიც ირღვევა
სიკვდილის დროს. მეორე მხრით, თუ ინდუქტორების მოქმედება
მდგომარეობს რომელიმე ქიმიური ნივთიერებების გამოყოფაში, მაშინ
ამ ნივთიერებებს შეეძლოთ დარჩენილიყო უცვლელი კიდევ რამ-
დენიმე ხნითაც სიკვდილის შემდეგ და შეეძლო გამოეწვიათ ინდუქ-
ცია; მკვდარი ორგანიზატორის ჩანერგვის დროს. ამიტომაც ჩვენ
მიერ აღწერილი ექსპერიმენტები იყვნენ ასწილი როგორც დამტკი-
ცება იმისა, რომ ორგანიზატორის მოქმედება მდგომარეობს რაღაც
„მაინდუცირებელი ნივთიერებების“ გამოყოფაში. შემდეგი მუშაობა
წავიდა ორი მიმართულებით. ერთი მხრით ცდილობდნენ გაეგოთ, რა
პირობების დროს ინარჩუნებდნენ თავის აქტივობას ჰიპოტეზური „მა-
ინდუცირებელი ნივთიერება“ — ასეთი გზით ფიქრობდნენ გაეგოთ
რაიმე ამ ნივთიერების ქიმიური ბუნების შესახებ. მეორე მხრით შე-
ეცადნენ უშუალოდ გამოეყოთ და მოეხდინათ ანალიზი მაინდუცირე-
ბელი ნივთიერებისა.

სისტემატიურმა ცდებმა დაამტკიცა, რომ მაინდუცირებელი ნივ-
თიერება უფრო მეტ წინააღმდეგობას იჩენს, ვიდრე მოსალოდნელი
იყო. გამოორკვეულია რომ დუღილიც 100°-ზე ერთი ან ერთნახევარი
საათის განმავლობაში არ სპობს ინდუცირების უნარიანობას, თუმცა
ასეთი დიდი ხნით დუღილი მნიშვნელოვანად ამცირებს ინდუქციის
ძალას. მშრალად გაცხელების დროს მაინდუცირებელი ნივთიერება
იტანს კიდევ უფრო მაღალ ტემპერატურას და არ ირღვევა. გამოშ-
რობილ ორგანიზატორის ნახევარ საათის განმავლობაში აცხელებდნენ
120°-იან ტემპერატურაზე და იგი იმდენად არა ჰკარგავდა თავის

შაინდუქტირებელ უნარს, რომ ეს შესამჩნევი ყოფილიყო. კიდევ უფრო მაღალი ტემპერატურის დროს მცირდებოდა ინდუქტორის ძალის მოქმედება, მაგრამ ინდუქცია კიდევ იყო მიღებული ნახევარი საათის ვაცხელების შემდეგ 145° -დგ. მხოლოდ 150° ტემპერატურის დროს და უფრო მაღლა, ინდუქციების უნარი, როგორც ჩანს, სავსებით ისპობოდა. ტემპერატურული ცვლები ამტკიცებენ, რომ საინდუქციო ნივთიერებას არ აქვს გნზ იმის ხასიათი, რადგან ენზიმები ძლიერ შერძნობიარე არიან მაღალი ტემპერატურისადმი და იშლებიან უკვე ბევრად უფრო მცირედ ვაცხელებით.

მეორე მხრით, დამტკიცებული იყო, რომ შაინდუქტირებელი ნივთიერება აგრეთვე ძლიერ ძნელად იხსნება. ინდუქტორების დამუშავებას სხვადასხვა გამხსნელებით არ შეუძლია მთლიანად გამოაცალოს მათ „შაინდუქტირებელი ნივთიერება“.

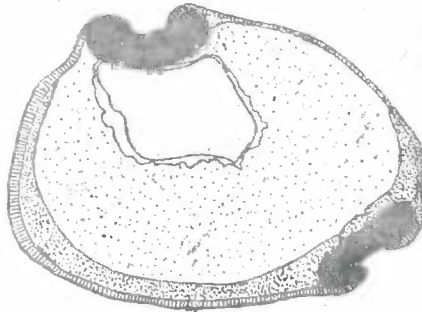
წყალი როგორც ოთახისა ტემპერატურისა, ისე ვაცხელებითაც, როგორც უკვე ნათქვამი იყო, ინდუქტორებს არ უკარგავს მოქმედების ძალას. დიდხანს დება სპირტში—(ექვს თვესაც) და აგრეთვე გაუღენთვა ინდუქტორისა პარაფინით ჩვეულებრივი მეთოდით, რომელსაც ხმარობენ მიკროსკოპული ანათლების დასამზადებლად, არ აქვეითებს ინდუქციის უნარს: იმის შემდეგ, რაც პარაფინს, რომელიც გარს ეხვევა ინდუქტორის ნაჭერს, ხსნიდნენ ქსილოლით, ნაჭერი გადაქონდათ სპირტებიდან წყალში და უნერგადენ ახალგაზრდა ჩანასახს; ინდუქტორის ნაჭრები იწვედენ ნამდვილი მელულარული ფირფიტების წარმოშობას. ინდუქციების უნარიანობა არ მოსპო 20% -იან მარილწყევას ხსნარში დასველებამ 20 საათის განმავლობაში. მხოლოდ ხანგრძლივი დასველებით გოგირდის ან პეტროლინის ეთერში ინდუქციების უნარიანობა მცირდებოდა. თუმცა მთლიანი გაქრობა ამ უნარიანობისა აქაც არ აღინიშნებოდა, მაგრამ არის საფუძველი ვიფიქროთ, რომ „შაინდუქტირებელი ნივთიერების“ მნიშვნელოვანი ნაწილი ამ დროს გადადიოდა ხსნარში.

ინდუქტორის ქსოვილის დასრესით და დასრესილი მასების ცენტროფუგაციით (ცდებისათვის იღებდენ მთელ კვერცხს ან მთელ ჩანასახს) ჩანასახის პროტოპლაზმა იყოფა სამ შრედ: ზედა შრედ, რომელიც შედგება ცხიმოვანი ნივთიერებისაგან, შუა შრედ, რომელიც წარმოდგენილია წყლიანი ნივთიერებით (შეიცავს პროტოპლაზმის ცილების დიდ ნაწილს), და ქვედა შრედ, რომელიც შესდგება ყვითრის ბელტებისაგან, პიგმენტის მარცვლებისაგან და სხვა მაგარი შიგთავისისაგან. ამ სამ შრეს შემდეგ ადებდნენ ვაცხელებით; როცა გამაგრდებოდა, ჰყოფდნენ და ყოველი შრის ნაჭრებს

ცალკეულად უნერგავდნენ ბლასტოცელეში ახალგაზრდა ჩანასახს. ასეთი გზით შეიძლებოდა შემოწმება, პროტოპლაზმის რომელ შემადგენელ ნაწილებზეა დაკავშირებული მაინდუცირებელი ნივთიერება. აღმოჩნდა, რომ სამი შრიდან ინდუქციას ახდენს მხოლოდ ორი ზე-ვითა. აქედან შეიძლება დავასკვნათ, რომ ყვითრს არა აქვს არაფერი საერთო ინდუქციასთან და რომ ინდუცირების უნარი დაკავშირებულია პროტოპლაზმის აქტიურ ნაწილთან. რაც შეეხება წყლიან ცხიმოვან შრეებს, მათ ორივეს აქვთ ინდუცირების უნარი, მაგრამ ეს შეიძლება აიხსნას იმით, რომ პროტოპლაზმის ცილოვანი და ცხიმოვანი ნაწილები არასაკმარისად კარგად იყოფოდენ ცენტროფუგაციის დროს, და ამის გამოც ამ გზით არ შეიძლებოდა გამოკვლევა თუ რომელ ნაწილზეა დაკავშირებული „საინდუცირებელი ნივთიერება“.

მაგრამ ჩვენ აქ უკვე გადავდით მეორე საკითხზე: მაინდუცირებელი ნივთიერების გამოყოფის ცდებზე. ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, რომ მაინდუცირებელი ნივთიერებას შეუძლია გაიხსნას ეთერში. ეს მარტო იმაშია კი არა მკლავნდება, რომ ეთერში ინდუქტორი კარგავს ნაწილობრივად თავის აქტივობას, არამედ აგრეთვე იმაშიც, რომ ეთერიდან შეიძლება ხელახლად გამოღება აქტიური ნივთიერებისა. ინგლისელი მკვლევარები ჯ. ვოლინგტონი და დოროტი ნიდზემ, რომლებმაც გამოაკვლიეს ეს საკითხი, თავიანთ ცდებს ასე აწარმოებდენ: ჩანასახების მთელ რიგს (70-დან 170-მდე) იღებდნენ გარსებიდან, სრესდენ უწყლო გოგირდმჟავა ნატრიუმთან ერთად, რომ ამოვლიათ ქსოვილიდან წყალი, და ამუშავებდნენ ეთერით ან პეტროლეინის ეთერით, შემდეგ ეთერს აორთქლებდნენ. რჩებოდა მოყვითალო ცხიმისებრი ნივთიერება. ეს ნივთიერება შეჰყავდათ ადრეული გასტრულის ბლასტოცელეში ან უშუალოდ, ან შერეულს ტრიოლეინის ან ტრიპალმიტინის წმინდა ცხიმებთან, იმ მიზნით რომ ტრანსპლანტანტი ცოტა უფრო მაგარი გაეხადათ (ცალკეული ექსპერიმენტებით იყო დამტკიცებული, რომ თავისთავად ტრიოლეინს და ტრიპალმიტინს არ აქვთ ინდუცირების უნარი). ამ გზით გამოყოფილი ნივთიერების ჩანერგვამ ნიდზემის და ვოლინგტონის ცდებში მოგვცა ნამდვილი ტვინოვანი ლულების ინდუქცია. იმავე პრობლემაზე, მაინდუცირებელი ნივთიერების ქიმიური ბუნების შესწავლაზე, ინგლისელ მკვლევარებთან ერთად ერთდროულად მუშაობდა შპემანის მოწაფე ვემაიერი. მან აგრეთვე შესძლო იმის დამტკიცება, რომ ქსოვილებიდან შეიძლება იქნეს გამოღებული მაინდუცირებელი ნივთიერება. ბულონს, რომელიც მიღებული იყო

კუნთების დიდბხნით დუღილის საშუალებით, ვემაიერი უმატებდა ავარ-ავარს, რომ მიეღო ეელე, და ამ ეელეს ნაჭრებს ნერგავდა ახალგაზრდა ვასტრულაში. ბევრ შემთხვევაში ცდებმა მოგვცა ძლიერ-კარგად განვითარებული მედულარული ფირფიტების ინდუქცია (ნახ. 36), და ეს ფირფიტები ზოგჯერ ნორმალურ მედულარულ ფირფიტებზე უფრო სქელი იყო.



ნახ. 36. დამატებითი მედულარული ფირფიტის ინდუქცია გამოწვეული კუნთების კოაგულირებული ექსტრაქტით.

ის, რომ „მაინდუცირებელი ნივთიერება“ იხსნება ეთერში, ლაპარაკობს იმის სასარგებლოდ, რომ იგი წარმოადგენს ცხიმისებრ ნივთიერებას. მართლაც ეთერის აორთქლების დროს მიღებული ნივთიერება ცხიმის მსგავსი იყო. ვოლინგტონმა და ნიდხემ შემდეგ განაგრძნეს მაინდუცირებელი ნივთიერების ანალიზი და დამტკიცეს, რომ მათ მიერ მიღებული ნივთიერება არ წარმოადგენს ნამდვილ ცხიმს, არამედ სწორედ ცხიმისებრ ნივთიერებას სტერინების ჯგუფიდან. ამ დასკვნას უკვე თავისთავად აქვს მნიშვნელოვანი ინტერესი, რადგან სტერინების ჯგუფს ეკუთვნის ნივთიერების მთელი რიგი, ძლიერ მნიშვნელოვანი ბიოლოგიური მოქმედებით, კერძოდ სასქესო ჰორმონი, ვიტამინი II, რომელთაგანაც ზოგიერთი გვხვდება ბუნებაში, და აგრეთვე სინტეზური ნივთიერებანი რომლებიც ცოცხალ ორგანიზმში შეყვანის დროს იწვევენ კიბოს ხასიათის სიმსივნეების წარმოშობას (კარცინოგენური ნივთიერება).

ჯერჯერობით ამაზე შეჩერდა „მაინდუცირებელი ნივთიერების“ ქიმიური ბუნების ანალიზი. სრულიად არ არის საეჭვო, რომ შემდეგი

გამოკვლევები საშუალებას მოგვცემენ უფრო ზუსტად დავამტკიცოთ „მინდუციურებელი ნივთიერების“ ქიმიური ინდივიდუალობა და მოვ-
ნახოთ ზუსტი ქიმიური ფორმულა ამ ნივთიერებისა ან ნივთიერე-
ბათა ჯგუფისა. მაგრამ ეს მონაცემები ჯერჯერობით კიდევ არ
არის.

როდესაც ვახდა ცნობილი, რომ მედულარული ფირფიტების ინ-
დუქციის მიღება შეიძლება ცოცხალი ორგანიზატორებიდან გამოლ-
ყოფილი ქიმიური ნივთიერების საშუალებით, მაშინ შეეცადნენ მიე-
ლოთ ინდუქცია ჩანასახში სავსებით გარკვეული ქიმიური ნივთიერე-
ბების შეყვანით. საცდელი ქიმიური შენაერთების არჩევის დროს
ხელმძღვანელობდნენ რა თქმა უნდა ქიმიური ბუნების გამოკვლევების
შედეგებით, რომლებიც იყვნენ „მინდუციურებელი ნივთიერებების“
ცოცხალ ორგანიზატორებში. ზოგიერთ მოსაზრებათა საფუძველზე,
რომელთა შესახებ ლაპარაკი ქვევით იქნება, ფიშერმა და ვემა-
იერმა სცადეს ინდუქციის მიღება, გლიკონის ჩასმით ახალგაზრდა
ჩანასახის ბლასტოცელში. და მართლაც, ამ გზით მათ შესძლეს მედუ-
ლარული ფირფიტების ინდუქციის მიღება. მაგრამ ეს მონაცემები
იწვევდა გარკვეულ ეჭვებს, ვინაიდან ცუდად ეგუებოდნენ იმ ფაქტს
რომ ცოცხალი ორგანიზატორის მინდუციურებელი ნივთიერებას შე-
უძლია გაიხსნას ეთერში, და გლიკოგენი კი არ იხსნება ეთერში.
მართლაც, შემდეგმა გამოკვლევებმა დაგვანახვა, რომ ფიშერმა
და ვემაიერმა მხოლოდ იმიტომ შესძლეს ინდუქციის მიღება
გლიკოგენის საშუალებით, რომ მათი გლიკოგენი არ იყო სავსებით
ქიმიურად წმინდა. ხბოს ღვიძლიდან გლიკოგენის დამზადების დროს
საბოლოო პროდუქტში გვხვდება ზოგიერთი მონაყოლი და სხვათა
შორის მინდუციურებელი ნივთიერებანიც (რომელნიც დიდი რაოდე-
ნობით არიან ღვიძლის ქსოვილში). ხბოს ღვიძლიდან ჩვეულებრივი
წესით მიღებული გლიკოგენიდან, უკანასკნელის ეთერით დამუშავების
დროს, მოხერხდა ისევე როგორც ორგანიზატორის ქსოვილიდან, ცხიმ-
მაგვარი ნივთიერების მიღება და იმის დამტკიცება, რომ ამ ნივთი-
ერებას აქვს მედულარული ფირფიტის ინდუციურების უნარი. მეორე
შხრით, გულდასმითი ქიმიური გაწმენდით მოხერხდა მიღება გლიკო-
გენის პრეპარატებისა, რომელთაც სრულიად არა ქონდათ ინდუცი-
ურების უნარი. აქედან გამომდინარეობს, რომ გლიკოგენი თავისთა-
ვად არ არის ის ნივთიერება, რომელიც იწვევს მედულარული ფირ-
ფიტის ინდუქციას.

მაგრამ დღეს უკვე ცნობილია რამდენიმე ნივთიერება, რომელთაც
აქვთ მედულარული ფირფიტის ინდუქციის უნარი. ფიშერმა და

ვემაიერმა გვამცნეს, რომ ახალგაზრდა ჩანასახის შიგნით ორგანული მყავების (კუნთოვანის, ადენილის მყავისა და თიმონუკლეინის მყავის) შეტანით მიიღეს მედულარული ფირფიტის ინდუქცია. ვოლინგტონისა და ნიდხემა მიიღეს ინდუქცია იმით, რომ ჩანასახში შეჰქონდათ ორი სინთეზური ორგანული შენაერთი ფენანტრენის ჯგუფისა, რომელსაც ეკუთვნიან კიბოს გამომწვევი (კარცინოგენური) ნივთიერებანი და რომლებიც ვოლინგტონისა და ნიდხემის მონაცემების მიხედვით, ახლოს არიან ბუნებრივ ინდუქტორების „მინდუციტრებელ ნივთიერებებთან“ (ეს ნივთიერებები არიან: 1,9 დიმეტილფენანტრენი და 9,10 დიალკილდიგიდრო-კსი-ბენზანტრაქენი).

რათქმაუნდა, არ შეიძლება დასკვნის გამოტანა, ვითომც ის სინთეზური ნივთიერებანი, რომელთაც შესძლეს მედულარული ფირფიტის ინდუციტრება, არიან იგივე ნივთიერებანი, რომლებთაც გამოყოფს ბუნებრივი ორგანიზატორი. მაგრამ თანამთხვევა ორგანიზაციული ცენტრის „მინდუციტრებელი ნივთიერებების“ ქიმიური ანალიზის შედეგებისა და მედულარული ფირფიტის სინთეზური ფენანტრენური ნივთიერებით ინდუქციის ცდების შედეგებისა, საკმარისად შესაძლებელსა ხდის იმ მოსაზრებას, რომ სწორედ ასეთი გვარის ნივთიერებანი ღებულობენ მონაწილეობას ჩანასახის ნორმალურ განვითარებაში.

რაცუნდ დიდი იყოს მინდუციტრებელი ნივთიერების ქიმიური ბუნების აღმოჩენის მნიშვნელობა ინდუქციის მოვლენების გასაგებად, მაინც არ შეიძლება არ აღინიშნოს, რომ ეს არის პრობლემის მხოლოდ ერთი მხარის გადაწყვეტა (ჯერ რა თქმა უნდა მიახლოებით). პრობლემის მეორე მხარე იმაში მდგომარეობს, რომ გამოირკვეს, თუ რათა აქვს ორგანიზმის ზოგ ნაწილს, ორგანიზმის ზოგ ქსოვილს ინდუქტორების თვისებები და დანარჩენებს არ აქვთ. ზემოთ უკვე იყო მოხსენებული ზოგიერთი მონაცემი მედულარული ფირფიტის განვითარების გამომწვევი ინდუქტორების არასპეციფიკურობის შესახებ: ნორმალური ორგანიზატორის გარდა (ბლასტოპორის ზედა ტუჩი, პირველადი ნაწლავის საფარი), მედულარული ფირფიტის ინდუციტრება შეუძლიათ კიდევ ორგანიზატორებსაც, რომლებიც აღებულნი არიან სხვა სახის ცხოველებიდანაც, და აგრეთვე იმავე სახის ცხოველების სხვა ორგანოებსაც (მაგალითად, დიფერენცირებული მედულარულ ფირფიტას, ტვინს, ქორდის ქსოვილს). უკანასკნელ წლებში, ერთდროულად და ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლევ ვოლტფრეტერმა და ვემაიერმა აწარმოვეს გამოკვლევები იმისათვის, რომ

გამორეკვიათ, თუ რომელ ქსოვილსა და ორგანოს შეუძლია მედულარული ფირფიტის ინდუცირება ამფიბიების ჩანასახში და რამდენად ფართოდ არის გავრცელებული ინდუცირების უნარი სხვადასხვა ორგანიზმში. ამ გამოკვლევებმა აღმოაჩინეს, რომ ინდუცირების უნარი გასაოცრად არის გავრცელებული მთელ ცხოველთა საწევროში. როგორც ჩანს „მაინდუცირებელი ნივთიერება“ შეიძლება გამოიყოს ყოველი ცხოველის ქსოვილებიდან, დაწყებული ჰიდრიდან და დამთავრებული ადამიანით. გამოკვლეული იყო აგრეთვე შემდეგი ობიექტები: ჰიდრის სხეულის ნაჭრები, მათთვის მუცლისჭიის ნაჭრები, მოლიუსკის კუნთებისა და ლვიძლის ნაჭრები, შედეგებული ექსტრაქტი, რომელიც მიღებული იყო დაფნების დასარგისის დროს, იმაგინალური დისკოები, განვლრები; ცხიმოვანი ქსოვილი, შედეგებული ლიმფა მწერების მურებისა და ქუბრებისა (პეპელებისა, ნემსიყლაპიებისა), თევზის კოლიოხია ნაწლავის, გულის, ლვიძლის, საკვერცხისა და კუნთების ნაჭრები; გაზრდილი ამფიბიის (ტრიტონის, სალამანდრის, გომბეშოსი) და მისი მურის თვალის, კიდურის ნასახის, ლაყუჩების, ლვიძლის, გულის, ტვინის, კუნთების, ხრტილის ნაჭრები; ხელიკის ლვიძლის, თირკმლის, სათესლის ნაჭრები; ფრინჯლის ლვიძლის, თირკმლის სათესლის, ფარიებრი ჯირკვლის, ცხიმოვანი ქსოვილის ნაჭრები, და აგრეთვე ექსტრაქტი, რომელიც მიღებული იყო ქათმის ჩანასახების გასარგით; ნაჭრები ქათმის ლვიძლისა, გულის, თირკმლის, ცხიმოვანი ქსოვილის; თავგის ბროლის ნაჭრები; ხბოს ლვიძლის ნაჭრები და ლვიძლიდან გამოწურული ექსტრაქტი; ზოლოს, ადამიანის ლვიძლის, ტვინის, თირკმლის, ფარისებრი ჯირკვლისა და ენის ნაჭრები (რომლებიც აღებული იყვნენ ქალის გვამიდან). ყველა ამ ობიექტმა, ტრიტონის ახალგაზრდა ჩანასახში ჩანერგვის შემდეგ მოახდინა ინდუცირება მედულარული ფირფიტებისა, ტვინოვანი ლულებისა და აგრეთვე სხვა ორგანოებისა, მაგალითად, ქორდისა, მუსკულატურისა, თირკმლის მილაკებისა, გრძნობათა ორგანოებისა (სმენის ბუშტუკებისა, ყნოსვის ორგანოების ნასახებისა, ბროლისა) როგორც ცალკეული ნასახების სახით, ისე მთლიანი „დამატებითი ჩანასახების“ ფორმით, ანდა ჩანასახების მთელი ნაწილების სახით (მაგალითად კულის). ინდუქცია ხდებოდა ხანდახან დიდ პროცენტ შემთხვევებში. კერძოდ, ადამიანის გვამიდან აღებული ქსოვილებმა, რომლებიც ჩანერგვის წინ ოდნავ იყვნენ დამლურღული, მოგვცეს ინდუქცია თითქმის ცდების 100%-ით.

ამრიგად, ჩვენ ვხედავთ, რომ ყოველი გვარის გაზრდილი ცხოველის თითქმის ყველა ორგანომ და ქსოვილმა, როდესაც მათ უნერგავდნენ ამფიბიების ჩანასახებს, წესძლო მედულარული ფირფიტისა და სხვადასხვა ორგანოს ინდუცირება. ამავე დროს ძლიერ კარგ შედეგებს იძლეოდა ღვიძლის ქსოვილი. ეს იმას გვიჩვენებს, რომ გლიკოგენში არის „მანინდუცირებელი ნივთიერებათა“ შენარჩევები, და გლიკოგენს კი ღებულობენ ღვიძლიდან. თავისთავად ცხადია, რომ ინდუქტორსა და ინდუცირებულს დამატებით ჩანასახს შორის ურთიერთდამოკიდებულება ამ ცდებში ისეთი არ არიან, როგორც „ორგანიზაციული ცენტრის“ ჩანერგვის დროს; ტრანსპლანტანტი არასოდეს არ ღებულობდა არავითარ მონაწილეობას. დამატებითი ჩანასახის წარმოშობაში, როგორც ამას შერება თავისი ორგანიზატორი (შეადარე ცდები შპემანისა და ჰილდა მანჰოლდისა, ნახ. 26). აქ ტრანსპლანტანტი ყოველთვის რჩებოდა უცხო სხეულად როგორც პირველადი, ისე დამატებითი ჩანასახისათვის. განმეორებით იყო დამტკიცებული, რომ თუმცა ინდუცირების უნარი ძლიერ ფართოდ არის გავრცელებული, მაგრამ არა ყოველ ტრანსპლანტანტს, არა ყოველ უცხო სხეულს, რომელიც ჩანერგილი აქვს ახალგაზრდა ჩანასახს, შეუძლია ინდუცირების მოხდენა; ხერხემლიანების შედეგებულმა სისხლმა გამოიწვია მხოლოდ არასწორი წაზრდილობანი ექტოდერმალური ეპითელიუმისა, მაგრამ არ მოახდინა ინდუცირება ნამდვილი ტვინოვანი წარმოქმნებისა. სრულიად უშედეგო იყო ყველა ცდა ინდუქციის გამოწვევისა მცენარეების პროდუქტების ჩანერგვით: პურის ფქვილისა, კართოფლის სახამებლისა, საფურისა.

აქ იბადება საკითხი: თავისი ბუნებით ერთნაირია თუ არა ყველა იმ უსხვადასხვანაირესი ორგანოსი და ქსოვილის მანინდუცირებელი მოქმედება, რომელთაც ინდუცირების უნარი აქვთ და იდენტიურია თუ არა ეს მოქმედება მედულარული ფირფიტის ნორმალური ინდუქტორის მოქმედებისა? ან იქნება შესაძლებელია, რომ აქ ყოველ ცალკეულ შემთხვევაში მოქმედობდნენ სხვა მანინდუცირებელი ნივთიერებანი, იმის მსგავსად, როგორც მოხერხდა ინდუქციის მიღება იმით, რომ ნერგავდნენ არა ერთს, არამედ რამდენიმე სხვადასხვა ქიმიურ ნივთიერებას (ფენანტრენული ჯგუფის ნივთიერებებს, ორგანულ მჟავებს). ამ საკითხზე ჩვენ ჯერ კიდევ არ გვაქვს საბოლოო პასუხი, მაგრამ უნდა ითქვას, რომ ყველა შემთხვევაში, როდესაც მანინდუცირებელი „ნივთიერებანი“ გაზრდილი ცხოველების ქსოვილებსა გამოკვლეულნი იყვნენ იმავე მეთოდებით, როგორითაც „მანინდუცირებელი ნივთიერებანი“ ნაადრევი ჩანასახისა, მაშინ ამ ნივ-

თიერებებმა გამოიჩინეს სავსებით თანაბარი თვისებები. ყოველ შემთხვევაში ყველა ქსოვილი ხანმოკლე დუღების შემდეგ ინარჩუნებდა თავის აქტიუობას და აგრეთვე აცეტონში დების შემდეგაც.

ღვიძლის შესახებ არსებობს უფრო ზუსტი მონაცემებიც, ვინაიდან ღვიძლის ქსოვილიდან მოხერხდა მიღება ისეთივე ცხიმისებრი ექსტრაქტისა, როგორც ნორმალური ორგანიზატორისაგან. მაგრამ მაინც ნაადრევია ლაპარაკი მაინდუცირებელი ნივთიერებათა იგივეობაზე ყველა ორგანოსა და ქსოვილში, რომელთაც შესწევთ ინდუქციის უნარი. სავსებით შესაძლოა და კიდევაც უწყველია, რომ ცხოველთა ბუნებაში ძლიერ არის გავრცელებული სტერინისებრი ნივთიერების ჯგუფი, რომელთაც მსგავსი თვისებანი აქვსთ.

მოყვანილმა გამოკვლევებმა არა მხოლოდ გამოამჟღავნა მაინდუცირებელი ნივთიერებების დიდი გავრცელება, არამედ კიდევაც აღმოაჩინა კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი მოვლენა, სახელდობრ ის, რომ ზოგიერთი მოკლული ქსოვილი უფრო კარგად ახდენს ინდუქციას, ვიდრე ცოცხალი. მაგალითად, გაზრდილი ამფიბიების თვალის რეტინას თუმცა აქვს მედულარული ფირფიტის ინდუქციის გამოწვევის უნარი, მაგრამ მხოლოდ იშვიათად და ისიც სუსტად. მაგრამ, თუ მოვკლავთ იმავე ქსოვილს, მაშინ ინდუქცია ბევრად უფრო უკედ ხდება. მაგრამ უფრო მოულოდნელი იყო აღმოჩენა იმისა, რომ ადრეული ჩანასახის—გასტრულისა, ბლასტულისა და უფრო ადრეული სტადიებისა ცი—ის ნაწილები, რომელთაც ცოცხლებს საერთოდ არ შესწევთ მედულარული ფირფიტის ინდუცირების უნარი, იქნდნენ ინდუცირების უნარს იმის შემდეგ, როცა მათ კლავდნენ. ბლასტულისა და ადრეული გასტრულის სტადიაზე, როგორც გვიჩვენა ბაუსცმანის ცდებმა, რომლებიც სპეციალურად ამისათვის იყენებდნენ დაყენებული, და როგორც ამას ამტკიცებს ადრეული ჩანასახების ნაწილების გადატანის მთელი პრაქტიკა, ინდუცირების უნარი აქვს ბლასტოპორის ცოცხალი ზედა ტუჩის მხოლოდ ნაწილს—მომავალი სომიტებისა და ქორდის მასალას. ბლასტოპორის ქვედა ტუჩის მასალას, აგრეთვე მთელ მომავალ ექტოდერმას (მომავალი ტვინოვანი ფირფიტის მასალას და კანის ექტოდერმას) და ენტოდერმას სრულიად არ აქვთ ინდუცირების უნარი. მაგრამ თუ დავზოცავთ ჩანასახის ამ ნაწილებს (ექტოდერმას და ენტოდერმას ბლასტულისა და ადრეული გასტრულისა), მაშინ ისინი იძენენ ინდუცირების უნარს ისე, როგორც ორგანიზატორის მასალა, თუმცა არა ისეთი სიძლიერით. მოკლულს, კიდევ უფრო ადრეული

სტადიის მასალასაც აქვს ინდუცირების უნარი—ინდუქცია არის მიღებული ისეთი კვერცხის ყოველი ნაწილის გადანერგვის დროს, რომელსაც ჯერ კიდევ არ დაუწყვია დაყოფა. იმავე დროს არ აქვს მნიშვნელობა, თუ როგორ და რითაა მოკლულა ჩანასახის ქსოვილი: დუღილით, გახურებით მშრალ მდგომარეობაში თუ სპირტისა, აცეტონისა, ძმარმჟავას მოქმედებით.

ამრიგად, შეიძლება დამტკიცებულად ჩაითვალოს, რომ მაინდუცირებელი ნივთიერება ან ნივთიერებანი, რასაც არ უნდა წარმოადგენდენ ისინი ქიმიური ურთიერთობით, შეიძლება წარმოიშვან ყველა ცხოველის განვითარების ყოველი სტადიის ნაწილისაგან, ორგანოსაგან და ქსოვილისაგან; გარდა ძლიერ იშვიათი გამონაკლისისა (ასეთი გამონაკლისს, როგორც დავინახეთ, წარმოადგენს უმაღლესი ცხოველების სისხლი). მაშ რათაა, რომ ნორმალურ ცოცხალ გასტრულაში ინდუცირების უნარი აქვს ბლასტოპორის მხოლოდ ზედა ტუჩს, და დანარჩენი ნაწილები, მათ რიცხვში ენტოდერმა და ექტოდერმა, არ ახდენენ ინტუცირებას, თუმცა სიკვდილის შემდეგ მათგანაც გამოიყოფა მაინდუცირებელი ნივთიერება? ეს, უეჭველად, არის ძლიერ საინტერესო და მნიშვნელოვანი საკითხი. ამ საკითხზე გაცემულ პასუხზე ბევრად უნდა იყოს დამოკიდებული ორგანიზატორისა და ჩანასახის განვითარებაში ინდუქტორის როლის შეფასება. უკვე ახლაც არსებობს სამი სხვადასხვა ცდა ამ უცნაური მოვლენის ასახსნელად, წამოყენებული სხვადასხვა მკვლევარის მიერ. შპე მანმა, ფიშერმა და ვემაიერმა გამოთქვეს აზრი, რომ განსხვავება ბლასტოპორის ზედა ტუჩსა და გასტრულის სხვა ნაწილებს შორის (ენტოდერმასა და ექტოდერმას) იმაშია, რომ ყველა ქსოვილში, ინდუქტორის ქსოვილის გამოკლებით, მაინდუცირებელი ნივთიერების გარდა, არსებობს კიდევ მეორე ნივთიერება, რომელიც ბორკავს მაინდუცირებელი ნივთიერების მოქმედებას. ჩანასახის მოკვლის დროს ეს მეორე ნივთიერება ადვილად იხსნება და გამოირეცხება ქსოვილიდან დამუშავების დროს, მაშინ როდესაც მაინდუცირებელი ნივთიერება, როგორც ძნელად ხსნადი, რჩება. ეს ახსნა მიუღებელია პირველ ყოვლისა იმიტომ, რომ არსებობა მეორე ნივთიერებისა, რომელიც ბორკავს მაინდუცირებელი ნივთიერების მოქმედებას, არაფრით არ არის დამტკიცებული. იმიტომ მთელი ახსნა წარმოადგენს მხოლოდ ფაქტის სიტყვიერ აღწერას, რომ ექტოდერმა და ენტოდერმა არ ახდენენ ინდუცირებას ცოცხალ მდგომარეობაში. იგი მიუღებელია იმიტომაც, რომ თუ მბორკავი ნივთიერება ამოირეცხება ქსოვილიდან, მაშინ სწორედ იგი უნდა დარჩენილიყო გამხსნელის აორთქლების

დროს. პირიქით, როგორც დავინახეთ, გამბხნელის აორთქლების დროს რჩება სწორედ აქტიური შაინდუცირებელი ნივთიერება. შოლოს, უნდა აღინიშნოს, რომ ექტოდერმა და ენტოდერმა ინდუცირების უნარს იძენენ მაშინაც, როდესაც მათ ჰკლავენ ვაშრობით და გაცხელებით მშრალ მდგომარეობაში, როდესაც, მაშასადამე, ლაპაკიც არ შეიძლება არავითარ გახსნაზე.

მეორე ახსნა მდგომარეობს იმაში, რომ შაინდუცირებელ ნივთიერებას, რომელიც იმყოფება ექტოდერმის უჯრედებში, არ შეუძლია გამოიყოს მათ, იმიტომ, რომ ამ უჯრედების გარსები გაუფაღია შაინდუცირებელი ნივთიერებისათვის; სამაგიეროდ ორგანიზატორის უჯრედების გარსები უშვებენ შაინდუცირებელ ნივთიერებას. ექტოდერმის და ენტოდერმის უჯრედების მოკვლით უჯრედების გარსები ირღვევა და შაინდუცირებელ ნივთიერებას შეუძლია გამოვიდეს ვარეთ. ასეთი ახსნა გვერდს უვლის სიძნელებს ყოველ შემთხვევაში ფაქტიური მხრით: იგი არ ეწინააღმდეგება განსაზღვრულ ექსპერიმენტულ მონაცემებს. მაგრამ შაინდუცირებელი და არაშაინდუცირებელი ქსოვილების უჯრედების გარსების სხვადასხვა გამაგლობა არაფრითა მტკიცდება. ბოლოს, მესამე ახსნა იმაში მდგომარეობს, რომ ცოცხალ ექტოდერმასა და ენტოდერმაში სინამდვილეში შაინდუცირებელი ნივთიერებანი სრულიად არ მოიპოვებიან და რომ ისინი წარმოიშობიან ქსოვილის მოკვლით. შაინდუცირებელ ნივთიერებებს შეეძლოთ ამ დროს წარმოშობილიყვნენ რომელიმე ისეთი უფრო რთული ქიმიური შენაერთების ჯაშლის შედეგად, რომლებიც თავისთავად აქტიურნი არ არიან. ასეთი ახსნა უფრო ახლოს არის სიმართლესთან. მაგრამ აქ უნდა აღინიშნოს, რომ არააქტიურ ნივთიერებათა დაშლა, რომელიც იწვევს შაინდუცირებელ აქტიურ ნივთიერებათა წარმოშობას, არ შეიძლება იყვეს ქსოვილის მომკვლელი აგენტის სპეციფიკური მოქმედების შედეგი, რადგანაც მოკვლა თანაბარი წარმატებით შეიძლება რომელიც გინდა ხერხით. არააქტიური ნივთიერებების გადასვლა აქტიურში, ალბათ, არის შედეგი იმ სასიცოცხლო პროცესების დარღვევისა, რომლებიც ქიმიურ გარდაქმნებს ისეთნაირად წარმართავენ, რომ ჰიპოთეზური არააქტიური ნივთიერებანი არ იშლებიან. ცოცხალი ორგანიზატორის ქსოვილებში, პირიქით, მისი სასიცოცხლო პროცესები იწვევენ აქტიურ ნივთიერების წარმოშობასა და გამოყოფას.

ამრიგად, მოკვლულ ქსოვილებში ინდუცირების უნარის წარმოშობის ახსნის დროს (როგორც პირველი, ისე მეორე ახსნის დროს) იძულებული ვართ აღვიაროთ, რომ ნორმალური განვითა-

რეზიზანტის ინდუქციის პროცესში ძლიერ დიდ როლს თამაშობს ინდუქტორის ქსოვილების ცხოველმოქმედების მდგომარეობა. თუმცა მაინდუქტირებელი ნივთიერებანი შეიძლება წარმოიშენნ თითქმის ყველა ცხოველში და უჯრედში, მაგრამ ფაქტიურად ნორმალურ მდგომარეობაში ეს ნივთიერებანი ყველგან არ წარმოიშობიან ან ყოველ შემთხვევაში არ გამოიყოფიან. ამიტომ გამოკვლევის წინ იბადება ახალი ამოცანა: გამოირკვეს, თუ ცოცხალი ქსოვილის სახელდობრ რომელ მდგომარეობაზეა დაკავშირებული მაინდუქტირებელი ნივთიერების გამოყოფის (ან წარმოშობის) უნარი. ამ ამოცანის გადაწყვეტა სცადა ჰოლანდელმა მეცნიერმა ვერდემანმა. ამ ამოცანის გადაწყვეტა შეიძლებოდა სხვაგვარად, მაგრამ მეთოდებით, რომელთაც ხმარობენ უჯრედებსა და ქსოვილებში ცალკეული სიცოცხლის პროცესების შესასწავლად, კერძოდ კი იმ მეთოდებით, რომლებიც არკვევენ უჯრედებში და ქსოვილებში სიცოცხლეში მომხდარ ქიმიურ გარდაქმნებსა და ცალკე ნივთიერებათა შემცველობის ცვლილებებს. ვერდემანმა ყველა შესაძლო მეთოდთაგან აირჩია ჩანასახის სხვადასხვა ქსოვილებში სახამებლისა და გლიკოგენის შემცველობის განსაზღვრა. გლიკოგენის არსებობის განსაზღვრას იგი ახდენდა ჰისტოქიმიური გზით, ე. ი. მიკროსკოპულ ანათლებს, რომლებიც გავეთებული იყვნენ ჩანასახიდან, ამუშავებდა ისეთი რეაქტივებით, რომლებიც იძლევიან შედეგს იმ ადგილებში, სადაც გლიკოგენია. ბლასტულაში გლიკოგენი დიდი რაოდენობით არის კვერცხის მთელ ანიმალურ ნახევარში და აგრეთვე განაპირა ზონაშიც, იქ, სადაც განაპირა ზონა მომავალ ენტოდერმალურ მასალას ესაზღვრება, გლიკოგენის რაოდენობა თანდათანობით მცირდება და უჯრედთა მასებში ვეგეტატიურ პოლუსზე გლიკოგენი საერთოდ აღარ არსებობს. როდესაც ვერდემანმა გამოიკვლია გლიკოგენის განაწილება ჩანასახში გასტრულაციის სხვადასხვა სტადიაზე, დაინახა, რომ განაპირა ზონის იმ ნაწილებში, რომლებმაც განიცადეს ინვაგინაცია, ჩანასახის შიგნით, უეტრად ისპობოდა თითქმის მთელი გლიკოგენი. ყოველ გასტრულაშ და მოუტიკიდებლად იმისა, თუ რამდენად შორს არის წასული გასტრულაციის პროცესი, სწორედ იმ ადგილას, სადაც ბლასტოპორის ნაპირია, გადიოდა ძალიან მკაფიო საზღვარი, რომელიც განაპირა ზონის მასალას, გლიკოგენით მდიდარს, ჯერ ისევ ზედაპირზე მდებარეს, აცალკევებდა გლიკოგენით ძალიან დარიბ ქორდულ-მეზოდერმული მასალისაგან, რომელიც უკვე მდებარეობდა გასტრულის ზედაპირის ქვეშ.

ვინაიდან კარგად ვიცით, რომ განაპირა ზონის მასალა განუწყვეტლივ გადადის ბლასტოპორის ნაპირზე და ღრმად ჩადის ჩანასახის შიგნით, ამიტომ იძულებულნი ვართ გამოვიტანოთ დასკვნა, რომ ინვაგინაციის მომენტში ქორდ-მეზოდერმის უჯრედებში ისპობა მათში წინათ არსებული გლიკოგენი, სხეანაირად რომ ვთქვათ, აქ ხდება გლიკოგენის დაშლის ძლიერ ენერგიული პროცესები (გლიკოლიზისა). იმავე დროს ექტოდერმში გლიკოგენის არსებობა საერთოდ უცვლელი რჩება; მხოლოდ მედულარული ფირფიტის წარმოშობის დროს გლიკოგენის რაოდენობა ოდნავ მცირდება. ამრიგად თუ მოვძებნით განსხვავებას სასიცოცხლო პროცესების მსვლელობაში, ჩანასახის ორგანიზატორსა და სხვა ნაწილებს შორის, მაშინ არ შეიძლება არ მიიქციოს ყურადღება ქორდ-მეზოდერმის მასალის ენერგიულმა გლიკოლიზმა, რომელიც სწორედ იმ დროს ხდება, როდესაც ხდება მედულარული ფირფიტის ინდუქცია. თითქოს შეიძლება დასკვნის გამოტანა, რომ მაინდუცირებელ ნივთიერებას რაღაც კავშირი აქვს გლიკოგენთან. მართლაც, როგორც დავინახეთ, ფიშერმა და ვემპერიმაც სცადეს მედულარული ფირფიტის ინდუქციის მიღება გლიკოგენის საშუალებით. მაგრამ, როგორც უკვე აღნიშნულია, მოხდენილმა ექსპერიმენტებმა ბოლოსდაბოლოს დაამტკიცეს, რომ წმინდა გლიკოგენის თავისთავად არა აქვს ინდუცირების უნარი. მართლაც ასეც უნდა ყოფილიყო; ვერდემანიის ცდებიდან სომ გამოძინარეობს, რომ ინდუცირების უნარი გლიკოგენის არსებობაზე კი არ არის დაკავშირებული, არამედ იმის მოსპობაზე—გლიკოლიზზე. გამოდის, რომ ინდუცირების უნარი დაკავშირებულია ორგანიზმში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის გარკვეულ გამომქლავებაზე.

თვით ვერდემანიის თავის ცდების საფუძველზე იმ დასკვნამდე მივიდა, რომ ალბათ, ინდუცირების უნარი აქვს ყველა იმ ქსოვილს, რომელიც ენერგიული გლიკოლიზით ხასიათდება, ამასთან ერთად თვით გლიკოლიზი, ვერდემანიის აზრით, მხოლოდ მაჩვენებელია ნივთიერებათა ცვლის პროცესებისა, რომლებიც ქსოვილებში მიმდინარეობენ. ასეთი ვარაუდის შემოწმება შესაძლებელი იქნებოდა; თუ ინდუქციის უნარიანობას. გავუსთავადით იმ ქსოვილებს, რომლებიც წინასწარ ცნობილი არიან ენერგიული გლიკოლიზით. ფიზიოლოგ ვარბურგის მიერ წარმოებულნი გამოკვლევები გვიჩვენებენ, რომ ენერგიული გლიკოლიზი დამახასიათებელია განსაკუთრებით იმ უჯრედებისათვის, რომელნიც სწრაფად იზრდებიან; ასეთი გლიკოლიზი ხდება მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმის სხეულში, ზრდის განსაზღვრულ ცენტრებსა და ზონებში და აგრეთვე ავთვისებიან სიმ-

სიენებში. ამას გარდა, გლიკოლიზი ახასიათებს ზოგიერთ სხვა ქსოვილს, კერძოდ თვალის რეტინას. მართლაც, ვერდემანის ერთმა მოწაფემ შესძლო მედულარული ფირფიტის ინდუქცირება, ადრეული გასტრულის ბლასტულაში ვირთაგვის კიბოს სიმსივნისა და ქათმის სარკომის ნაჭრების ჩანერგვით. მეორე მხრით, უმანსკიმ მიიღო მედულარული ფირფიტის ინდუქცია იმით, რომ ახალგაზრდა ჩანასახში ჩანერგა მეორე ქსოვილი, რომელიც ხასიათდებოდა ენერგიული გლიკოლიზით. ჩანერგა სახელდობრ ახალგაზრდა, სწრაფად მოზარდი ნასახორეგენერირებული კიდურისა, რომელიც წარმოშობილი იყო გაზრდილი ტრიტონის კიდურების მოჭრის შემდეგ. ამრიგად მტკიცდება ვარაუდი, რომ ენერგიული გლიკოლიზის მქონე ქსოვილებს შეუძლიათ მედულარული ფირფიტის ინდუქცირება. მაგრამ მაინც იძულებული ვართ აღვიაროთ, რომ ინდუქცირების უნარი არ არის დაკავშირებული უშუალოდ გლიკოლიზზე, ვინაიდან გოლტფრეტერიცა და ვემაიერის ცდებიდან ჩვენ ვიცით, რომ ინდუქცირების უნარი აქვს არა მხოლოდ იმ ქსოვილებს, რომლებიც ხასიათდებიან ენერგიული გლიკოლიზით, არამედ ორგანიზმის თითქმის ყველა ქსოვილს, და, მეორე მხრით, ქსოვილი, რომელსაც ახასიათებს გლიკოლიზის მაღალი ინტენსიობა (როგორც რეტინა ვემაიერის მონაცემებით) აღმოჩნდა უფრო სუსტი ინდუქტორი, ვიდრე სხვა ქსოვილები.

როგორია ზოგადი დასკვნა ყველა ამ გამოკვლევებიდან? ცხადია ჯერ კიდევ არ გვაქვს შესაძლებლობა გადავწყვიტოთ, თუ რომელი ფიზიოლოგიურ პროცესზეა დაკავშირებული ინდუქტორის უნარი სტერინისებრი ნივთიერების ან მედულარული ფირფიტების წარმოშობი ნივთიერებების გამოყოფისა. გლიკოგენის დაშლა, ალბათ, სხვა არაფერია, თუ არა ამ ფიზიოლოგიური პროცესების ერთი მაჩვენებელია. თვით პროცესები კი, შესაძლოა ძალიან ზოგადი, ძირითადი ხასიათის პროცესებია, რომელნიც ეხებიან ჩანასახის უჯრედებისა და ქსოვილების უმთავრეს მნიშვნელოვან სასრცოცხლო თვისებებს. იმავე დროს ვერდემანის ცდებიდან დანამდვილებით შეიძლება დასკვნის გამოტანა, რომ ბუნებრივ ორგანიზატორებს ინდუქციის უნარი დაკავშირებული აქვთ ჩანასახის ამ ნაწილების განსახლებული სახით შეცვლილ ფიზიოლოგიურ აქტიობაზე და ამასთან ცვლილება მიმართულია ნივთიერებების ცვლის პროცესების გაძლიერებისაკენ.

დასასრულ, დასკვნად ამ თავისა, რომელიც მიძღვნა ინდუქტორის მოქმედების ბუნების გამოკვლევისადმი, რომელიც „მანდუ-

ცირებელი ნივთიერების“ აღმოჩენით დამთავრდა, უნდა დაემატოს კიდევ ერთი გაფრთხილება. როგორც დავინახეთ, უბრალო დასკრესით ან დასკრესითა და ცენტროფუგირებით, ხერხდება მიღება სითხისა, რომელიც შეიცავს მაინდუცირებელ ნივთიერებას. ვინაიდან ამ სითხის დასამზადებლად არ იყო ნახმარი ქსოვილებისათვის მავნე ნივთიერებანი (როგორც ნახმარი იყო ეთერი და პეტროლეინის ეთერი ორგანიზატორიდან მაინდუცირებელი ნივთიერებების ამოღების დროს), ამიტომ, ჩანასახი ამ სითხეში რომ მოვათავსოთ, შეიძლება ვსინჯოთ რა მოქმედება აქვს მაინდუცირებელ ნივთიერებას, როცა თხიერ მდგომარეობაშია. გოლტფრეტერმა ასეთი ექსპერიმენტი მოახდინა: მან ამოკრა ადრეული ჩანასახის მომავალი ექტოდერმის ნაპრები და უშუალოდ მოათავსა ასეთ ექსტრაქტში, ჩანასახის ქსოვილიდან გამოწურულში. ამ პირობებში არავითარი ინდუქცია არ ხდებოდა; ექტოდერმის ნაწილები ვითარდებოდა ისე, როგორც ჩვეულებრივ წყალში. მაგრამ ამ დროს ისინი ყოველმხრივ გარშემოხვეული იყვნენ სავსებით აქტიური „მაინდუცირებელი ნივთიერებით.“ როდესაც იგივე ექსტრაქტი შეადედეს გათბობის საშუალებით, მაშინ გამაგრებული ნივთიერების ნაპრებმა, რომლებიც ჩანერგილი იყვნენ ჩანასახის შიგნით, ძლიერ მძლავრი ინდუქტორობა გამოიჩინეს. არა გვგონია, შეიძლებოდეს დავეთანხმოთ, გოლტფრეტერს; რომელიც ფიქრობს, რომ ინდუქტორებს არ შეუძლიათ ინდუცირება, თუ ისინი თხიერ მდგომარეობაში არიან, რომ ინდუქციისათვის აუცილებელია, რომ თვითონ ინდუქტორი ბევრად თუ ცოტად მაგარ მდგომარეობაში იყოს. ჩვენი აზრით, ეს ცდები ერთხელ კიდევ ამტკიცებენ, რომ „მაინდუცირებელი ნივთიერებების“ აღმოჩენა ჯერ კიდევ არ სწყვეტს მთელ საკითხს ინდუქციის შესახებ. ნივთიერება „მაინდუცირებელი“ არა თავისთავად, არამედ მხოლოდდამხოლოდ ჩანასახის მთელ ცოცხალ სისტემასთან გარკვეული თანაფარდობით. ამ ცოცხალი სისტემისათვის სრულიად არ არის სულ ერთი, თუ როგორი გზით შედის ამ სისტემაში მაინდუცირებელი ნივთიერება. ამრიგად, ჩანასახის მთელი სისტემის მთლიანად შესწავლისაგან უნდა მოველოდეთ საკითხის გადაწყვეტას. იმ როლის შესახებ, რომელიც ეკუთვნის „მაინდუცირებელ ნივთიერებას“ ჩანასახის განვითარებაში.

ადრეული ჩანასახის ნაწილების თვითღივარენ- ციის უნარი

შპეშანისა და იმის მიმდევრების ექსპერიმენტები ისეთ შთაბეჭდილებას სტოვენ, რომ ორგანიზატორი განვითარების პირველ სტადიებზე და სხვა ინდუქტორები უგვიანეს სტადიებზე თამაშობენ სრულიად განსაკუთრებულ როლს ჩანასახის განვითარებაში, კერძოდ ყველა იმისი ორგანოებისა და ნაწილების განვითარების მიმართულების განსაზღვრაში. მაგრამ ის გარემოება, რომ რომელიმე ორგანოს შეუძლია ინდუქტორის ზეგავლენით წარმოიშვას ისეთი მასალიდან, რომელიც არ არის წინასწარ განკუთვნილი ასეთი განვითარებისათვის, სწორედ რომ ითქვას, ჯერ კიდევ ვერ ამტკიცებს იმას, ვითომც ამ ორგანოს ნორმალურადაც განვითარება ინდუქციის შედეგია.

ზოგიერთ ორგანოს შესახებ (მაგ. სმენის კაფსულა) ჩვენ მოვიტანეთ საბუთები მისა, რომ უინდუქციოდ ისინი არ ვითარდებიან; მაგრამ დანარჩენი ორგანოების შესახებ დაიბადა ეჭვი, ზომ არ არიან ისინი წინასწარ განსაზღვრული, თუნდაც არა გამძლე, არა საბოლოოდ, ინდუქციის პროცესებზე დამოუკიდებელი, არა იმდენად მტკიცეთ, რომ შეეძლოთ წინაღმდეგობა გაუწიონ გარემო პირობებს (როგორც შვემანის ძირითად ცდებში მედულარული ფირფიტის მომავალი მასალისა და კანის გაცვლა-გამოცვლით), მაგრამ იმდენად მაინც, რომ უინდუქტოროდაც შეეძლოთ განვითარება და განსაზღვრული ორგანოების წარმოშობა. ეჭვები წამოიჭრა, კერძოდ, მედულარული ფირფიტის შესახებ. ვითარდება იგი მართლა მხოლოდ ორგანიზაციული ცენტრის ინდუქციის შედეგად, თუ კიდევ უფრო ადრე, ვიდრე ორგანიზაციული ცენტრი დაიწყებდეს მოქმედებას; ჩანასახში უკვე არის მიდამო, რომელსაც აქვს უნარი გარკვეულ პირობებში და უინდუქციოდაც წარმოშვას მედულარული ფირფიტა. შვემანის ცდები ამტკიცებენ, რომ ორგანიზატორს შეუძლია მედულარული ფირფიტის ინდუცირება იმ მასალიდან, რომელსაც უნდა წარმოეშვას კანის ექტოდერმა. მაგრამ იმისათვის, რათა დავრწმუნდეთ, რომ მედულარული ფირფიტის ნორმალური განვითარებაც შედეგია ორგანიზატორის მოქმედებისა, საჭიროა ვცადოთ მოვაცილოთ ორგანიზატორი და მაშინ თვალი გავადევნოთ იმ მასალის

განვითარებას, რომელიც ნორმალურად განვითარების დროს უნდა წარმოიქმნას.

ორგანიზატორის მასალის ნაწილობრივი მოშორება მოახდინა შპემანის მოწაფემ, ლემანმა. ლემანმა ტრიტონს, კიდურული ზონის ზურგის ნაწილში ამოსჭრა ნაჭრები, ე. ი. ქორდულ-მეზოდერმის მასალა. სამწუხაროდ საკმარისად დიდი ჭრილობებიც კი ძლიერ სწრაფად იხურებიან, ჭრილობის კიდეების დაახლოვებისა და შეხორცების გამო. მაგრამ ლემანმა მინც შესძლო რამდენიმე ჩანასახების მიღება, რომლებსაც ჰქონდათ ბევრად თუ ცოტად დიდი დეფექტები პირველადი ნაწლავის სახურავში გარღვევების სახით ქორდულ-მეზოდერმული შრის მასალაში. ამრიგად მედულარული ფირფიტის ცალკეულ ნაწილებს არ ქონდათ ორგანიზატორის მასალის ქვეშსავები. მოლოდინის წინააღმდეგ, მედულარული ფირფიტა ყველა შემთხვევაში ვითარდებოდა თითქმის ნორმალურად. მართალია, ზოგიერთი დეფექტი იყო აღმოჩენილი: ქორდ-მეზოდერმის გარღვევის შემთხვევაში მედულარული ფირფიტა აქა-იქ უფრო თხელი იყო; მორგვები, მედულარული ფირფიტის ირგვლივ, ცუდად ვითარდებოდა; მედულარულ ფირფიტაში უჯრედები ისე წესიერად არ იყო დალაგებული, როგორც ნორმალურ მედულარულ ფირფიტაში. მაგრამ ეს დეფექტები სრულიად არ ესაბამებიან იმ დეფექტებს, რომლებიც ქორდ-მეზოდერმაში იყვნენ. ლემანის შრომაში განსაკუთრებით საინტერესო ის არის, რომ მედულარული ფირფიტების სხვადასხვა ნაწილებმა გამოამჟღავნა აბათანებარ ხარისხი დამოკიდებულებისა თავიანთი ქვეშსავებ ქორდო-მეზოდერმასთან. იმ დროს, როდესაც მედულარული ფირფიტის უკანა ნაწილში, მომავალი ზურგის ტვინის მიდამოში, დეფექტები თუმცა დაახლოვებით ესაბამებოდა ორგანიზატორის დეფექტებს, მედულარული ფირფიტის წინა ნაწილში ასეთი დამოკიდებულება სრულიად არ არსებობდა. ალბათ, მედულარული ფირფიტის მასალა თავის განვითარებაში მთლიანად არ არის დამოკიდებული იმ გავლენაზე, რომელიც ორგანიზატორს აქვს მასზე; ალბათ, აქ არსებობს ნერვული სისტემის განვითარებისათვის რალაცნაირი ტენდენცია, ორგანიზატორისაგან დამოუკიდებლივ. ეს ტენდენცია განსაკუთრებით დიდია იმ მიდამოში, რომელიც წარმოშობს ჩანასახის თავის ტვინს. ამ მიდამოში, ლემანის მონაცემებით, განვითარება ხდება თითქმის დამოუკიდებლივ, ე. ი. დეტერმინირებულად ჯერ კიდევ გასტრულაციის დაწყებამდე. მაგრამ ორგანიზატორიც, ლემანის აზრით, ასრულებს განსაზღვრულ როლს

განვითარებაში: იმ შემთხვევებში, როდესაც მეზოდერმაში ერთ მხარეზე იყო ძლიერ დიდი დეფექტები, მაშინ ამ მხარეზე უფრო ცოტა მასალა განიცდიდა დიფერენციაციას როგორც მედულარული ფირფიტა, და უფრო მეტი მასალა კი დიფერენციაციას განიცდიდა როგორც კანი. ამიტომ ლემანი ფიქრობს, რომ ადრეული ჩანასახის ექტოდერმულ მასალაში მედულარული ფირფიტის მხოლოდ ცენტრალური ნაწილი არის ბევრადთუცოტად მაკრად განსაზღვრული. ამ ნაწილის ცენტრი დევს მომავალი თავის ტვინის მიდამოში. მედულარული ნასახის პერიფერიაზე ეს ადრეული წინასწარი განსაზღვრა თანდათანობით ისპობა. ამრიგად ორგანიზატორის მოქმედება განსაზღვრავს მედულარული ფირფიტის სახელდობრ ამ პერიფერიული ნაწილების დეტერმინაციას, და ამასთან ერთად ჩანასახის იმ ნაწილის საზღვრებს, რომელიც დიფერენცირდება, როგორც მედულარული ფირფიტა.

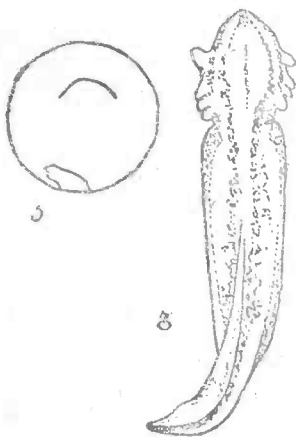
კიდევ უფრო შორს მიდის ფოგტის სკოლის ექსპერიმენტები. კვერცხის დეტერმინაციის შესწავლას ფოგტი ეცადა სხვა მეთოდებით, ვიდრე ის მეთოდები, რომლებსაც ხმარობდა შპემანი. შპემანი გადანერგავდა ჩანასახის პატარა ნაწილებს, სწავლობდა ჩანასახოვანი მასალის ყოველი ცალკეული ნაწილის თვისებებს, მაგრამ შესაძლოა, რომ ეს მეთოდი სავსებით უნაკლო არ არის იმისათვის, რომ გამოააშკაროს მთელი სისტემის თვისებები (კვერცხისა ან ჩანასახის) მთლიანად. შესაძლოა, მთელ სისტემას მთლიანათ აქვს უფრო განვითარებული სტრუქტურა, ვიდრე ეს შეიძლება წარმოვიდგინოთ ცალკეული პატარა ნაწილების ქცევის შესწავლის დროს.

ერთი მეთოდი, რომელიც ხმარებული იყო მთელი სისტემის აგებულების შესასწავლად, იმაში მდგომარეობს, რომ სხვადასხვა სტადიაში მყოფ ჩანასახს აშორებდნენ პატარა ნაწილებს. თუ რომელიმე ნაწილისა ან ორგანოს განვითარება, თუმცა არასაბოლოოდ, დამოკიდებულია ჯერ კიდევ გასტრულაციამდე ადრეული ჩანასახის განსაზღვრულ ნაწილებზე, მაშინ ამ ნაწილების მოშორება უფრო გვიან სტადიაზე მყოფი ჩანასახის აგებულებაში უნდა იწვევდეს გარკვეულ დეფექტებს.

ასეთი ექსპერიმენტები ფოგტის ხელმძღვანელობით სისტემატურად ნაწარმოებია სუზუკის მიერ. სუზუკი აშორებდა ჩანასახის პატარა ნაწილებს თერმოკაუტერის საშუალებით, რომელიც ამოწვავს ცოცხალი ქსოვილების ნაწილებს ელექტრობის დენით. დამწვარი მასალა კვდებოდა და ამოვარდებოდა ხოლმე ჩანასახის შეზღვევნილობიდან. ჩანასახის მეზობელი ნაწილები მიიწვედა დეფექ-

ტისაკენ და ჭრილობა საკმარისად სწრაფად იკურნებოდა. სუზუკი აკეთებდა ოპერაციებს ბლასტულისა და ადრეული გასტრულის სტადიებზე, ე. ი. იმ სტადიებზე, რომლებშიც შპემანით ჯერ კიდევ არ არის ჩანასახის ცალკეული ნაწილების საბოლოო დეტერმინაცია. სუზუკი სპეციალურად სწავლობდა კიდურის ზონის დეტერმინაციის მდგომარეობას, ე. ი. აკეთებდა დეფექტებს მომავალი მეზოდერმის მიდამოში, კერძოდ იმის გვერდითი ნაწილებში, სადაც განსაკუთრებით ადვილი იყო თვალის დევნება ოპერაციის შედეგებზე, ვინაიდან ჩანასახის მეორე მხარე ყოველთვის გამოდგება შედარებითათვის.

ერთი ასეთი ოპერაცია ნაჩვენებია მე-37 ნახატზე. დეფექტი გაკეთებული იყო კიდურული ზონის თითქმის მუტლის ნაწილში, იქ



ნახ. 37. ბლასტოზოის ქვედა ტუჩის არეში მომავალი მეზოდერმის მოშორების შედეგები. ა. ოპერაციის სქემა; ბ—ჩანასახი, რომელსაც ტუჩის მიდამოში აქვს დეფექტები ოპერირებულ მხარეზე, კულის მიდამოში.

სადაც არსებობს მასალა სხეულის უკანა ნაწილისათვის და კულის კვირტი, როგორც სურათზე ჩანს, განვითარებულ მატლს ამ მიდამოში ემჩნევა დეფექტები. ეს დეფექტები გამოიხატება მეზოდერმის რაოდენობის შემცირებაში ოპერაციის მხარეზე, რის გამოც მატლის კუდი მოხრილია მარცხნივ. მართლაც, მატლის ორგანოები, რომ-

ლების მასალა მოშორებული იყო, არ არიან საესეებით მოსპობილი. კიდურ ზონას კი აქვს ასიმილატორული ინდექციის უნარი და შეუძლია თავი შეივსოს კიდევაც საესეებით სხვისი მასალით. მაგრამ მაინც, ამ სისტემის ფარგლებში, როგორც ამ ექსპერიმენტიდან ჩანს, არის რალაცნაირი განსხვავება, რომელიც დაკავშირებულია ჩანასახის განსაზღვრული ნაწილების წარმოშობაზე. ცალკეული ნაწილების მთელი დაგეგმვა მთლიანად რომ მომხდარიყო ოპერაციის სტადიის შემდეგ, მაშინ ვერ მივიღებთ დეფექტებს, რომლებსაც ვხედავთ სინამდვილეში.

მე-38 ნახატზე გამოსახულია მატლი, რომელსაც დეფექტი გაკეთებული ქონდა უფრო წინ. ამისდა მიხედვით გაზრდილ ჩანასახს დეფექტები ლოკალიზებული ქონდა წინა ბოლოსთან უფრო ახლოს. ამ ჩანასახს კული უფრო ნაკლებად მოეხარა, სამაგიეროდ სხეულის ორგანოების მოცულობა შემცირებული აქვს. ეს უფრო შესამჩნევია წინა თირკმლის და წინა კიდურის მასალაზე, და აგრეთვე მთელ ზურგის მუსკულატურაზე. არც ამ ცდაში აკლია არც ერთი ორგანო, მაგრამ დეფექტი ნათლად არის ლოკალიზირებული და მასთან ერთად ლოკალიზირებულია სწორედ იმ მიდამოში, რომელშიც მოკლული იყო ჩანასახის მასალის ნაწილი. სუბუქის ზოგიერთ ცდაში წინა კიდურების დასუსტება დაყვანილი იყო მათ მთლიან მოსპობამდეც კი.

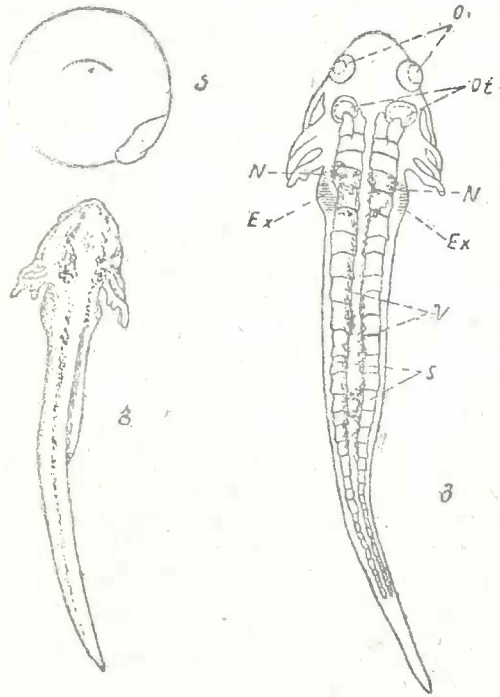
კიდევ უფრო წინ გაკეთებული ოპერაცია იწვევს მატლის დეფექტს კისრის, კეფისა და სხეულის წინა ნაწილის მიდამოში. თავი იხრება ოპერაციის მხარესკენ (ნახ. 39).

ეს ექსპერიმენტები გვიჩვენებს, რომ თუმცა გასტრულაციის დაწყებამდე ჩანასახს კიდურ ზონაში ჯერ კიდევ არა აქვს წინასწარ განსაზღვრული მასალა გარკვეული ორგანოების განვითარებისათვის, მაგრამ ამისდა მიუხედავად უკვე ამ დროს ხდება ნაწილების რალაცნაირი განაწილება, ვინაიდან დეფექტები რჩება შეზღუდული გარკვეულ ფარგლებში, და არა ვრცელდება თანაბრად მთელ ჩანასახზე.

კიდევ უფრო საინტერესოა ცდები, რომლებიც ფოტომა აწარმოვა საესეებით ახალი მეთოდით. მან გამოიქმუშავა მეთოდი, რომლის საშუალებითაც შესძლო ამფიბიების ჩანასახის განსაზღვრული ნაწილების განვითარების დროებითი შეფერხება.

ამნაირად, ჩანასახისათვის დეფექტების მიუყენებლად, განვითარების პროცესის ზოგადი მსვლელობიდან იგი რიცხავდა ჩანასახის ზოგიერთ ნაწილებს, რომლებიც შეიცავდნენ მთელი რიგი ორგანოების მა-

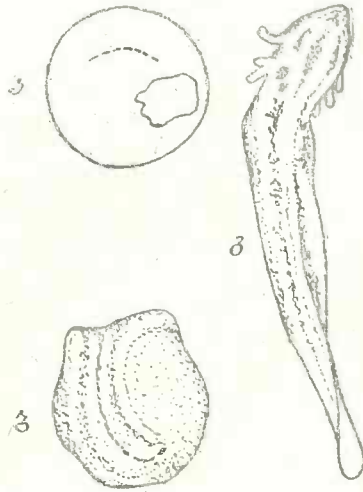
სალას, რომლებთაც შეეძლოთ რაიმე რეგულაციის პროცესების გამოწვევა. ამ მიზნის მისაღწევად ფოგტი სარგებლობდა ორი ხერხით. პირველი ხერხი მდგომარეობდა იმაში, რომ ჩანასახს ნახევრამ-



ნახ. 38. წინ, უფრო ახლო არეში მდებარე მეზოდერმის შოტრღების შედეგები. ა—ოპერაციის სქემა; ბ—ჩანასახი, რომელსაც ოპერაციის მხარეზე აქვს სხეულის დეფექტები; გ—იმავე ჩანასახის შინაგანი ორგანოების რეკონსტრუქცია. O—თვალები; Ot—სმენის ბუშტუკები; Ex—კილურის ნასახი; N—პირველადი თირკმელი; S—სომიტები (მეზოდერმული სეგმენტები); V—პირველადი თირკმლების სადინარები.

დე ჩასტენავდა ხოლმე ნახევრად მრგვალ ფოსოში, საოპერაციო აბაზანის ცვლის ფსკერში. ფოსოს ფოგტი აკეთებდა იმდენად პატარას, რომ კვერცხი შიგ მჭიდროდ ჩაღიოდა; როგორც აღვნიშნეთ, ამ პირობებში ფოსოში ჩაჭედილი ჩანისახის ნახევარის განვითარება ფერხდებოდა იმის გამო, რომ უანგბადი ველარ აღწევდა, ალბათ, ამ

ნახევრამდის. იმის შემდეგ კი, როცა ჩანასახს ამოიღებდნენ ზოლმე ფოსოდან, ჩანასახის ნახევარი წინათ უნებად მოკლებული, კვლავ



ნახ. 39. კიდევ უფრო წინა არეში მდებარე მეზოდერმის მოცილების შედეგი. ა—ოპერაციის სქემა; ბ—ჩანასახი იმ დროს, როცა ჩნდება მედულარული ფირფიტა—ოპერაციის მხარეზე ჩანს მნიშვნელოვანი დასუსტება; გ—ჩანასახი, რომელსაც დეფექტი აქვს კისრის მიდამოში ოპერაციის მხარეზე.

იწყებდა განვითარებას, მაგრამ რა თქმა უნდა, მხოლოდ იმ სტადიიდან, რომელზედაც შეჩერებული იყო მისი განვითარება. სავალდებულო არ არის ცვილში ყოველთვის ჩანასახის ქვედა ნახევრის ჩატენვა; შეიძლება ფოსოში ჩანასახის ჩატენვა ყოველი-მხარეთი, მხოლოდ მაშინ საოპერაციო აბაზანა ისე უნდა დიხაროს, რომ ჩანასახი დედამიწის მიმზიდველობის ძალის მიმართ ნორმალურ ორიენტაციაში იდოს; წინააღმდეგ შემთხვევაში კვერცხის გული ჩანასახში ადგილს შეიცვლის და ეს დაარღვევს ექსპერიმენტის პირობებს. მეორე ხერხი, რომელიც ხმარებული იყო კვერცხის ნაწილის განვითარების შესაფერხებლად, დამყარებულია ჩანასახზე დაბალი ტემპერატურის მოქმედებაზე. ფოგტმა გააკეთა კამერა, რომელიც ორად არის გაყოფილი თხელი ვერცხლის ფირფიტით. კამერის ერთ ნახევარში გადის ცივი წყალი (2—5°), მეორე ნახევარში—თბილი (19—22°).

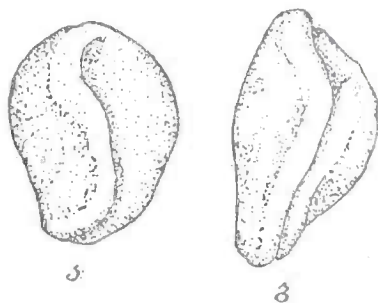
ფერცხლის ფირფიტაში გაკეთებულია მრგვალი ხერხელები, სწორედ იმოდენები, რომ შიგ შევიდეს ამფიბიების ადრეული ჩანასახები. როდესაც ხერხელებში ჩასმულია ჩანასახები, მაშინ ორი განყოფილების წყალი აღარ ერევა ერთმანეთს და ჩანასახი თავისი ერთი მხარით ცივ წყალშია და მეორეთი კი — თბილში. ჩანასახის იმ ნახევარში, რომელიც ცივშია, განვითარება ფერხდება, მაგრამ მეორე ნახევარში, რომელიც თბილშია, ნორმალურად მიდის. 3—4 დღის შემდეგ რჩება მედულარული მორგვეები, რომლებიც არღვევენ ჩანასახის სწორ მრგვალ ფორმას; ამიტომ საჭირო ხდება ჩანასახის ამოღება აპარატიდან და ამის შემდეგ ჩვეულებრივ პირობებში მოვლა.

ორივე პროცედურის შედეგად წარმოიშობა ჩანასახები, რომელთაც ერთი მხარე განვითარების ხარისხით ბევრად ახალგაზრდა აქვთ ვიდრე მეორეზე. ორ ნახევარს შორის საზღვარი შეიძლება ძლიერ მკვეთრი იყოს; განსხვავება განვითარებაში იმდენად დიდია, რომ ერთ ნახევარში უკვე იწყებს ჩასახვას მედულარული მორგვეები, მაგრამ მეორეში ჯერ კიდევ არ იწყება გასტრულაცია.

ძალიან დამახასიათებელია ჩანასახის აგებულება, რომელთაც ერთი ნახევრის განვითარება შეფერხებული აქვთ. მე-40 ნახატზე მ გამოხატავს ერთ ასეთ ჩანასახს, რომელსაც მარჯვენა ნახევრის განვითარება შეუფერხეს. როგორც ჩანს, მარცხენა მხარეზე უკვე წარმოშობილია მედულარული ფირფიტა მედულარული მორგვით. მაშინ როდესაც მარჯვენა ნახევარზე კვლიც არ არის მედულარული ფირფიტის განვითარებისა. მაგრამ ძლიერ საინტერესო ის არის, რომ წარმოშობილ მედულარულ ფირფიტას აგებულება მთლიანის კი არა აქვს, თუნდა პატარა მედულარული ფირფიტისა, არამედ ნორმალური მედულარული ფირფიტის ნახევრისა. ვღებულობთ ისეთ შთაბეჭდილებას, თითქოს ძირითადად მედულარული ფირფიტის ნაწილების განლაგება მის გარშემომხვევ მორგვებთან აღნიშნული იყო. ჯერ კიდევ ექსპერიმენტის დაწყებამდე, მაგრამ ჩანასახის მარჯვენა მხარის განვითარების შეფერხებამ აქ ხელი შეუშალა უკვე აღნიშნული სტრუქტურის გამოვლინებას.

კიდევ უფრო თვალსაჩინოა მეორე შემთხვევა, რომელიც ნაჩვენებია მე-40 ნახატზე — ბ. აქ შეფერხებული იყო განვითარება მედულარული ფირფიტის ნახევრისა კი არა, არამედ მედულარული ფირფიტის წინა მარჯვენა ნახევრისა; ვინაიდან გამყოფმა ხაზმა გაიარა ირიბად, გამთბარ და გაცივებულ ნახევრებს შორის. ამის შედეგად განვითარდა მედულარული ფირფიტის მხოლოდ ის ნაწილები, რომ-

მელთა მასალა იმყოფებოდა ჩანასახის გამთბარ ნახევარზე. კვლავ ვღებულობთ შთაბეჭდილებას, რომ ეს ნაწილები რალაცნაირად უკვე განსხვავდებოდა იმ ნაწილებისაგან, რომლებიც ჩანასახის გაცივებულ ნახევარზე იყვნენ. აღწერილი მეთოდით ფოტო მ ა მოახერხა და მიღ-



ნახ. 40. ჩანასახის ნაწილების განვითარების შეფერხება დაბალი ტემპერატურით. ა. შეფერხებულია მარჯვენა ნახევრის განვითარება; ბ—შეფერხებულია ჩანასახის წინა-მარჯვენა ნაწილის განვითარება.

წია იმას, რომ ვითარდებოდა ჩანასახის რაგინდარა ნაწილი, განვითარებაშეფერხებული ნაწილისაგან განცალკევებული, აგრეთვე რაგინდარა სიბრტყით. მან, მაგალითად, მიიღო ისეთი ჩანასახებიც, რომელთაც გაუვითარდათ მედულარული ფირფიტის მხოლოდ წინა ნაწილი, მაშინ როდესაც მედულარული ფირფიტის უკანა ნაწილი არა ჩანდა, გასტრულაცია არა ხდებოდა და (ფოტო მ-ის მონაცემებით) ქორდისა და მეზოდერმის მასალა, რომელიც ნორმალურად ჰქმნის მედულარული ფირფიტის ქვეშააგებს, იღო ჩანასახის ზედაპირზე როგორც ბლასტულის სტადიაში. ეს შემთხვევა საინტერესოა რარი მხრით: ერთი მხრით იგი გვიჩვენებს, რომ გამთბარ ნახევარში განვითარდა ჩანასახის მხოლოდ ეს ნაწილები, რომლებიც უნდა განვითარებულიყვნენ ამ მასალიდან ნორმალური განვითარების დროს; მეორე მხრით, იგი კიდევ იძლევა ერთ მითითებას იმაზე, რომ მედულარულ ფირფიტას შეუძლია განვითარდეს ცოცხალთუბევრად ნორმალურად მაშინაც კი, როდესაც ქვეშააგება ორგანიზატორის მასალისა—ქორდამეზოდერმის მასალისა—ძლიერ არის დარღვეული. ყველა ეს მონაცემი ახდენს შთაბეჭდილებას, რომ ჯერ კიდევ გას-

ტრულაციამდე, ე. ი. ორგანიზატორის მოქმედების დაწყებამდე, და-
ლაგება ჩანასახის მომავალი ნაწილებისა უკვე აღნიშნულია, რომ ჩა-
ნასახის ყოველ ნაწილს უკვე აქვს განვითარების განსაზღვრული მი-
მართულება, რომელსაც იგი კიდევაც ახორციელებს, თუ ეს განვი-
თარება არ ირღვევა რომელიმე გარეგანი ზეგავლენით (გადანერგული
ორგანიზატორის გავლენა, გადატანა ამ ნაწილისა სხვა ადგილზე და
სხვა).

ამ საკითხში ვადამწყვეტი თითქოს ისეთი ექსპერიმენტი უნდა ყო-
ფილიყო, რომლის დროსაც შესაძლებელი იქნებოდა ჩანასახის და-
ნარჩენ ნაწილებიდან გამოცალკეება იმ ნაწილისა, რომლის, დე-
ტერმინაციის გამორკვევაა სასურველი და ამავე დროს მას მიე-
ცემოდა ისეთი პირობები, რომლებშიაც შესაძლოა იმის შემდეგი
განვითარება.

უფრო გვიანი ჩანასახებისა და გაზრდილი ცხოველების პატარა
ნაწილების აღსაზრდელად არსებობს ე. წ. ქსოვილების კულტურის
მეთოდი, რომლის დროსაც ქსოვილის ნაწილები თავსდება სისხლის
შედედებული პლაზმის წვეთში. მაგრამ სამწუხაროდ ეს მეთოდი გა-
მოუსადეგარია ჩვენი მიზნებისათვის, როგორც ეტყობა, გარემო, რო-
მელიც იმართება ქსოვილების კულტურისათვის (შედედებული სისხლის
პლაზმა), არ იძლევა დამაკმაყოფილებელ პირობებს ძლიერ ადრეუ-
ლი ჩანასახების სიცოცხლისათვის (სასურველ შედეგებს მოკლებული
ცდები ჩატარებული იყო გ ე ი ნ ი ც ი ს ა და მ ა ნ ჰ ო ლ დ ი ს მიერ). ამას
გარდა, ქსოვილების კულტურაში ქსოვილი ადვილად იშლება ცალ-
კეულ უჯრედებად, რაც სრულიად არ უპასუხებს აქ დასმულ ამოცა-
ნას. იმისათვის რომ შესწავლილი იქნას ადრეული ჩანასახის ნაწილე-
ბის დამოუკიდებელი განვითარების უნარი, საჭიროა გამოგვენახა
სპეციალური მეთოდები. ამჟამად არსებობს ორი ასეთი ძირითადი
მეთოდი.

პირველი მეთოდი. იმაში მდგომარეობს, რომ ჩანასახის იზოლირე-
ბულ ნაწილებს ათავსებენ იმავე ან ახლობელ გვარის უფრო უფროსი
ცხოველის რომელიმე ღრუში. ამისათვის შეიძლება გამოყენებული
იქნას სხვადასხვანაირი ლიმფური ღრუები სხეულში; მაგრამ გამოყე-
ნებული იყო აგრეთვე ხელოვნური ღრუც, რომელიც მიღებული იყო
უფროსი მატლის თვალის კაკლის ამოგდებით. თვალის კაკალს იღე-
ბენ რქოვანი გარსის ზედა კიდის ზევით გაკეთებულ განაჭერში და
ტრანსპლანტატს დებენ დაცარიელებულ ორბიტაში. რქოვანი გარსი
გარედან ეფარება ამ ღრუს. ორბიტის ღრუში ტრანსპლანტატს აქვს
სავსებით დამაკმაყოფილებელი პირობები განვითარებისათვის. დამ-

ტკიცებული იყო, რომ პატრონის ქსოვილი სრულიად არ მოქმედობს ტრანსპლანტატზე. ამიტომ მანვე გავლენები დაყვანილია მინიმუმზე. დიდბ ზნის განმავლობაში ხდება ტრანსპლანტატის დიფერენციაცია, კვდომის რომელიმე ნიშნების შეუმჩნეველად. რასაკვირველია ტრანსპლანტანტი ორბიტაში არ არის სავსებით იზოლირებული დანარჩენი სხეულისაგან, მაგრამ პატრონისა და ტრანსპლანტატის ხნოვანებაში განსხვავების გამო ძნელია იმის დაშვება, რომ პატრონის ქსოვილებს შეუძლიათ გავლენა მოიხდინონ გადანერგული მასალის განვითარებაზე ვარკვეული მიმართულებით. მით უმეტეს, რომ ამ პირობებში შემჩნეული იყო ძალიან მრავალნაირი ქსოვილების განვითარება.

ასეთი მეთოდით ნაწარმოებია სისტემატური ცდები ჩანასახის ყოველ ნაწილში ჩანერგული განვითარების მიმართულების შესასწავლად. რასაკვირველია, უფრო საინტერესოა, ის ცდები, რომლებშიც ტრანსპლანტანტები აღებული იყო ბლასტულისა და ადრეული გასტრულის ჩანასახებიდან. სწორედ ამ სტადიების შესწავლამ უნდა გადაწყვიტოს წინააღმდეგობა შპემანის ცდებსა და ფოგტის ცდებს შორის.

ამგვარი ცდები ნაწარმოები იყო სამი ავტორის — დიურკენის, კუშეს და ბაუცმანის მიერ. დასახელებულმა ავტორებმა მიიღეს სავსებით ერთნაირი და ძლიერ საინტერესო, მოულოდნელი შედეგები. ტრანსპლანტაციის მიზნით ისინი იღებდნენ ბლასტულისა და ადრეული გასტრულის პატარა ნაკვეთებს, რომელთა მდებარეობა მთლიანი კვერცხისადმი და ბლასტოპორის ზედა ტუჩისადმი ზუსტად იყო განსაზღვრული.

ფოგტის მიერ შედგენილი გეგმა, მომავალი ორგანოების დაღვების შესახებ, შესაძლებლობას იძლევა სწრაფად განისაზღვროს პროსპექტული მნიშვნელობა გამოსაკვლევად აღებული ყოველი ნაწილისა. თუ შევადარებთ ყოველ ტრანსპლანტანტის პროსპექტულ მნიშვნელობას იმ დიფერენციაციას, რომელსაც იგი ამჟღავნებს კულტივირების რამდენიმე დღის შემდეგ, მაშინ შეიძლება გამოკვლევა, თუ რამდენადაა ბლასტულის ყოველი ნაწილის ნორმალური ბედი დამოკიდებული იმ მიზეზებზე, რომელნიც ჩასახულნი არიან თვით მასში.

ძირითადი შედეგები ამ ექსპერიმენტებისა ასეთია: პირველყოფლისა ყოველ ტრანსპლანტატში, კულტივირების დროს, ხდება პროგრესიული დიფერენციაცია თუნდაც სულ მცირე. არ არის; მაშასადამე, ჩანასახის ისეთი ნაწილები, რომელისათვისაც თვით ფაქტი შემდეგი განვითარებისა იყოს შედეგი სპეციფიკური ვარეგანობა ზეგავლენისა. რაც შეეხება წარმოშობილი დიფერენციაციის მიმარ-

თულებას, უნდა ითქვას, რომ ტრანსპლანტატორების უმრავლესობისათვის ეს მიმართულება არ შეესაბამებოდა მათს პროსპექტულ მნიშვნელობას. მხოლოდ ორგანიზატორის მასალამ — ბლასტობორის ზედა ტუჩისამ, — თავისი პროსპექტული მნიშვნელობის თანახმად, წარმოიშვა ქორდა და მუსკულატურა. დანარჩენმა ნაწილებმა კი: მომავალმა მედულარულმა ფირფიტამ, მომავალმა კანის ექტოდერმამ, მომავალმა ენტოდერმამაც კი, არ წარმოიშვეს ის ორგანოები, რომლებიც უნდა წარმოეშვათ ნორმალური განვითარების დროს, ე. ი. ნერვული სისტემა, კანი, ნაწლავის ეპითელიუმი და აგრეთვე, უმეტეს შემთხვევაში, ქორდა და მუსკულატურა. ამრიგად ქორდა და მუსკულატურა წარმოიშენენ გამოსაკვლევად აღებულ ყველა ნაწილისაგან. მეორე მხრით, დიფერენციაციები, რომლებიც ახასიათებენ ნორმალურად გამოკვლეულ მასალას, არ გამოჩეკავენდნენ; კერძოდ არ განვითარდა ტვინოვანი ქსოვილი. ძნელი დასაშვებია, რომ ამ ცდებში ადგილი ჰქონდეს ინდუქციას, მით უმეტეს, რომ ცალკე ტრანსპლანტატების ფარგლებში მაინც ხდებოდა სხვადასხვა ქსოვილის განვითარება. ამიტომ იძულებულნი ვართ ვიფიქროთ, რომ ტრანსპლანტატი ამ ცდებში ასრულებდა საკუთარი განვითარებისათვის ტენდენციებს, რომ იგი, ვითარდებოდა თვითდიფერენციაციის (თუნდა შედარებითი) გზით. მაგრამ ამ თვითდიფერენციაციას საერთო არაფერი აქვს იმ თვითდიფერენციაციასთან, რომელსაც სცნობენ პრეფორმაციის თეორიის მომხრენი. ცდებში დადასტურებული თვითდიფერენციაცია ჩანასახის ცალკეული ნაწილების განვითარების ნორმალური მიმართულებისათვის უცხოა, მათი პროსპექტიული მნიშვნელობისათვის.

საინტერესოა, რომ გვიანი ვასტრულის სტადიის გამოკვლევის დროს, კუთხემ იმავე მეთოდით მიიღო ოდნავ სხვანაირი შედეგები. თუმცა აქაც ემჩნეოდა ტრანსპლანტაციის პროსპექტული მნიშვნელობისათვის უცხო დიფერენციაცია, მაგრამ ამასთან ერთად ხდებოდა თვითდიფერენციაცია პროსპექტული მნიშვნელობის შესაბამისი. მაგალითად, მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალიდან განვითარდა ტვინის ნაწილები. ამ სტადიაზე ქორდა განვითარდა ჩანასახის მხოლოდ იმ ნაწილებისაგან, რომლებსაც ნორმალური განვითარების დროსაც უნდა წარმოეშვათ ქორდა. ეს საცვებით ეთანახმება შპემანის ძველ მონაცემებს, რომელთა თანახმად ვასტრულაციის დასასრულს ხდება საბოლოო დეტერმინაცია ჩანასახის ცალკეული ნაწილებისა. ადრეული ჩანასახების ქსოვილის პატარა ნაკვეთების კულტივირების ცდა გაზრდილი ცხოველის ბუნებრივ ორუბებში აწარმოვა გოლტფრეტერმა.

(მანპოლდის მოწაფემ). ამისათვის იგრ იყენებდა ან კანქვეშა ლიმფურ ღრუებს, ან უფროსი მატლების სხეულის ღრუებს. ორივე შემთხვევაში გოლტფრეტურმა ადრეული ჩანასახის იზოლირებულ ნაკვეთებს შეამჩნია საკმარისად მაღალი დიფერენცირება. ამასთან ერთად განვითარება მხოლოდ ორგანიზატორის ნაკვეთების მასალისა. კი არა ხდებოდა, არამედ ჩანასახის სხვა ნაწილების ნაკვეთებისაც. კერძოდ ხდებოდა ტვინის ნაწილების განვითარება როცა იზოლირებული იყო მომავალი ექტოდერმის ნაკვეთები. ამრიგად, ამ ცდებშიაც ნერვული სისტემის განვითარება შესაძლებელი იყო ორგანიზატორის ან მისი ნაწილების უქონლადაც.

მაგრამ არ შეიძლება ვიფიქროთ, რომ გაზრდილი ცნოველის სხეულის ღრუში კულტივირება არის კულტივირება აბსოლუტურად ინდიფერენტულ გარემოში, რომელსაც სრულად არ შეუძლია გავლენა იქონიოს იზოლირებული ნაწილების განვითარებაზე. ამიტომ დამოუკიდებელი მნიშვნელობა აქვთ იმ ცდების შედეგებს, რომლებშიაც ჩანასახის ნაწილები მთლიანად იყო გამოყოფილი ორგანიზმიდან და უბრალოდ მოთავსებული იყო თხიერ გარემოში. არსებობს ორი ვარიანტი ამ მეთოდისა. პირველი ვარიანტის თანახმად, რომელიც ნახმარი იყო ეკმანის მიერ, ჩანასახის გამოსაკვლევ ნაწილებს ახვევენ ჩანასახოვანი კანის ეპითელიუმის ნაჭერში, რომელსაც შეუხორცდება ხოლმე კიდევები და წარმოშობს დანშულ ბუშტუკს. ასეთი ბუშტუკის შიგნით, ახალგაზრდა მთლიანი ჩანასახის ნაჭრები ძალიან კარგად ვითარდება. ალბათ აქ იქმნება პირობები, ძალიან მახლობლნი, მსგავსნი იმ პირობებისა, რომლებიც ჩანასახის შიგნით არსებობენ. ასეთ ბუშტუკში ეკმანმა მოახდინა კულტივირება ჩანასახის გულის ნასახისა და მიიყვანა იგი იმ სტადიამდე, როდესაც დაიწყო გულის მუსკულატურის შეკუმშვა და გულის პულსაცია. ამ პირობებში სავსებით შესაძლოა დიფერენციაცია ძლიერ ახალგაზრდა ჩანასახების ნაწილებისა, რომელთაც ჯერ კიდევ არ მიუღწევიათ გასტრულაციის სტადიამდე. ბუცმანმა გამოიკვლია ასეთი კანის ბუშტუკებში დიფერენციაცია ბაყაყის ბლასტულისა და ადრეული გასტრული პატარა ნაწილებისა და ნახა, რომ კულტივირებული ნაჭრები სავსებით ცხად ქსოვილოვან დიფერენციაციას აღწევდნენ და ხანდახან კიდევაც ამტლავებდნენ ფორმათა წარმოშობის პროცესებს: ვითარდებოდა ქორდის ბაგირაკები, ტვინოვანი ბუშტუკები.

მეორე ვარიანტი იმაში მდგომარეობს, რომ ეპითელიურ ბუშტუკს არ ხმარობენ და უიმისოდაც მიდიან იოლად. გოლტფრეტური

უფროსი ასაკის ცხოველის ღრუბებში ჩანასახის ნაწილების კულტივირებიდან გადავიდა ნაწილების სრულ იზოლაციაზე; ამისათვის მან გამოიყენა რიგერის მარილების სხნარი, ოდნავ შეცვლილი, გაზავებული იყო ისეთ კონცენტრაციამდე, რაც: შეეფერებოდა ჩანასახის ქსოვილის ოსმოზურ წნევას. მარილის ასეთ სხნარში ცალკეული ნაწილები ბლასტულისა და გასტრულისა კანის ეპითელის გარეგანი საფარის უქონელადაც კი, რამდენიმე კვირისა და თვის განმავლობაში ვითარდებოდნენ ყოველ შემთხვევაში ისეთ სტადიებამდე, როდესაც მათი დიფერენცირების მიმართულება სავსებით ნათლად მქლავდებოდა. გოლტფრეტერმა მოახდინა კულტივირება ცალკე: მომავალი ენტოდერმისა, მომავალი ქორდ-მეზოდერმისა, მედულარული ფირფიტის მომავალი ექტოდერმისა და ადრეული გასტრულის მომავალი ექტოდერმისა. მომავალმა ექტოდერმამ (ბლასტულის ჯეგეტატიური პოლუსის მასალამ), განვითარების დროს, ამ ცდებში წარმოშვა ეპითელიური მასები უჯრედებისა, რომლებმაც გამოამქლავნეს უჯრედოვანი დიფერენციაცია ნაწლავის ლულის სხვადასხვა ნაწილისა, მაგრამ არა ტიპური ფორმათა-წარმოშობით. ენტოდერმალურმა უჯრედებმა მართებული ეპითელიუმი წარმოქმნეს მაშინაც კი, როცა ერია სულ ცოტაოდენი ქსოვილვან-შემავრთებელი მასალა. მიღებულ იქნა ნაწლავის ეპითელიუმის ბუშტუკები, რომელთაც ის თავისებურება ჰქონდათ, რომ მორფოლოგიურად ენტოდერმალური ეპითელიუმის შიგნითა ზედაპირი გარეთკენ იყო მიმართული. ეს არის მოჭმედების შედეგი გარეშეთა გარემოსი, რომლისკენაც არის მიმართული ნაწლავის შიგნითა ზედაპირი (მთლიან ნორმალურ ცხოველს გარეშე გარემოსთან კავშირი—პირის საშუალებით—აქვს ნაწლავის შიგნითა ზედაპირით, მაშინ როდესაც ნაწლავის ლულის გარეთა ზედაპირი მიმართულია ცხოველის სხეულის შინა გარემოსკენ). იმისათვის რომ ნაწლავის ეპითელიუმმა შესძლოს ღრუს წარმოშობა, რომლებშიც უჯრედებში ნორმალურად იქნებოდა ორიენტირებული, აუცილებელია მათი დაცვა გარეშე გარემოსაგან, მაგილითად, ისე, რომ ნაწლავის მასალა მოთავსდეს ექტოდერმული კანის ბუშტუკში. მაშინ წარმოიშვება ორკედლიანი ბუშტუკი: გარეთა საფარი ექტოდერმისაგან, შემდეგ შრე შემავრთებელი ქსოვილისაგან და შიგნითა ბუშტუკი ენტოდერმული ეპითელიუმისაგან. მხოლოდ და მარტო მომავალი ექტოდერმის ნაკვეთების იზოლაციის დროს გოლტფრეტერს არ შეუძენევია არავითარი ფორმათა წარმოშობა და არც არავითარი დიფერენციაცია. იზოლირებულმა ნაკვეთებმა უფრო გვიან წარმოშვეს,

კუბური უჯრედების არაწესიერი ზროვები, რომლებიც არ იყო და-
ლაგებული წესიერ შრეებად. ამ მასების უჯრედები არ იყვნენ იმ
დიფერენციაციას, რომლებსაც უფრო გვიან ჰქმნის ეპიდერმისი
(ბროლს, ლაყუჩებს, კბილებს), მაგრამ მხოლოდ ცოტა რაოდენობით
წარმოშეეს წამწამების უჯრედები და ჯირკვლის უჯრედები. მომავალი
მედულარული ფირფიტის იზოლირებული ნაკვეთები ამ პირობებში
სახეებით ისე მოქმედობენ, როგორც ნაკვეთები მომავალი კანის
ექტოდერმისა, ე. ი. წარმოშობენ კუბური უჯრედების ნორმალურ
მასებს. ამ უჯრედებს შორის ხანდახან ხდება დიფერენციაცია ცალ-
კეული ნერვული უჯრედებისა. გოლტფრეტერიის ცდებში (ად-
რეული სტადიის ბლასტულა და ადრეული გასტრულაცია) იზოლი-
რებულ ექტოდერმულ მასალას არასოდეს არ წარმოუშვია ნამდვი-
ლი მედულარული ფირფიტები და ლულები. როდესაც გოლტ-
ფრეტერი უმატებდა ენტოდერმის იზოლირებულ ნაკვეთებს თუნ-
დაც ცოტა რაოდენობის შემაერთებელ ქსოვილს, მაშინ ექსპლან-
ტატის დიფერენცირება სახეებით სხვანაირად ხდებოდა: კუბური უჯ-
რედების უწყსრიგო მასების ნაცვლად წარმოიშვა ბუშტუკები, რომ-
ლებიც ამოვსებული იყო შიგნით ფაშარი შემაერთებელი ქსოვილით.
ამასთან ერთად ექტოდერმულმა უჯრედებმა წარმოშეეს ნამდვილი
კანის ეპითელიუმი. მაგრამ ტვინოვანი ფირფიტების წარმოშობა
გოლტფრეტერმა შეამჩინა მხოლოდ მაშინ, როდესაც იზოლირებულ
ექტოდერმაზე (სულ ერთია იქნება ის იზოლირებული მომავალი კა-
ნის ეპითელიუმი თუ იზოლირებული მომავალი მედულარული ფირ-
ფიტა) მოქმედობდა რომელი ინდუქტორი: ორგანიზატორის ნაკვე-
თი, რომელიც ხანდახან იწვევდა 'მახინჯი ჩანასახის რალაც მსგავსის
განვითარებას, ან რომელიმე იმ მკვდარ ინდუქტორთაგანი, რომელ-
ნიც შესწავლილი იყვნენ გოლტფრეტერიის მიერ. კიდევ უფრო
სხვა შედეგებს იძლევა განაპირა ზონის ნაწილების მომავალი ქორ-
დისა და მეზოდერმის კულტივირება. ამ მიდამოდან აღებული ნაკვე-
თების კულტივირების დროს არასდროს არ წარმოიშვება მხოლოდ
ერთი რომელიმე ქსოვილი. დამოუკიდებელი იმისა, იყო თუ არა აღე-
ბული გამოკვლევისათვის მომავალი ქორდის მასალა, ამ მომავალი
სომიტების მასალა, ყოველთვის ვითარდებოდა ქორდაცა და სომი-
ტებიც. ამრიგად, ამ ცდებში ქორდას შეეძლო წარმოეშვა სომიტე-
ბი, და სომიტების მასალას შეეძლო წარმოეშვა ქორდა.

მაგრამ, საქმე ამით არ იფარგლება. ამ ექსპერიმენტების ბევრ
რიცხვში განაპირა ზონის მასალაში ქორდ-მეზოდერმის გარდა, თავისი
ნორმალური ბედის წინააღმდეგ წარმოშვა ექტოდერმაც ეპითელიალუ-
რი პატარ-პატარა ბუშტუკებისა და ტვინოვანი ლულებისაც კი-

შესაძლებელი დიფერენციაციის დიაპაზონი აქ ბევრად უფრო ფართოა, ვიდრე ნორმალური ბედი განაპირა ზონის ყოველი ცალკეული ნაწილისა და მთელი განაპირა ზონის მთლიანათ აღებულსა:

ადრეული ჩანასახის პატარა ნაკვეთების იზოლირების ცდების გარდა, გოლტფრეტერმა შინჯა მთლად გამოყოფა მთელი ექტოდერმისა-მთელი ენტო-მეზოდერმისაგან. რათქმუნდა ეს შესაძლებელი იქნებოდა ოპერაციის საშუალებით ბლასტულის სტადიაზე; მაგრამ ამ დროს ჯერ კიდევ არ ჩანს საზღვრები ჩანასახოვან ფურცლებს შორის, და ამიტომ არასოდეს არ შეიძლება დარწმუნებით თქმა, რომ განაკვეთმა დანამდვილებით გაიარა ზუსტად განაპირა ზონის ზედა კიდეზე. გოლტფრეტერმა ექტოდერმი ენტოდერმას მოაცილა სხვა მეთოდით. მან ისარგებლა იმით, რომ თუ ბლასტულის სტადიაში მყოფ ჩანასახს ამოვიღებთ გარსებიდან და მოვათავსებთ $0,35\%$ -იან რინგერის ხსნარში, მაშინ დარღვეული იქნება გასტრულაციის პროცესები. გარსების მხრივ წნევის უარსებობისა გამო, და გარემოს ოსმოზური წნევის გაძლიერების გამო ნორმალურთან შედარებით, ექტოდერმა და მეზოდერმა იმის მაგიერად, რომ შეიდრიკნენ ჩანასახის შიგნით, იწყებდა გამოდრეკას გარეთ—ხდება მოვლენა ეგზოგასტრულაციისა. ამისდა შესაბამისად ხდება გადაორიენტირება ყველა იმ ფორმატული მოძრაობისა, რომელიც ხდებიან ნორმალური გასტრულაციის დროს. ის შემოკრება მასალისა ბლასტოპორის მიმართულებით, რომელიც ნორმალურ ჩანასახში იწვევს ბლასტოპორის დახშვას ეგზოგასტრულაციურ ჩანასახში იწვევს შევიწროვების წარმოშობას ენტო მეზოდერმისა და ექტოდერმს შორის საზღვარზე. ბოლოსდაბოლოს იმ სტადიაზე, რომელიც შეესაბამება ბლასტოპორის მთლიან დახშვას, ხდება საბოლოო გამოცალკეება ენტო-მეზოდერმული ნაწილისა ექტოდერმალური ნაწილისაგან (ნახ. 41). მხოლოდ ძლიერ ვიწრო ხიდაკი, ცოტა უჯრედებისაგან შემდგარი, აერთებს ახლა ჩანასახის ორ ნაწილს. თავიანთი შემდეგი დიფერენციაციით ორივე ნაწილი ძლიერ მკაფიოდ განსხვავდება. ენტო-მეზოდერმულ ნაწილში დიფერენციაცია ხდება მხოლოდ ცოტათი უფრო ცუდათ, ვიდრე ნორმალურ ჩანასახში, ქორდო-მეზოდერმულა მასალა დევს ჯერ ენტოდერმული მასის ზედაპირზე, მაგრამ შემდეგში იგი ჩადის შიგნით და ყოველმხრივ მას გარს ეხვევა ენტოდერმული ნაწლავის ეპითელიუმში, რომელიც, როგორც ენტოდერმის ნაკვეთების უექტოდერმოლ იზოლირების ცდებში, ლებულობს ორიენტაციას შიგნითა ზედაპირით გარეთკენ. შიგნით დიფერენცირდება ქორდა, მუსკულატურა, თირკმლის მილაკები, სხეულის მეორადი ღრუ, შემაერთებელი ქსოვილი. ჩანასახის ენტო-მეზოდერ-

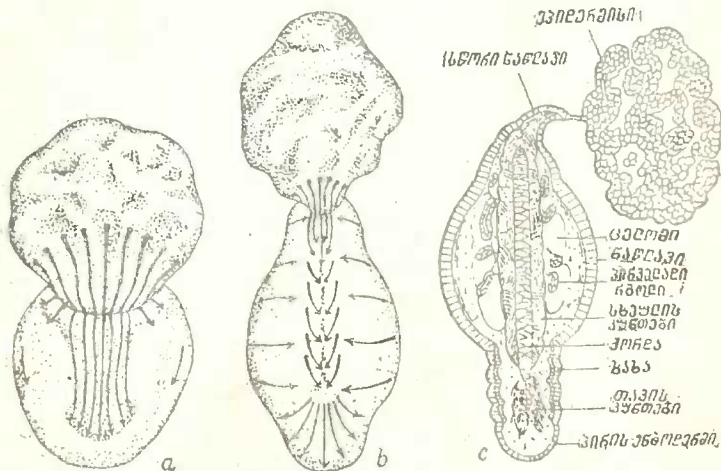
მული ნაწილი მთლიანად აშკარად დაემსგავსება ხოლმე მთელ ჩანასახს, როგორც ფორმით, ისე სხეულის ნაწილებზე დაყოფით: შეიძლება ნათლად გაირჩეს თავის (პირის) მიდამო, ლაყუჩის მიდამო, სხეულის მიდამო. უჯრედოვანი ხიდაკი, რომელიც აერთებს ჩანასახის ენტო-მეზოდერმულ და ექტოდერმალურ ნაწილებს, მიმაგრებულია ჩანასახის ანალურ მიდამოზე —ახსელდობრ იმ მიდამოზე, რომელიც შეესაბამება ბლასტოპორს, —ახსელდადებული ჩანასახის ექტოდერმის ენტოდერმში გადასვლას ადგილს. წინააღმდეგ ეპიზოგასტრულის ენტომოზედერმული ნაწილის ასეთი რთული დიფერენციაციისა, მისი ექტოდერმალური ნაწილი არ იჩენს არც დიფერენციაციას, არც ფორმათაწარმოშობას. ამ ნაწილში უჯრედები აღარ არიან წესიერად დალაგებულნი წესიერი ეპითელიური შრეების სახით და წარმოიშობა უწესრიგოდ შეერთებული კუბური უჯრედების ისეთსავე გროვა, რომელიც წარმოიშობა ოპერაციულად იზოლირებული მომავალი ექტოდერმის ნაკვეთებისაგან, მხოლოდ ეს გროვა უფრო დიდია. არავითარი ნიშნები ნერვული სისტემის დიფერენციაციისა მასში აღმოჩენილი არ იყო.

თუ შევჯამებთ ყველა იმ ექსპერიმენტის შედეგს, რომლებიც ჩატარებულნი იყვნენ ჩანასახის (ბლასტულისა და ადრეული გასტრულის) იზოლირებულ ნაწილებზე, უნდა გიცნათ, რომ სხვადასხვანაირი მეთოდის მონაცემთა შორის შეუთანხმებლობაა. განსაკუთრებით დიდია ეს შეუთანხმებლობა მომავალი ექტოდერმის განვითარების თვისებაში. სხეულის ღრუებში გაზრდის დროს მომავალი ექტოდერმა დაკერძოდ მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალა ძლიერ კარგ დიფერენციაციას განიცდიდა და წარმოშობდა სხვადასხვა ქსოვილს, თუმცა, უმთავრესად, ქორდისა და მეზოდერმის ქსოვილს. მარილიან ხსნარებში გამოზრდის დროს იმავე ნაკვეთებს აღარ ჰქონდა უნარი პროგრესიული დიფერენციაციის და წარმოშვეს მხოლოდ უწესო უჯრედოვანი მასები. რომლებიც მოკლებული იყვნენ ნამდვილი ეპითელიუმის აგებულობასაც კი. ეს შეუთანხმებლობა ორნაირად შეიძლება აიხსნას. პირველი ახსნა, რომელიც სავსებით ნათლად იყო გამოთქმული გოლტფრეტერის მიერ, მდგომარეობს იმაში, რომ ჩანასახის ექტოდერმი თვითონ მოკლებულია განვითარებისა და დიფერენცირების თვისებებს. ამ თვალსაზრისით, იზოლირებული ექტოდერმული მასალის პროგრესიული დიფერენციაციის შესაძლებლობა, რომელიც ემჩნეოდა სხეულის ღრუში კულტივირების დროს, იმის შედეგია, რომ აქ გარემო არ არის ინდიფერენტული, არამედ მას აქვს ისეთი ორგანოებისა და ქსოვილების ინდუცირების თვისება, რომ-

ლებიც ვითარდებიან ამ ცდებში. მარილიან ხსნარში კულტივირების დროს გარემო არის ნამდვილად ინდიფერენტული და ამიტომ ექტოდერმულ მასალას, რომელიც სავსებით მოკლებულია ინდუქციურ ზეგავლენებს, არც დიფერენციაცია შეუძლია განიცადოს. კანის ეპითელიუმის წარმოშობისათვისაც კი, თუ არ ვილაპარაკებთ მედულარულ ფირფიტაზე, საჭიროა მეორე ქსოვილის ზეგავლენა, და სახელდობრ (კანისათვის) მეზოდერმული შემეართებელი ქსოვილისა. ასეთი გავების საწინააღმდეგოდ შეიძლება წამოყენება მთელი რიგი მოსაზრებებისა. რათქმაუნდა, იძულებული ვართ ვცნათ, რომ ცხოველის სხეულის ღრუებში გარემო არ შეიძლება იქნას სავსებით ინდიფერენტული ჩანერგილი ჩანასახოვანი ქსოვილისათვის, თუნდაც იმიტომ რომ ეს ქსოვილი დაცულია გარე გარემოს ზეგავლენისაგან. მაგრამ, როგორც ჩვენ უკვე ვთქვით, საეჭვოა, რომ იქ ადგილი ექნას რაიმე სპეციფიკურ ზეგავლენებს, რომლებიც მიმართული არიან სპეციალურად რომელიმე განსაზღვრული ორგანოს განვითარებაზე. ვინაიდან ჩანერგილი ნაკვეთი დაახლოვებით ერთნაირ წრეშია, ამიტომ არ არის. საჭირო ვიგულისხმობთ რაიმე ადგილობრივი ზეგავლენა, რომელიც ტრანსპლანტანტის ზოგ ნაწილში იწვევს ზოგი ორგანოს განვითარებას და სხვას ნაწილებში კი სხვა ორგანოების განვითარებას. მაგრამ; ამაღობაში, ტრანსპლანტი, როგორც წესი, წარმოშობდა ერთს კი არა, არამედ რამდენიმე სხვადასხვა ქსოვილს ერთდროულად. ამიტომ იძულებული ვართ ვცნათ, რომ ტრანსპლანტანტის მთელი დიფერენციაცია შედეგია მისთვის შექმნილი ხელსაყრელი ზოგადი პირობებისა, და რომ დიფერენციაციის თვით ხასიათი აქ გარეგანი მიზეზებისაგან კი არ წარმოიშობა, არამედ შინაგანი მიზეზებისაგან, რომლებიც ჩანერგილი არიან თვით გადაწერვით ნაკვეთში. მეორე მხრით, მარილის ხსნარიც თითქმის არ შეიძლება ჩაითვალოს სავსებით ინდიფერენტულ გარემოდ. არ არის და არც შეიძლება იყვეს აბსოლუტურად ინდიფერენტული გარემო, რომელშიაც განვითარდებოდეს ორგანიზმი, იმიტომ, რომ ბუნებაში საერთოდ არაფერი არ არის აბსოლუტურად იზოლირებული დანარჩენი ბუნებისაგან ორგანიზმის განვითარება კი, მით უმეტეს ხდება გარემოსთან ძლიერ მჭიდრო ურთიერთობაში. ამიტომ არ შეიძლება გამოირიცხოს შესაძლებლობა იმისა, რომ ექტოდერმის კულტივირების პირობები, რომლებიც გამოყენებული იყვნენ გოლტფრეტერის ცდებში, აფერხებენ მის დიფერენციაციას. ექტოდერმის დამოუკიდებელი დიფერენცირების უუნარობა არ არის, მათხადამე, აბსოლუტური. და მართლაც, სხვა მკველვა-

რების ცდებში არის მითითებანი. მედულარული ფირფიტების წარმოშობის შესაძლებლობისა მომავალი ექტოდერმის ნაკვეთებში, რომლებიც იზოლირებული იყვნენ მარილის ხსნარში. მართალია, ეს შესაძლებლობა არ არის დამტკიცებული სავსებით დაბეჯითებით და აღნიშნული შრომები არ შეიძლება დაუპირდაპირდეს გოლტფრეტერის მიერ ძლიერ მრავალრიცხოვან და ზუსტად შესრულებულ გამოკვლევებს.

ჩანასახების ნაკვეთების მარილის ხსნარში კულტივირების პირობებს შეიძლება ეწოდოს ინდიფერენტული კიდევ ერთი აზრით, სახელდობრ იმ აზრით, რომ ეს პირობები ემსგავსებიან ჩანასახის განვითარების ნორმალურ პირობებს. მაგრამ ასეთი გაგება იქნებოდა უკვე შეგნებულად არასწორი. ნორმალური ჩანასახის ქსოვილები,



ნაწ. 41. ამფიბიის ჩანასახის ეგზოგასტრულაცია.

ა. ს — ეგზოგასტრულაციის ორი ერთმანეთის მომდევნო სტადია. ისრებით ნაჩვენებია ჩანასახის ნაწილების მოძრაობა. ბ — ეგზოგასტრულირებული ჩანასახის აგებულება.

უეჭველად, ისეთ პირობებში იმყოფებინ, რომლებიც განირჩევიან მარილის ხსნარში მყოფი პირობებისაგან. ამ განსხვავებათაგანი ერთი, ამასთანავე ძლიერ მნიშვნელოვანი, რომელსაც უეჭველად გავლენა ჰქონდა გოლტფრეტერის მიერ მიღებულ შედეგებზე, იმაში მდგომარეობს, რომ გოლტფრეტერის ცდებში ექტოდერმა იყო დეპო-

ლიარიზებული: ექტოდერმას აღარ ჰქონდა ჩვეულებრივი განსხვავება ეპითელიური შრის შიგნითა და გარეთა ზედაპირებს შორის; ეს განსხვავება კი საჭიროა მისი ნორმალური დიფერენცირებისათვის. ქსოვილების კულტივირების ცდებიდან ცნობილია, რომ გაზარდილი ორგანოების უკვე დიფერენცირებული ეპითელიუმი ქსოვილების კულტურაში კარავას თავის აგებულებას და გადაიქცევა შრეებად, რომელთაც აღარ აქვთ რაიმე ფორმათაწარმოშობის უნარი. თუ ამ კულტურას გვერდით დაეუსვამთ შემეერთებელ ქსოვილს, მაშინ უთავბოლო მოზარდი ეპითელი გარდაიქცევა გაფორმებულ წარმოქმნიებად (წარმოიშობა, მაგალითად მილაკები, რომლებიც მოგვაგონებენ თირკმლის მილაკებს). ამრიგად, მილაკების წარმოშობის თვისება ჩასახული იყო როგორც განსახლებული თვისება გამოკვლეულ ქსოვილისა, მაგრამ ვერ შესძლო. გამომჟღავნებულიყო შემეერთებელი ქსოვილის უქონლობის გამო.

იმავე მოვლენას აქვს ადგილი გოლტფრეტერიის ცდებში, სადაც ექტოდერმულმა კანის ეპითელიუმმა დიფერენციაცია განიცადა მხოლოდ შემეერთებელი ქსოვილის არსებობის დროს, მაგრამ უიმი-სოდ კი წარმოიშვა კუბური უჯრედების უწყესრიგო მასა. მაგრამ შემეერთებელი ქსოვილის გავლენას ინდუქცია რომ ვუწოდოთ, ნიშნავს არსებითად სხვადასხვა ამბავის შერევას.

არავითარ შემთხვევაში არ შეიძლება დავთანახოთ აგრეთვე გოლტფრეტერიის თვალსაზრისს, რომლის თანახმად, იზოლირებულ ექტოდერმას არა აქვს ცვლილებების უნარი, თუ მასზე არ იქონიებენ გავლენას სხვა ქსოვილები საერთოდ. გოლტფრეტერიის ცდებშიც კი, მისი უწყსო ეპითელიური მასები არ იყო შედეგი ბლასტულისა და ადრეული გასტრულის ანიმალური ნაწილების ეპითელიუმის თვისებების შეუცვლელი სახით შენარჩუნებისა; მათ ჰქონდათ ახალი თვისებები, რომლებიც განსხვავდებოდნენ ბლასტულის ეპითელიუმის თვისებებისაგან. თვით გოლტფრეტერიის მონაცემების თანახმად, ეს მასალები უკვე მოკლებული არიან მედულარული ლულეების წარმოშობის უნარს იმ შემთხვევაშიც როდესაც მათზე შემდეგში მოქმედობენ ინდუქტორები. მეორე მხრით, ვოდიგტონმა შესძლო ბლასტულის სტადიაში მყოფის, იზოლირებული ექტოდერმის ბროლის ინდუქცირება მასში თვალის ნასახის ჩანერგვით. თვალის ფიალის ზეგავლენით ბროლის წარმოშობის უნარი მაინც ისევ ახალი თვისებაა, რომელიც არ მქლავნდება ბლასტულისა და ადრეული გასტრულის მასალაში.

დასასრულ ხაზი უნდა გაუსვათ ზოგად დასკვნასაც, რომ ადრეული

ჩანასახის ყოველი ნაწილის ნორმალურ დიფერენციაციასა და იზოლიაციის დროს დიფერენციაციის შორის დიდი განსხვავებაა. განსაკუთრებით დიდია ეს განსხვავება მაშინ, როდესაც ჩანასახის ნაჭრები კულტივირებულნი არიან უფროსი ასაკის ღრუბებში, სადაც ჩანასახის ნაწილების უდიდესი რიცხვი ისე არ დიფერენცირდება ცხოველის ღრუბებში, როგორც ნორმალური განვითარების დროს და ხშირად სრულიად არ წარმოშობენ იმ ქსოვილებს, რომლებიც ნორმალურნი არიან ჩანასახის გამორკვეული მიდამოსათვის.

მაგრამ როცა კულტივირება სწარმოებს ცხოველის სხეულის გარეშე და მარილის ხსნარში, ბლასტულის არც ერთი ნაწილი არ დიფერენცირდება ისე, როგორც ნორმალური განვითარების დროს (უმცირეს გადახვევის ნორმალური განვითარებიდან იძლევა ენტოდერმა). ორგანიზატორის მასალასაც კი, როგორც ეს გამოამყლავნა მარილის ხსნარში მისი იზოლირების ცდებმა, შეუძლია მნიშვნელოვნად შეცვალოს თავის დიფერენციაციის მიმართულება მის ნორმალურ ბედთან შედარებით. ამრიგად ნორმალური განვითარება აღრეული ჩანასახის ყველა ნაწილისა და მისი ყოველი ნაწილისა ცალკე, შეიძლება მხოლოდ მაშინ, თუ ადგილი აქვს ნაწილებთა შორის ნორმალურ ურთიერთ მოქმედებას. რაც შეეხება სპეციალურად ტერნოვან ფირფიტას, აქ ჩვენ ვხედავთ, რომ მისი ნორმალური განვითარება შესაძლებელია გარკვეული სპეციალური პირობებში ან ინდუქტორების მოქმედების სახით ან, ყოველ შემთხვევაში, განვითარების იმ ხელსაყრელ პირობებში, რომელთაც იძლევა იზოლირებული ნაკვეთების არსებობა ცხოველის სხეულის ღრუში. ყოველთვის არა მაგრამ, უმნიშვნელო ოდენობით მაინც მომავალი მდელუარულ ფირფიტის მასალიდან ნერვული ქსოვილის დიფერენციაცია ხდება უფრო არახელსაყრელი პირობებშიც—მარილის ხსნარში სრული იზოლიაციის პირობებში.

III კ. II VII

განვითარების თეორიები უკვანისა და ფოტისა

ბუნებრივია, რომ მკველევარებს, რომლებმაც მოახდინეს ყველა ის უამრავი ექსპერიმენტები, რომლების შესახებ ლაპარაკი იყო წინა თავებში, რომლებმაც გამოამყლავნეს იმდენი ახალი ფაქტები და აღმოაჩინეს ახალი კავშირები ფაქტებთა შორის, არ შეეძლოთ დაკმაყოფილებულიყვნენ მთელი ამ მასალის მხოლოდ მარტო დადასტუ-

რებით. წარმოიშვა რამდენიმე კონცეპცია, რომლებიც ცდილობდნენ აეხსნათ გამოკვლევებით აღმოჩენილი მთელი მრავალფეროვანობა. ეს კონცეპციები ფაქტების სხვადასხვა ჯგუფზე დაყრდნობით იზიდავს რეალურ თანათარღობას სხვადასხვა მხრიდან და სხვადასხვა ოდენობით. ჩვენ პირველყოვლისა შეეჩერდებით ორ თეორიაზე, რომლებიც ეკუთვნიან ამფიბიების განვითარების უფრო მეტად გამოჩენილ მკვლევარებს შპემანსა და ფოგტს. ისინი ორივენი ცდილობენ გადაწყვიტონ საკითხი ჩანასახის ნაწილების დეტერმინაციის წარმოშობისა. გასტრულაციის დამთავრების შემდეგ როგორც დაინახეთ, ჩანასახის ცალკეული ნაწილები უკვე აღარ არიან თანაბარი. ჩანასახის ყოველ ნაწილს ძირითადად აქვს უნარი წარმოშვას მხოლოდ განსაზღვრული ცხოველის ორგანო ან ორგანოთა ჯგუფი. ჩანასახის ნაწილები უკვე უშუალოდ არის დეტერმინირებული, თუმცა ჯერ კიდევ არა მთელი დეტალებით. მთლიანად როდესაც ისმება საკითხი დეტერმინაციის წარმოშობისა, მაშინ იძულებული ვართ მივმართოთ განვითარების უფრო ადრეულ სტადიებს, რომლებზედაც აქვთ მიპყრობილი თავიანთი ყურადღება შპემანსა და ფოგტს.

შპემანის პირველი ცდები, თითქოს, აძლევდნენ მას ნებას, წარმოედგინა ამფიბიების ადრეული ჩანასახის აგებულება ძლიერ მარტივად. ჩანასახის მთელ მასალას, ბლასტოპორის ზედა ტუჩის გარდა, აქვს უნარი ყოველგვარი დიფერენცირებისა—მომავალი მელნულარული ფირფიტისაგან შეიძლება განვითარდეს კანი, მომავალი ექტოდერმისაგან—ენტოდერმი, მომავალი მეზოდერმისაგან—ექტოდერმი, ყველაფერი ეს, თითქოს, არის მხოლოდ ინდიფერენტული მასალა. ერთადერთი ნაწილი ჩანასახისა, რომელიც განსხვავდება დანარჩენი ნაწილებისაგან, არის „ორგანიზაციული ცენტრი“, ბლასტოპორის ზედა ტუჩი. „ამ ორგანიზაციული ცენტრიდან“ იწყება შემდეგი დიფერენციაცია. ორგანიზატორი პირველად იწყებს ჩანასახის ასტრულაციას, რომლის დროსაც მთელი იმისი მასალა ხვდება შეგნით და წარმოშობს პირველადი ნაწლავის სახურავს. აქ „თვით დიფერენცირების“ საშუალებით, ორგანიზატორის მასალა წარმოშობს ჩანასახის ქორდას და ლერძულ მეზოდერმას (სომიტებს). ჩანასახის ყველა დანარჩენი ნაწილის დიფერენცირება „დამოკიდებული დიფერენცირებაა“. ჩანასახის ცალკეულ ნაწილების განვითარების მიმართულება დამოკიდებულია ორგანიზატორის მოქმედებაზე. ენტოდერმულ მასაში, ქორდმეზოდერმის ქვეშ, ფორმდება ნაწლავის ლულა ქორდას ქვეშ ენტოდერმის კიდების შეერთების გზით. ორ-

განიზატორი ახდენს გავლენას ექტოდერმზე, რომლის ქვეშაც არის ვაშლილი. ამ გავლენის შედეგად ექტოდერმის ეს ნიწილი გარდაიქცევა მედულარულ ფირფიტად, მაგრამ ექტოდერმის დანარჩენი ნაწილი კი ხდება კანის ექტოდერმად. შედეგად ამისა, ჩანასახის მხოლოდ ერთი ნაწილის ნაცვლად, რომელიც განსხვავდებოდა სხვა დანარჩენი ნაწილებისაგან, წარმოიშვება უკვე რამდენიმე სხვადასხვა ნაწილი, რომლებიც განსხვავდებიან ურთიერთ შორის და რომლებიც ერთად წარმოშობენ მომავალი ცხოველის აგებულების ძირითად გეგმას. პირველი ნაწილზე, რომელიც განიზატორს ჩანასახის სხვა ნაწილებისაგან, სახელდობრ ორგანიზაციულ ცენტრზე, თვალის გადევნება შესაძლებელია ორი ბლასტომერის სტადიამდე და ალბათ, განაქოფიერებულ კვერცხამდეც; მაშასადამე, ისტორიული თანამიმდევრობა არსად არ ირღვევა, არაფერი არ ხდება „თავისთავად“, მაგრამ მთელი რთული აგებულება წარმოიშობა თანდათანობით შედეგად მისი ურთიერთმოქმედობის, რაც არსებობდა წინათ და ახლა წარმოიშობა. შემდეგშიც, გასტრულაციის დამთავრების შემდეგ, პროგრესიული დიფერენცირება იმავე გზით მიდის, როგორც განვითარების დასაწყისში. ჩანასახის ის ნაწილები, რომლებიც თვითონ წარმოიშვნენ ინდუქციის შედეგად, თვითონვე ხდებიან ინდუქტორებად. მედულარული ფირფიტისაგან, რომელიც წარმოიშვა ინდუქციის შედეგად, ქორდისა და მეზოდერმის მხრიდან წარმოიშობა თვალის ფიალა, რომელიც თავისი მხრით იწვევს ბროლის ინდუქტირებას კანის ექტოდერმაში, რომელიც ეხება თვით თვალის ფიალას. მეორე მხრით მანჭოლდმა აღმოაჩინა რომ მოგრძო ტვინი თვის მთარაჲ კანში იწვევს სმენის ბუშტუკების ინდუქტირებას. ამრიგად ახლად წარმოშობილი ინდუქტორების მოქმედობის გამო კანის ექტოდერმის ერთგვაროვან მასაში წარმოიშობიან ახალი განსხვავებანი, ახალი ნაწილები განვითარების განსაკუთრებული მიმართულებით. იმ ორგანოებს, რომლებიც თვითონ წარმოიშობიან ორგანიზატორის და ბლასტოპორის ზედა ტუჩის — ინდუქციის შედეგად და შემდეგ თვითონვე აინდუქტირებენ, შპემანი უწოდებს მეორე რიგის ორგანიზატორებს. მათგან გასარჩევად ბლასტოპორის ზედა ტუჩის იგი უწოდებს პირველი რიგის ორგანიზატორს, ან პირველადს ორგანიზატორს.

მთელი რიგი ორგანიზატორები არ განისაზღვრება მეორე რიგის ორგანიზატორებით, არამედ არსებობენ ორგანიზატორები კიდევ უფრო მაღალი რიგისა. ბროლი, რომელიც ინდუქტირებულია მეორე რიგის ორგანიზატორით — თვალის ფიალით, თავისი მხრით,

მოქმედობს კანზე და ახდენს რქოვანი გარსის ინდუცირებას. სმენის ბუშტუკი, რომელიც ინდუცირებულია მოგრძო ტვინით, ხდება მესამე რიგის ორგანიზატორად: სმენის ბუშტუკის ზეგავლენით იმისი გარშემომხვევი მეზენქიმა წარმოშობს სმენის ხრტილოვან კაპსულას, რომელიც გარს ეხვევა. შუა ყურს.

შეიძლება აღინიშნოს ინდუქტორების სხვა რიგებიც. ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, რომ სმენის ბუშტუკი, რომელიც მესამე რიგის ინდუქტორია, და ყნოსვის ბუშტუკი (რომელიც აგრეთვე, ალბათ, ვანიცდის ინდუქციას მედულარული ფირფიტის ნაწილით), მათი გადანერგვის დროს გვერდითა მიდამოში, ახდენენ დამატებითი კიდურის ინდუქციას. ინდუქტორის მოქმედების უშუალო შედეგი არის მეზოდერმის გამრავლება და დაგროვება, რომელიც წარმოშობს კიდურის მეზოდერმალურ კვირტს. მაგრამ კიდურის წარმოშობაში, მეზოდერმის გარდა მონაწილეობს ექტოდერმაც, რომელიც წარმოშობს კიდურის საფარ ეპითელს, ეს ექტოდერმა თავიდანვე არ არის დეტერმინებული როგორც კიდურის ექტოდერმა და იმისი შეცვლა წარმატებით შეიძლება სხეულის სხვა ნაწილების ექტოდერმული ეპითელიუმით, კიდურის მეზოდერმული ნასახი ზეგავლენას ახდენს მის შფარავ ეპითელიუმზე, იწვევს იმის გარდაქმნას კიდურის ეპითელიუმად. ეპითელიუმში იწყებს ზრდას და ფარავს კიდურის სწრაფად მოზარდ მეზოდერმულ ნაწილს. მეორე მხრით, უკანა კიდურისა და იმის სარტყელის ნასახის განვითარება იწვევს ზოგიერთ ცვლილებას იმ მალის აგებულებაში, რომელიც განვითარებაში მყოფი კიდურის მეზობლად არის. კიდურის ზეგავლენის გამო ეს მალა გასარჩევი ხდება დანარჩენი მალეებისაგან და იძენს ნიშნებს, რომლებიც აახსიათებენ გავის მალებს (დ რ ა გ ო მ ი რ ო ვ ი).

შემანი ფიქრობს, რომ მთელი განვითარება, ყოველ შემთხვევაში ამფიბიების განვითარება, შედგება ისეთი ცალკეული პროცესებისაგან, რომლებთაც აკავშირებენ ორგანიზატორები, ე. ი. შედგება მთელი რიგი თანათანობითი ინდუქციებისაგან, რომლებიც შემდეგ და შემდეგ ყოფენ ჩანასახს მთელ რიგ ერთიმეორესაგან განსხვავებულ ნაწილებად. ძველი დავა მაშინ გადაწყვეტილი იქნებოდა ძველი ეპიგენეტიკური შეხედულების სასარგებლოდ განვითარების შესახებ.

რაც არ უნდა მიგვიზიდავს შპემანის კონცეციამ თავისი მკაფიობით, მაინც იმის წინააღმდეგ იძულებული ვართ წამოვაყენოთ მთელი რიგი მოსაზრებები. პირველ ყოვლისა უნდა აღინიშნოს, რომ შპემანის კონცეპცია ემყარება ყოველი ინდუქტორის მოქმედების

სპეციფიკურ ხასიათს, ე. ი. იმ მოქმედებას, რომელიც უეჭველად განსაზღვრავს იმ ორგანოს თვისებას, რომელიც ვითარდება ინდუქტორის შედეგად. მაგრამ V თავში ნათქვამი გეჟონდა იმის დამამტკიცებელი საბუთები, რომ ინდუქტორების მოქმედება არ არის სპეციფიკური. როგორც „პირველადი ორგანიზატორი“ — ბლასტოზონის ზედა ტუჩი, ისევე „მალალი რიგის ორგანიზატორები“ შეიძლება შეცვლილი იქნას სხვა ორგანიზატორებით. ინდუქციის ისეთი პროცესების დროსაც, რომლებშიც, თითქოს, საეჭვო აღარ არის ინდუქტორის მოქმედების სპეციფიკურობა, როგორც, მაგალითად, თვალის ფიალით ბროლის ინდუქცია, შესაძლებელი შეიქმნა ნორმალური ინდუქტორის შეცვლა სრულიად მოულოდნელი ინდუქტორებით, ტრიტონის ახალგაზრდა ჩანასახში გაზრდილი ცხოველის ქსოვილის ნაკვეთების გადანერგვის დროს (თირკმლის, გულის, ნაკვეთებისა), ზოგჯერ წარმოიშვა ბროლები (ამასთანავე მეზობლად თვალი სრულიად არ იყო). დრაგომიროვის ცდებში ბროლის ბოჭკოვანი ბირთვი მარტო იმ ადგილზე კი არ წარმოიშვა, სადაც ბროლის ნასახს ეხებოდა თვალის ბადებრივი გარსის ქსოვილი, არამედ იქაც სადაც მას ეხებოდა მგრძნობიარე ეპითელიუმი სმენის ბუშტუკისა და ყნოსვის პარკისა. დამატებითი კიდურების ინდუქცია ხდება სმენის ბუშტუკის გადანერგვის დროსაც, ყნოსვის პარკის გადანერგვის დროსაც, ჰიპოფიზის გადანერგვის დროსაც. განსაკუთრებით საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ ერთსა და იმავე ინდუქტორს, სხვადასხვა პირობებში შეუძლია სხვადასხვა ორგანოს ინდუცირება: მელულარული ფირფიტისა, ისე სმენის ბუშტუკებისა. სმენის ბუშტუკი ახდენს სმენის კაპსულის ინდუცირებას, მაგრამ ჩანასახის გვერდზე გადანერგვის დროს იგი ახდენს დამატებითი კიდურის ინდუცირებას. მაგრამ თუ იგი ეხება ბროლის ნასახს, მაშინ იგი ახდენს ბროლის დამატებითი ბოჭკოვანი ბირთვის ინდუცირებას. გაზრდილი ტრიტონის ღვიძლის ნაკვეთს შეუძლია ინდუცირება, როგორც ტვინოვანი ფირფიტისა, ისე თვალის ბროლისა განცალკევებულად. თუ მთელ პასუხისმგებლობას განვითარებაზე დავაკისრებთ სხვადასხვა რიგის ორგანიზატორებს, და ჩანასახის მასალის დანარჩენ ნაწილს ჩავთვლით როგორც ინდიფერენტულს, მაშინ სრულიად გაუგებარი ხდება, როგორ შეუძლია განვითარება ნორმალურად ორგანიზებულ ჩანასახს, რამდენადაც ყოველი ორგანიზატორთაგანი ახდენს მხოლოდ ერთი განსაზღვრული ორგანოს ინდუცირებას კი არა, არამედ მას შეუძლია რამდენიმე სხვადასხვა ორგანოს ინდუცირება, და აგრეთვე ყოველივე ორგანოსიც კი.

განსაკუთრებით მიუღებელი ხდება მაღალი რიგის ორგანიზატორების თანდათანობითი მოქმედების თეორია შპკემანის ზოგიერთი მიმდევრისა, რომლებიც ემყარებიან დაკვირვებებს ორგანოების განვითარებაზე და ამტკიცებენ, რომ ჩანასახში საერთოდ არ შეიძლება მოხდეს არავითარი ცვლილება, არავითარი დიფერენციაცია ისე, თუ არ იქნა გარეგანი მიზეზი, ბიძგი გარედან.

ამ სახით მთელი კონცეპცია ლებულოვს ნიშნებს მეტაფიზიკური შექანისტური მეთოდოლოგიისა, რომელიც ეწინააღმდეგება განვითარების გაგებას, როგორც მატერიის თვითმოძრაობას.

მეორე მხრით შპკემანის შეხედულების წინააღმდეგ საჭიროა შესიტყვება, რომ ეს შეხედულებები არ ხსნიან, თუ როგორ ხდება დეტერმინაცია თვით „ორგანიზატორის“ ფარგლებში. ზემოთ მოყვანილი იყო მთელი რიგი ცდები, რომლებიც ამტკიცებენ, რომ გასტრულაციის დასაბამში „ორგანიზატორის“ ფარგლებში ჯერ კიდევ არ არიან დეტერმინირებულნი ცალკე ქორდა და ცალკე სომიტები. და უფრო მეტიც, — „ორგანიზატორის“ მასალამ ზოგიერთ ცდაში წარმოშვა აქტოდერმალური ორგანოები.

ამას გარდა, ცნობილია, რომ განვითარების უფრო გვიან სტადიებზე, პირველადი ნაწილაკის ცალკე ნაწილებს, რომლებიც წარმოიშობიან „ორგანიზატორის“ მასალიდან, აქვთ სხვადასხვა თვისება და სხვადასხვანაირად განიცდიან დიფერენციაციას ჩანასახის სხეულის სხვადასხვა მიდამოში, კერძოდ თავის მიდამოში და სხეულის მიდამოში. მაგრამ უნაყოფო შრომა იქნებოდა ძებნა რომელიმე სპეციალური ინდუქტორისა ქორდისათვის, სომიტებისათვის, და აგრეთვე თავისა და სხეულის ქორდ-მეზოდერმისათვის.

დასასრულ, მესამე შესიტყვება: როგორც დავინახეთ, არსებობენ დაკვირვებანი, რომლებიც საეჭვოს ხდიან კაკითხს — მართლა თუ საჭიროა ინდუქტორის მოქმედება ყოველი ცალკეული ორგანოს განვითარებისათვის. მთელ რიგ ცდებში ნაჩვენებია იყო, რომ მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალას გასტრულაციის დაწყებამდე, ე. ი. იმის დაწყებამდე, სანამ ამ მასალაზე დაიწყებდეს ზაგავლენას პირველადი ნაწილაკის სახურავი, უკვე აქვს მედულარული ფირფიტის განვითარების ტენდენციები და რომ მედულარულ ფირფიტას, თუნდაც არანორმალურს, შეუძლია განვითარდეს ექტოდერმიკაგან უორგანიზატოროდაც. ეს უკვე კითხვის ქვეშ სვამს ორგანიზატორის როლს ნორმალური განვითარების დროს, ვინაიდან ნორმალური განვითარების დროს მედულარული ფირფიტა ვითარდება სახელდობრ

იმ მასალისაგან, რომელიც უორგანიზატოროდაც იჩენს ტვიზოვანი ქსოვილის განვითარების ტენდენციებს.

ამ მოვლენების წინაშე შპემანის კონცეპციები უღონოა. ასე-
თრევე ურთიერთქმედობა ცნობალია ზოგიერთი სხვა ორგანი-
ების განვითარებისათვის, რომლებიც წარმოიშობიან ჩანასახის მე-
ზობელი ნაწილების მხრით ინდუქციის შედეგად, მაგრამ უინდუქ-
ციოთაც შეუძლიათ განვითარება. ერთი ასეთი ორგანო არის თვა-
ლის ბროლი: ზოგიერთ ამფიბიაში ბროლი შეიძლება ინდუქციურული-
იქნას თვალის ფიალით, მაგრამ თვალის ფიალის უქონლოდაც ნორ-
მალურ ადგილზე წარმოიშვა ბროლის ნასახი, რომელიც თუმცაღა,
სავსებით ნორმალურად არ ვითარდება. ასეთი გვარის მოვლენები-
სათვის ბ რ ა უ ს მ ა მოგვაწოდა ტერმინი: „ორმაგი უზრუნველყოფა“.
განვითარება ოდკანოსი (ტვინოვანი ლულისა, ბროლისა) თითქოს
უზრუნველყოფილია ორი საშუალებით, ისე რომ თუ ერთი არა,
მეორე მანაც უსათუოდ გამოიწვევს იმის განვითარებას. შეხედულე-
ბა „ორმაგი უზრუნველყოფის“ შესახებ, რათქმაუნდა, სრულიად
მიუღებელია, ვინაიდან შეიცავს ტელეოლოგიურ წარმოდგენას იმ
მიზნის შესახებ, რომლისკენაც მიისწრაფება ორგანულ ფორმათა
წარმოშობა და რომელსაც იგი აღწევს სხვადასხვა საშუალებით.
შ პ ე მ ა ნ მ ა შესაძლებლად სცნო „ორმაგი უზრუნველყოფის“, შესა-
ხებ შეხედულების მიღება მედულარული ფირფიტის განვითარებისა-
თვის. იგი ფიქრობს, რომ ექტოდერმული მასალა თითქოს „ეგებე-
ბა“ ინდუქტორის ზეგავლენას, ამასთანავე ეგებება იმდენად შორს,
რომ ხანდახან ნერვულ ტვინოვან ქსოვილს წარმოშობს ხოლმე ინ-
დუქტორისაგან დამოუკიდებლადაც. ასეთი გზით შ პ ე მ ა ნ ი, თუნ-
დაც ნაწილობრივ, „ორმაგი უზრუნველყოფის“ შეხედულებას აცლის
ტეოლოგიურ ხასიათს, მაგრამ მაინც ვერ პოულობს გამოსავალს იმ
სიძნელეებისაგან, რომლებიც გზაზე ელობებიან. ასეთი გაგებისას
უკვე ვერ ვფიქრობთ, რომ მასალა, რომელზედაც მოქმედებს ინ-
დუქტორი, სავსებით ინდიფერენტული მასაა, რომელიც თავისი გან-
ვითარების მიმართულებას იძენს მხოლოდ შესაფერისი ინდუქტორი-
საგან.

მაგრამ, საიდან ჩნდება ეს, ექტოდერმაში არსებული, ინდუქ-
ტორთან შეგებების უნარი? ამის შესახებ შ პ ე მ ა ნ ს ორი
ვარაუდი აქვს: ერთი ვარაუდი იმაში მდგომარეობს, რომ ეს თვისებე-
ბი არის მაინც შედეგი ინდუქციისა „პირველადი ორგანიზატორის“
მხრივ, მაგრამ ინდუქციამ, რომელიც მოხდა ჯერ კიდევ ვასტრუ-
ლაციის დაწყებამდე, როდესაც ორგანიზატორი იდო ბლასტულის

ზედაპირზე მედულარული ფირფიტის მასალის გვერდით. ამასთანავე ორგანიზატორის ზეგავლენა უნდა გავრცელებულყო ქსოვილის ზედაპირული შრეზე. ამრიგად, ინდუქცია, რომელსაც ახდენდა ორგანიზატორი კონტაქტის საშუალებით იმ დროს, როდესაც იგი ხდება პირველადი ნაწლავის სახურავად, იქმნებოდა მხოლოდ გავრძელება ისეთისავე ინდუქციისა, რომელიც დაწყებული იყო ორგანიზატორის მიერ ჯერ კიდევ ადრე. ამ ვარაუდის სასარგებლოდ შპემანს არ შეუძლია არც ერთი ფაქტის მოყვანა. აქამდის მედულარული ფირფიტის ინდუქციას ამჩნევდნენ მხოლოდ მაშინ, როდესაც ინდუქტორის ზედაპირი უშუალოდ მიდებელი იყო მარეაგირებელი მასალის ზედაპირზე (შიგნიტაზე). მეორე შესაძლებლობა, რომელსაც უშვებდა შპემანი, ის არის, რომ განასხვავებანი ექტოდერმულ მასალაში, რომლებიც იწვევენ მედულარული ფირფიტის განვითარებას, არსებობენ უკვე კვერცხის განვითარების დაწყებიდან, ისე როგორც კვერცხის განვითარების დაწყებიდან არსებობს თვით ორგანიზატორი. მაგრამ ამას უკვე მიეყვართ მოწინააღმდეგე, უფრო ნაკლებად ეპიგენეტიკურ, შეხედულებასთან განვითარების შესახებ, რომელსაც იცავს ფოგტი.

საქმე იმაშია, რომ არ გვიხდება შეჩერება მხოლოდ მედულარული ფირფიტაზე, თუ დავიწყებთ ჩანასახის იმ ნაწილების ძებნას, რომლებიც აღნიშნული იყვნენ ჯერ კიდევ პირველადი ორგანიზატორის მოქმედების დაწყებამდე, ე. ი. გასტრულაციამდე, შეიძლება უფრო შორს წასვლაც და საკითხის დასმა, არის თუ არა სხვა ნაწილები, რომლებიც ურთიერთ შორის თავიდანვე განსხვავდებიან მათში ჩასახული განვითარების სხვადასხვა მიმართულებით, არის თუ არა განვითარების დროს პროცესები, რომლებიც მიმდინარეობენ ჩანასახის ყოველ ნაწილში, სხვა ნაწილებთან დამოკიდებულების გარეშე, აქვს თუ არა პირველადი უნარი თვითიდიფერენცირებისა ჩანასახის ცალკეულ ნაწილებს განვითარების დაწყებისთანავე.

ფოგტი ფიქრობს, რომ ასეთ საკითხზე შეიძლება დადებითად ვუპასუხოთ. უკვე ნახსენები ცდების საფუძველზე იგი ამტკიცებს, რომ უკვე თავიდანვე, ჩანასახის ცალკეული ნაწილები მომზადებული არიან სხვადასხვა ამოცანის შესასრულებლად, თუმცა ეს მომზადება არ უნდა იქნას წარმოდგენილი როგორც საბოლოო გამიჯვნა ორგანოების ცალკეული ჩანასახებისა. თუ სხვადასხვა ცდებში ჩანასახის ნაწილები იჩენენ ინდიფერენტობას, თუ მათი პოტენციები უფრო ფართოთაა, ვიდრე მათი პროსპექტიული მნიშვნელობა, თუ კვერცხის ნაწილიდან ვითარდება მთლიანი, როგორც მაგალითად;

ორი პირველი ბლასტომერის გაყოფის დროს, ყველაფერი ეს ფოკტის აზრით, არის შედეგი მეორადი პროცესისა, რეგულაციის პროცესისა, რომელსაც დარღვეული სისტემა კვლავ მოყავს ნორმალურ პარამონიულ აგებულობაში, რომ ყველა ამ შემთხვევაში პირველადი ინდიფერენტობა კი არ ამჟღავნდება, არამედ მეორედი რეგულაცია, მტკიცება, ფოკტის აზრით ამ რეგულაციის არასისრულით (ნაკლებლობით). რეგულაციის არასისრულე ემჩნევა ექსპერიმენტებსაც, რომლებიც ნაწარმოები იყვნენ შპემანის და იმის მოწაფეების მიერ. კვერცხზე ზონრის მოჭერის შემდეგ თუმცა ვითარდება ორი ჩანასახი, მაგრამ ძლიერ ხშირად, ორივე ჩანასახის შიგნითა, ერთი მეორესაკენ მიმართულ მხარეს ემჩნევა სხვადასხვა დეფექტი. შიგნითა მხარეზე, ე. ი. სახელდობრ იქ, სადაც შემოკირებული იყო ზონარი, ცუდად არის განვითარებული თვალი, ან კიღური, ან სხეულის გვერდი, ანდა ყველაფერი ეს ერთად. კიდევ უფრო დიდი დეფექტები ემჩნევა ჩანასახის გასტრულაციის დაწყებისთანავე გადაბსკენის დროს. მართალია ცალკეულ შემთხვევაში ასეთი დეფექტები არ არის ზოლმე, და ეს იძლევა საბუთს ვთქვათ, რომ ამფიბიების ადრეულ ჩანასახში დეტერმინაცია არ არსებობს, მაგრამ ის, რომ ზქნდახან ნორმალური სტრუქტურის აღდგენა ყოველ ჩანასახში არ არის სრული, გვიჩვენებს, რომ რომელიმე უკვე არსებული სტრუქტურა იყო დარღვეული და რომ იყო ის, რაც უნდა აღდგენილიყო. ასეთი აზრით ფოკტი ხსნის თავის მოწაფეების (გერტლერისა და სუზუკის) ნაშრომებს. ამ ცდებშიც ჩანასახზე გამოწვეული დეფექტები სწორდებოდა, მატლს ჩვეულებრივ ყველა ორგანო ჰქონდა, მაგრამ ეს გამოსწორება ხშირად იყო არამთლიანი; მაშასადამე აქაც შეიძლება ვიფიქროთ, რომ რაღაც იყო დარღვეული, და თუმცა ამ დარღვევას შეუძლია ხანდახან გამოსწორდეს მთლიანადაც, მაგრამ ეს მაინც იქნება გასწორება, რეგულაცია, მეორადი პროცესი. ყველა ნაწილი კვერცხისა ინდიფერენტული რომ ყოფილიყო ან თანაბარი თავიანთ შორის, მაშინ კვერცხის რაოდენიმე მასალის უქონლობა გამოიწვევდა მთლიანად მთელი ჩანასახის ოდენობის მხოლოდ პროპორციონალურ შემცირებას. ფოკტს გამოყავს დასკვნა, რომ ნაკლებობა რეგულაციისა არის გამოაშკარავება იმისა, რომ ყოველი ნაწილი მისდევს თავიდანვე დაწესებულ თავის მიზნებს, თავისი განვითარების დაწესებულ მიმართულებას.

ამ რიგად, ცალკეულ ნაწილებს აქვთ თავიანთი ნაწილობრივი დავალებანი, რომლებთაც ისინი ცდილობენ შეასრულონ, ე. ი. ისინი ვითარდებიან დავალებების შესრულების მიმართულებით რაღაცნაირი

ინერციით. ჩანასახის ყოველი ნაწილის მიერ დავალებების შესრულება ხდება უმეტესად დამოუკიდებელივ. ეს მტკიცდება დაბალი ტემპერატურით ან ჟანგბადით ჩანასახის შეჩერების ცდებით რომლებიც აწარმოა ფოტმა. ამ ცდებში ფერხდებოდა შესრულება ნაწილობრივ დავალებებისა ჩანასახის ზოგ ნაწილში, მაგრამ სხვა ნაწილებისათვის ამას სრულიად არ შეუშლია მათი ნაწილობრივი დავალებების შესრულება. ამ ცდებში ყურადღების იპყრობს ის გარემოება, რომ განვითარების პროცესების ხელოვნური დაყოფა მეზობელ ნაწილებში შეიძლება მოხდენილი იქნას თითქმის ყოველ ადგილას. მედულარული ფირფიტის ნაწილებს, რომლებიც ვითარდებიან ჩანასახის გამთბარ მხარეზე, აქვთ სახე ისეთი თითქოს აეღოთ უკვე მზა მედულარული ფირფიტა და მოესპოთ თვითნებურად არჩეული იმის ნაწილი.

რათქმაუნდა ფოტო არ უარყოფს შპემანისა და მისი სკოლის მიერ მიღებულ შედეგებს, იგი არ უარყოფს „ორგანიზატორების“ არსებობას და ურთიერთმოქმედებას ნაწილებთან შორის, რომლებიც იწვევენ რეგულაციას. ჩანასახს, რომლის ერთი ნახევარი შეფერხებული იყო განვითარებაში, მაშინათვე ეწყება მთელი რიგი რეგულაციის პროცესები, როგორც კი წყდება განვითარების შემდეგნაირი ფაქტორის მოქმედება. ჩანასახის დამუხრუჭებული ნახევრის განვითარება ხდება დიდი ცვლილებებით ნორმალურ განვითარებასთან შედარებით. ახალ პირობათა მიხედვით, მასალის გამოყენება მთელ რიგ ნაწილებში განსხვავდება ნორმალურისაგან. ჩვენ არ შეგვირდება იმ პროცესებზე, რომლებიც დეტალურად არიან აღწერილი ფოტის მიერ. მნიშვნელოვანია ის, რომ ფოტის აზრით, განვითარების ადრეულ სტადიებში უკვე არსებობენ ნაწილები, რომლებშიც ჩასახულია განვითარების სხვადასხვა მიმართულება. თუ ჩანასახის ყოველ ნაწილს უკვე აქვს თავისი ნაწილობრივი დავალებანი და ყოველი ნაწილი ვითარდება ამ დავალების განხორციელების იმ მიმართულებით, მაშინ უნდა ვაღიაროთ, რომ პრინციპში ნორმალური, არაფრით არ დარღვეული განვითარებისათვის სრულიად საკმარისია ის მიზეზები, რომლებიც ჩასახულია კვერცხის ყოველ ნაწილში ცალკე. მთელი განვითარება შეიძლება წარმოვიდგინოთ, როგორც უბრალო ჯამი ასეთი ერთმანეთზე დამოუკიდებელი დიფერენცირების ნაწილობრივი პროცესებისა, იმის მსგავსად, როგორც მოზაიკა შედგება ბევრი, სხვადასხვაფერის ცალკეული კენჭებისაგან. შეიძლება, მაშასადამე, ჩანასახს ეწოდოს მოზაიკა ცალკეული ნაწილებისა, რომლებთაც აქვთ განვითარების სხვადასხვა მიმართულება. დასასრულ, თუ გაზრდილი ცხოველის ყოველი ნაწი-

ლი უკვე არსებობს კვერცხში შესაბამისი ცალკე ნაწილის სახით, მაშინ საკითხს იმის შესახებ, თუ როგორ ხდება ასეთი უკვე ძირითადად წინასწარგანსაზღვრული ნაწილების გარდაქმნა წილულ დიფერენცირებულ ნაწილებად, უკვე აღარ აქვს ის დიდი პრინციპიალური მნიშვნელობა, რომელსაც წარმოადგენს საკითხი ცხოველის ორგანოებისა და ნაწილების ახლად წარმოშობის შესახებ. არსებობდა ეს კონცეპცია პრეფორმისტულია, ისე, როგორც შპემანის პირველადი კონცეპცია არის ეპიგენეტიური. ფოგტი თავის ცდებში კმაყოფილდება იმით, რომ ადასტურებს მოზაიკობის არსებობას ამფიბიების განვითარებაში. მაგრამ იგი არც კი ცდილობს უპასუხოს კითხვაზე, საიდან წარმოიშობა ეს მოზაიკა, საიდან წარმოიშობიან კვერცხის ნაწილები, რომლებიც განსხვავდებიან ურთიერთშორის განვითარების თვისებებით. ფოგტი არც კი სვამს ამ საკითხს.

მაგრამ, ნუ თუ საქმე იმდენად ცუდად არის, რომ ყველა მონაცემის შემდეგ, რომლებიც ლაპარაკობენ ნამდვილი განვითარების არსებობის შესახებ, ნაწილებისა და ორგანოების ნამდვილად ახლად წარმოშობის შესახებ, კვლავ გვიხდება დავუბრუნდეთ პრეფორმისტულ თეორიებს? ფოგტის მიერ მოტანილი ფაქტები არ იწვევენ ეჭვს. მაგრამ იმისათვის, რომ დამტკიცდეს ფოგტის შეხედულების სისწორე, საჭიროა იქნებოდა დამტკიცება, რომ ჩანასახის ყოველ ნაწილში მართლაც ჩასახულია მისი განვითარების მიმართულება, რომელიც ხორციელდება ყოველთვის, როდესაც გარეშე პირობები მას არ არღვევს. ამისათვის კი საჭიროა გამოინახოს ისეთი ნერხი, რომლის საშუალებითაც შესაძლებელი იქნებოდა თვალის გადევნება კვერცხისა და ძლიან ადრეული ჩანასახის ცალკეულ ნაწილებზე იმ დროს, როცა ეს ნაწილები სრულებით გამოცალკეებულნი არიან დანარჩენი ჩანასახისაგან ისეთ პირობებში, რომლებიც ხელს უწყობენ ამ ნაწილებს გამოამყლანონ ცალკეულ უბნებში განვითარების ტენდენცია.

წინ თავში ჩვენ დაწვრილებით ვარჩევდით ჩანასახის იზოლირებულ ცალკეული ნაწილების გაზრდის ცდებს, როგორც გაზრდილი ცხოველების სხვადასხვა ღრუბში, ისე მთლიანი იზოლირების დროს რინგერის ხსნარში. ამ ცდების შედეგები სრულიად არ ადასტურებს ფოგტის კონცეპციებს.

ჩანასახის ცალკეულ ნაწილებს, ჯერ კიდევ საბოლოო დეტერმინაციამდე, თუ აქვთ ტენდენციები განვითარებისა სავსებით განსაზღვრული მიმართულებით, ყოველი ნაწილის ნაწილობრივი დავალებების თანახმად, მაშინ უნდა გამოამყლანებულიყო სახელდობრ ეს

ტენდენციები ნაწილების იზოლიაციის დროს, მაგრამ თვალის ორბიტაში ბლასტულის ყველა ნაწილის კულტივირების დროს შესამჩნევია განვითარების ერთი და იგივე მიმართულება (განვითარება ქორდისა და მეზოდერმის მიმართულებით), რომელიც მხოლოდ „ორგანიზატორის“ მასალისათვის შეესაბამება მის „ნაწილობრივ დავალებებს“. მთლიანი იზოლიაციის დროსაც, იზოლირებულ ნაწილების დიფერენციაცია არ შეესაბამება მათ ნორმალურ ბედს: იზოლირებული ნაწილები იძლევა ან ნაკლებ (ექტოდერმა) ან მეტ დიფერენციაციებს (განაპირა ზონა), მაგრამ საერთოდ არა იმის, რაც მათ უნდა მოეცათ თავიანთი ნორმალური განვითარების დროს.

ამ ექსპერიმენტებიდან ერთი რამ გამომდინარეობს სრული უეჭველობით: თუ ამფიბიების ჩანასახში გასტრულაციამდე და საბოლოო დეტერმინაციამდე არსებობს რაიმე წინასწარი ჯერ კიდევ მერყევი ბედისწერა ცალკეული ნაწილებისა, მაშინ ეს ბედისწერა არსებობს მთელი სისტემის ფარგლებში. მხოლოდ სისტემაში ყოფნის დროს, ცალკეულ ნაწილებს აქვთ ესა თუ ის ტენდენცია, მხოლოდ სისტემას ახასიათებს განსაზღვრული გეგმა ცალკე ნაწილების დალაგებისა, მაგრამ არა ყოველ ნაწილს თავისთავად. ამიტომ, მკვლევართა ყურადღება უნდა მიექცეს სახელდობრ ამ სისტემის შესწავლას. სისტემის შესწავლით უნდა მივუღვეთ დეტერმინაციის პრობლემის გადაწყვეტას და ჩანასახის ცალკეულ ნაწილებთან შორის განვითარების მიმართულების განაწილებას.

ფოტის მიერ შეგროვებული მონაცემები, ალბათ, ესე უნდა იქნას გაგებული, რომ კვერცხის ორგანიზაცია, იმის სისტემა არ იზღუდება „ორგანიზატორით“, არამედ ვრცელდება მთელ კვერცხზე.

ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორია

წინა თავში ჩვენ შევეცადეთ დაგვესაბუთებია დასკვნა, რომ არ შეიძლება შექმნა განვითარების დამაკმაყოფილებელი თეორიისა, თუ მხედველობაში მიღებული იქნება მხოლოდ თვისებები ცალკეული ნაწილებისა და მათგან გამომავალი ზეგავლენები, სულ ერთია იქნებიან ესენი მოზაიკური ნაწილები, რომლებიც ვითარდებიან თვით-დიფერენციაციაში, თუ ნაწილები, რომლებიც ზეგავლენას ახდენენ სხვა ნაწილებზე ინდუქციის გზით. მკვლევარმა უნდა მიიღოს მხედველობაში მთელი ჩანასახის თვისებები, იმისთვის რომ შექმნას თეორია, რომელიც უფრო ახლო იქნება სინამდვილისა. ამავე დროს მთლიანი ჩანასახი უნდა იყოს გაგებულნი, როგორც ნაწილების ჯამი კი არა, არამედ როგორც რომელიღაც დინამიკური სისტემა მალალი რივისა.

ისეთი თეორია, რომელიც მხედველობაში ღებულობს, რომ ჩანასახი თავისი განვითარების ყველა სტადიაზე წარმოადგენს დინამიკურ სისტემას, რომელშიც შეერთებულია მისი ცალკეული ნაწილები, არის ამერიკელი მკვლევარის ჩაილდის თეორია. ეს თეორია ემყარება მთელ რიგ გამოკვლევებს, რომლებიც ნაწარმოები იყვნენ თვით ჩაილდის და მთელი რიგი იმის მოწაფეების მიერ. ჩაილდი უწოდებს თავის თეორიას ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორიას. ფიზიოლოგიური გრადიენტი არის ცხოველის მთელი სხეულზე ან იმის ცალკეულ ორგანოზე ფიზიოლოგიური აქტიობის განაწილების გამორკვევა და, სახელდობრ, ამ აქტიობის დაცემა რომელიმე მიმართულებით, სხეულის რომელიმე ლერძის სიგრძეზე ან რომელიმე ცენტრის ირგვლივ. ფიზიოლოგიური აქტიობა კი არის ცხოველის სხეულში ყველა სასიცოცხლო პროცესის ინტენსიობა, რომელიც შედარდება ნივთიერებათა ცვლის ინტენსიობაში, სახელდობრ, ჟანგვის პროცესების ინტენსიობაში. სასიცოცხლო პროცესების ინტენსიობისა და ნივთიერებათა ცვლის ინტენსიობის გამოსამქლავნებლად ჩაილდმა გამოიხატა რამდენიმე მეთოდი: ძირითადი მათგანი არის ეგრედწოდებული „შედარებითი მგრძობიარეობის გამორკვევის მეთოდი“. საქმე იმაშია, რომ თუ რომელიმე მარტივად აგებულ ცხოველზე, უმდაბლეს ჭიაზე, პლანარიაზე, პოლიპზე ან ჩანასახზე ვიმოქმედებთ საწამლავი განსაზღვრული კონცენტრა-

ციის ნივთიერებებით, მაშინ ცხოველის ნაწილები, რომლებთაც აქვთ სასიცოცხლო პროცესების ძლიერ დიდი ინტენსიობა, საწამლაის მოქმედებაზე უფრო მეტ მგრძნობიარობას იჩენენ და პირველნი იწყებენ კვლამას. სხეულის იმ ნაწილებზე, რომლებთაც სასიცოცხლო პროცესების ინტენსივობა უფრო ნაკლებია, საწამლაი ისე სწრაფად არ მოქმედობს და ისინი კვლამას იწყებენ უფრო გვიან. ეს დამოკიდებულება დამტკიცებულია ემპირიულად და ჯერჯერობით კიდევ არ შეიძლება საბოლოოდ თქმა, თუ როგორია კავშირი სასიცოცხლო პროცესების ინტენსიობასა და კვლამას შორის. მაგრამ საქმე, როგორც ჩანს, იმაში მდგომარეობს, რომ რაც უფრო ინტენსიურია სასიცოცხლო პროცესები, რაც უფრო მეტია, მათსადაც, სისწრაფე ამ პროცესებისა, მით უფრო სწრაფად აღმოჩნდება მათში სხვადასხვა ზეგავლენის შედეგები, მათ რიცხვში საწამლაი ნივთიერებების ზეგავლენების შედეგებიც. შედარებით მარტივად აგებულ ცხოველებში ადვილი დასამტკიცებელია, რომ მგრძნობიარება საწამლაეებისადმი მათ არა აქვთ თანაბარი მთელი სხეულის მანძილზე. სხეულის ერთ ბოლოზე იგი უფრო დიდია. ამიტომ ამ ბოლოზე, საწამლაი ნივთიერებების მოქმედების დროს, კვლამა იწყება ყველაზე უშალ. ასეთი მეტად ძლიერ მგრძნობიარე ადგილიდან დაწყებული, მგრძნობიარება საწამლაის მოქმედებისადმი თანდათანობით კლებულობს. ამიტომ კვლამაც თანდათანობით ვრცელდება მაღალი აქტივობის პოლუსიდან ცხოველის მთელ სხეულზე. მარტივად აგებულ ცხოველებზე და ჩანასახებში მგრძნობიარება კლებულობს, ერთი ბოლოდან დაწყებული. სხეულის მთავარი ღერძის სიგრძეზე.

გიდროიდებს ძლიერ მგრძნობიარე აქვს პირის ნაპრალისა და საცეცის მიდამო, მაგრამ გიდრანტის სხეულზე და ღეროზე მგრძნობიარობა კლებულობს ჰიდრანტის მწვერვალთან და იმის პირის ნაპრალიდან მოშორებით. ჭიებში ძლიერ დიდი მგრძნობიარობა აღმოჩენილი თავის ბოლოზე (ნახ. 42.) სხეულის უკანა ბოლოს მიმართულებით მგრძნობიარეობა კლებულობს. საწამლაეებისადმი მგრძნობიარობის ცვალებადობა ჩაილიის შეხედულებების თანახმად არის გამოძლევენება ასეთისავე ცვლილებებისა, სახელდობრ, ფიზიოლოგიური აქტივობის დაცემისა ცხოველის სხეულის გასწვრივ. აქ მქლავნდება, მაშასადამე, ფიზიოლოგიური აქტივობის გრანდიენტით.

შედარებითი მგრძნობიარობის განსაზღვრის მეთოდის გარდა, კიდევ არსებობს რამდენიმე სხვა მეთოდი ფიზიოლოგიური გრადიენტის აღმოსაჩენად. თუ არის ალებული სუკამარისად დიდი კონ-

კენტრაცია საწამლავე ნივთიერებისა იმდენად სუსტია, რომ მას არ შეუძლია ცხოველის მოკვლა, მაშინ სხეულის უფრო მეტად აქტიურ ნაწილებს საწამლავეს მოქმედება უფრო უკეთ გადააქვთ, ვიდრე სხვა ნაწილებს. ისინი უფრო უკეთ ეგუებიან ახალი პირობებს, „აკლიმატიზირდებიან“ მათში. სხეულის ძლიერ აქტიური ნაწილი სხვაზე უმაღლესად მოჯობინდება მავნე მოქმედების შეწყვეტის შემდეგ, თუ ეს მოქმედება არ იყო მეტად ძლიერი. ფიზიოლოგიური გარადიენეტის აღმოჩენა შესაძლოა აგრეთვე ზოგიერთი ისეთი საღებავის საშუალებითაც, რომლებთაც ორგანიზმი აგროვებს უფრო მეტი ფიზიოლოგიური აქტიობის ადგილებში. რაც უფრო ნაკლებია ფიზიოლოგიური აქტიობა, მით უფრო ნელა გროვდება საღებავები.

რათქმუნდა, ძლიერ კარგი იქნებოდა, რომ შესაძლებელი ყოფილიყო, ცხოველის სხეულის სხვადასხვა ნაწილში, ნივთიერებათა ცვლის ინტენსიობის განსაზღვრა უშუალოდ და იმავე დროს ნამდვილი რაოდენობის განსაზღვრა. მაგრამ ამისათვის არსებითად საჭირო იქნებოდა მთელი სასიცოცხლო პროცესების ინტენსიობა მთლიანად, გამოსახული ყოფილიყო რიცხვებით. თეორეტიული ბიოლოგიის ეხლანდელი მდგომარეობის გამო ჯერ კიდევ არ არის ამისათვის საჭირო საფუძვლები. რაოდენობითი აღრიცხვას ემორჩილება ჟანგბადის შთანთქმის სისწრაფე ქსოვილებისა და უჯრედების სუნთქვის დროს; მაგრამ კიდევაც რომ ვყოფილიყავით დაწმუნებულში, რომ სუნთქვის სისწრაფე ყოველთვის სწორად ასახავს მთელი სასიცოცხლო პროცესის ინტენსიობას მთლიანად, ეს მაინც ბევრად ვერაფერში დაგვეხმარებოდა, ვინაიდან ჯერჯერობით კიდევ არ არის მეთოდები, რომლებიც იძლევიან შესაძლებლობას, რომ ზუსტად გაიზომოს ჟანგის პროცესების ინტენსიობა მთელი ორგანიზმის თვითელ ნაწილში; მაგრამ ორგანიზმს თუ დაჭრით ნაწილებად და გავზომავთ ჟანგბადის შთანთქმას ყოველი ცალკეული ნაწილის მიერ, შეიძლება მივიღოთ სრულიად არასწორი შედეგები, ვინაიდან შეიძლება დანამდვილებით თქმა რომ ცალკეული ნაწილის სასიცოცხლო პროცესები ისეთები არ იქნება, როგორებიც იყვნენ მაშინ, როდესაც იგივე ნაწილი შედიოდა მთელი, დაუზიანებელი ორგანიზმის შემადგენლობაში.

უკვე მოყვანილი ორი მაგალითი საკმარისად დამაჯერებლად გვიჩვენებს, რომ გრადიენტები მართლაც ფიზიოლოგიური აქტიობის გამოხატვაა: მართლაც, პირის მიდამოცა და საცეცვი ჰიდროიდისა სხეულის წინა ბოლო ჭიისა, მაგალითად პლანარიისა, უეჭველად, უფ-

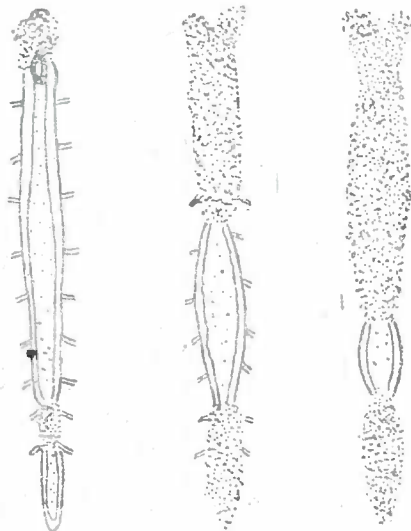
რო მეტად აქტიური ნაწილებია ამ ცხოველებისა, სწორედ სხეულის ამ ნაწილებში ჩანს გრადიენტის მაღალი პოლუსი.

უსხვადასხვანაირესი ფაქტორები სრულებით ერთნაირად ამჟღავნებენ ფიზიოლოგიური გრადიენტებს: საწამლაღი ნივთიერებათა, მრავალფეროვანებას უზომოდ მაღალ ტემპერატურას, ჟანგბადის მოსაზობას, ულტრაიისფერ სხივებს, ვიტალურ შედეგებს, მყანგავი პროცესების ინტენსიობის სწორ განსაზღვრას. აქედან ჩაილდეს გამოყავს დასკვნა, რომ ცხოველების სხვადასხვა ნაწილს შორის, რომლებიც იჩენენ გრადიენტებს, არსებობს მხოლოდ რაოდენობითი და არა თვისებითი განსხვავებანი. უფრო უმალესად დიფერენცირებულ ცხოველებს, ხოლო ჩანასახებს კი მათი პროგრესიული დიფერენციაციის კვალობაზე, უკვე უჩნდებათ სხეულის ცალკეულ ორგანოთა შორის ხარისხობრივი განსხვავებანიც და მაშინ კი შეუძლებელი ხდება გრადიენტების გამოძღვანება: სხეულის ნაწილებზე, თვისებებით განსხვავებულებზე, სხვადასხვა გარეგანი ზეგავლენა მოქმედობს სრულიად არა თანაბრად. ამას გარდა, სხვადასხვა ორგანიზმში მყოფი რეგულატორული მექანიზმები სრულიად მალავენ ქსოვილების პირველადს, უშუალო რეაქციას, რომელიც გამოიხატება გრადიენტის ფორმით, და სცვლიან მას უფრო რთული რეაქციით.

ჩაილდმა არამც თუ დაამტკიცა გრადიენტების არსებობა, არამედ კიდევაც აღმოაჩინა, რომ მათ მჭიდრო კავშირი აქვთ ორგანიზმების განვითარების პროცესებთან. ასეთი კავშირის მიზეზი არის ფიზიოლოგიური გრადიენტების ორი თავისებურება: 1) ფიზიოლოგიური გრადიენტის განსაზღვრულ დონესთან დაკავშირებელია საცემით განსაზღვრული ფორმათაწარმოშობი პროცესები, 2) გრადიენტის მაღალი პოლუსი იჩენს დომინირების უნარს უფრო დაბალი ტონის გრადიენტამდე, ახდენს რა ზეგავლენას ფორმათაწარმოშობის პროცესებზე, რომლებიც ხდებიან ამ უფრო დაბალ დონეებზე. ამის გამო, უფრო მაღალი პოლუსი ახდენს კოორდინაციას ყველა ფორმათაწარმოშობი პროცესებისას, რომლებიც ხდებიან ერთი გრადიენტის მანძილზე, იმის ძლიერ მაღალი პოლუსიდან ძლიერ დაბალ პოლუსამდე. განვმარტოთ ეს რამდენიმე მაგალითით.

პილროდულ პოლიპების სხეული დიფერენცირებულია გრძელ ღერძად და პოლიპის საკუთრივ სხეულად, რომელსაც გრძელი ზორთუშის ბოლოზე აქვს პირის ნაპრალი, რომელიც გარშემოხვეულია ორრიგად დალაგებული საცეცით. როგორც უკვე აღნიშნული იყო, პირისა და საცეცის მიდამო არის გრადიენტის მაღალი პოლუსი; პოლიპის სხეულის სიგრძეზე და შემდეგ ღეროს სიგრძეზე ფიზიოლო-

გიური აქტიობა თანდათანობით კლუმელობს. ჰიდროიდული სიპინები იჩენენ რეგენერაციის ძლიერ დიდ უნარს, სხეულის დაკარგული ნაწილების აღდგენის უნარს და სხეულის პატარა ნაწილებისაგან მთელი სხეულის აღდგენის უნარსაც კი. თუ ამოვჭრით სიპინის ღეროს პატარა ნაკვეთს, ნაკვეთის ერთ ბოლოზე რეგენირდება ახალი სიპინი, მაგრამ მეორეზე იზრდება ღერო. თუ რომელ ბოლოზე წარ-



ნახ. 42. ჭია აელოზომის ფიზიოლოგიური გრადიენტი, დიფერენციალური მგრძობებლობის მეთოდით გამოშლანებული (ციანის კალიუმის მოქმედებით). ჭიის სხეულის კვდომის სამი თანმიმდევარი სტადია. კვდომა იწყება წინა ბოლოდან (ნაწილობრივ უკანა ბოლოზე).

მოიშობა სიპინი და რომელზე ღერო, — ამისგამორკვევა შეიძლება ფიზიოლოგიური გრადიენტით. ვინაიდან გრადიენტი არის სიპინის მთელ ღეროს სიგრძეზე, არის ფიზიოლოგიური აქტიობის დაქვევითება, ამიტომ ამოჭრილ ნაკვეთსაც ფიზიოლოგიური აქტიობა ექნება არათანაბარი მის მთელ მანძილზე. იმ ბოლოზე, რომელიც უფრო ახლოს იყო სიპინის სხეულთან, ფიზიოლოგიური აქტიობა უფრო მაღალია. იმ ბოლოზე კი, რომელიც სიპინის სხეულისაგან შორს იყო, ფიზიოლოგიური აქტიობა დაბალია. ახალი სიპინი ყოველთვის წარმოიშობა ღეროდან ამოჭრილი ნაკვეთის იმ ბოლოზე, რომელსაც

აქვს უფრო მაღალი აქტიობა, მეორე ბოლოზე კი სიპინის, სხეულებრივ არ წარმოიშობა. ეს ცდა არის ილიუსტრაცია ზემოთ მოყვანილი ორივე დებულებისა. განვითარება ხდება ფიზიოლოგიური გრადიენტის მდებარეობის ზუსტად შესაბამისად—სიპინი ვითარდება გრადიენტის მაღალ პოლუსზე. მეორე მხრით, ლეროდან ამოჭრილი ნაკვეთის ერთ ბოლოზე სიპინის წარმოშობა აფერხებს სიპინის რეგენერაციას მოპირდაპირე ბოლოზე. ეს რომ ასეა, რომ გრადიენტის მაღალი პოლუსის მოპირდაპირე ბოლო ლეროს ნაკვეთისათვის თავად არ არის მოკლებული სიპინის წარმოშობის უნარს, ჩანს შემდეგი ცდიდან: თუ რომელიმე საშუალებით შევაფერხებთ სიპინის განვითარებას გრადიენტის თავდაპირველად მაღალ პოლუსზე, მაგალითად ამ ბოლოთი თუ ჩავარჭობთ სილაში ლეროს ნაჭერს, მაშინ ლეროს ბოლო, რომელსაც თავდაპირველად ქონდა დაბალი აქტივობა, განთავისუფლდება დომინირებისაგან და თვითონ წარმოშობს სიპინს, ხდება რა ერთდროულად გრადიენტის მაღალ პოლუსად. სიპინის წარმოშობა შეიძლება მოხდეს ლეროს ყოველ ნაწილზე, თუ როგორმე გამოვიწვევთ მასში ფიზიოლოგიურ აქტიობის ადგილობრივ ამღვლებას. თუ ლეროზე გავაკეთებთ განაკვეთს, მაშინ იგი ძლიერ მალე შეხორცდება, რაიმე ვართულების წარმოუშობლად. როდესაც ჩაილდი აკეთებდა რამდენიმე ვაკვეთას, რომ წარმოშობილიყო კრილობა არასწორი კიდეებით, მაშინ შეხორცება თხოვლობდა მეზობელი ნაწილების მნიშვნელოვან გადახალისებას და გაზრდას. ქსოვილის ამ გაზრდისა და გადახალისების დროს, ფიზიოლოგიური გრადიენტი ძლიერ მალღდებოდა; აქ წარმოიშობოდა გრადიენტის ახალი პოლუსი, და ეს საკმარისი ხდებოდა, რომ ამ ადგილზე გაზრდილიყო ახალი სიპინი. ჩაილდი აკეთებდა მეორე ცდასაც. იგი ლეროზე განაკვეთში სვამდა ლეროს ნაჭერს, რომელიც აღებული იყო უფრო მაღალი დონედან, სიპინის სხეულის ახლოს. მთელი ლეროს სიგრძეზე გრადიენტის არსებობის გამო ჩასმულ ნაჭერს ჰქონდა ბევრად უფრო მაღალი ფიზიოლოგიური აქტივობა, ვიდრე იმის ვარშემომხვევ მასალას. ამიტომ ტრანსპლანტანტმა წარმოშვა ცენტრი მაღალი ფიზიოლოგიური აქტივობისა, და ამის შედეგად აქ იზრდებოდა ახალი სიპინი (ნახ. 43). სიპინის წარმოშობაში მონაწილეობდა ადგილობრივი მასალაც. ტრანსპლანტანტი, რომელმაც გამოიწვია წარმოშობა მაღალი ფიზიოლოგიური აქტივობის ცენტრისა, ხანდახან თვითონ შეადგენდა ხოლმე ახალი სიპინის პატარა ნაწილს, მაგალითად, ხორთუმის ნაწილს.

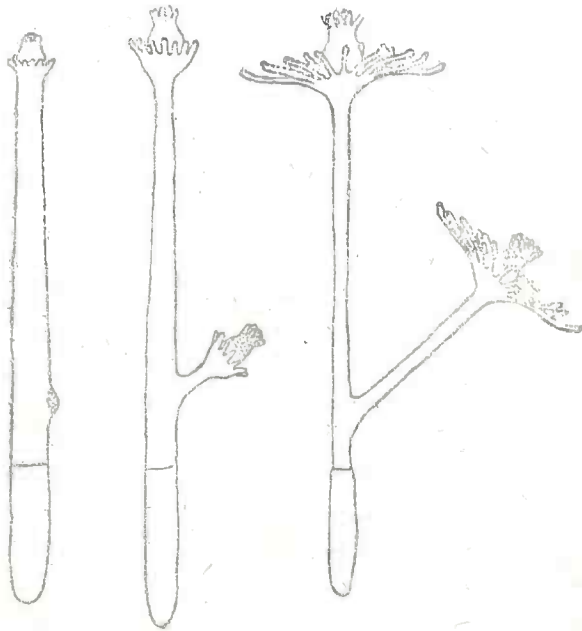
აქედან უკვე ჩანს, რომ გრადიენტის მაღალ პოლუსს რაღაც საერთო აქვს „ორგანიზატორთან“, მოქმედობს მეზობელ ქსოვილებზე და აიძულებს მათ ფორმათაწარმოებას. გრადიენტის მაღალი, პოლუსი, არამც თუ იწვევს სწორედ მაღალი პოლუსის დამახასიათებელ ახალ წარმოშევებს (სიპინს) ამ ადგილზე, სადაც იგი წარმოიშობა, არამედ კონტროლს უწევს სხეულის დანარჩენი ნაწილების ყოფაქცევას იმ გრადიენტის მანძილზე, რომლის უმაღლესი წერტილის იგი არის.

ჰიდროიდებში დაბალი დონის გრადიენტის ფორმათაწარმოების პროცესები შეიძლება განხორციელდეს მხოლოდ იმ პირობით, რომ ვითარდება ორგანოც, რომელიც დამახასიათებელია გრადიენტის მაღალი პოლიუსისა, სიპინის განვითარებისას პირველად წარმოიშობა სწორედ იმისი ბოლო, ხორთუმი პირის ხერხედიანად, რომელსაც აქვს უმაღლესი ფიზიოლოგიური აქტიობა. შემდეგ თანდათანობით წარმოიშობა დანარჩენი ნაწილებიც: ჯერ საცეცის პირველი და მეორე რიგი, შემდეგ კუჭის ნაწილი, შემდეგ ღერო. ამრიგად ხორთუმი ვითარდება მაშინ, როდესაც ჯერ კიდევ არ არის სხვა ნაწილები. იგი ვითარდება დამოუკიდებელიც; ყველა დანარჩენი ნაწილი და ორგანო, რომლებიც დამახასიათებელი არიან გრადიენტის უფრო დაბალი დონეებისა, ვითარდებიან მხოლოდ მაღალი პოლუსების ორგანოებთან დამოკიდებულებით.

მთელი სიპინი მთლიანად აფერხებს სხვა სიპინების განვითარებას გრადიენტის მანძილზე, რომლის უმაღლესი პოლიუსი მას უჭირავს. ამიტომ ღეროს მოკვეთილი ნაჭერის ქვედა ბოლოზე მეორე სიპინი არ ვითარდება, თუმცა სიპინს შეეძლო განვითარებულყოფილ ქვედა ბოლოდანაც. მაგრამ უმაღლესი პოლუსის დომინირება არ არის შეუზღუდავი. როდესაც ჩაიღღმა ღეროს ამოჭრა განსაკუთრებით დიდი ნაჭრები, მაშინ ახალი სიპინები წარმოიშვნენ ორივე ბოლოზე: ალბათ, გრადიენტის უმაღლესი პოლუსის გავლენამ ვერ შესძლო ასეთ შორ მანძილზე გავრცელება. ღეროს ნაჭრის ქვედა ბოლოზე წარმოიშვა საკუთარი გრადიენტი, საკუთარი მაღალი პოლუსით, რომელსაც შესწევს სიპინის წარმოშობის უნარი, ვინაიდან ღეროს ნაჭერი შეიძლება ამოიჭრას ყოველ დონეზე; ამიტომ ნათელი ხდება, რომ სიპინის წარმოშობისათვის არ არის საჭირო რომელიმე საესებით განსაზღვრული დონე ფიზიოლოგიური აქტიუობისა, არამედ სიპინი წარმოიშობა ფიზიოლოგიური გრადიენტის დონეზე.

მოვიტანოთ კიდევ ერთი მაგალითი ჩაიღღოს ნაშრომებიდან,

რომელიც ეხება უკვე ერთი ჰიდროგენის ემბრიონალურ განვითარებას: დაყოფის შედეგად აქ წარმოიშვა გაგრძელებული ფორმის მატლი (ნახ. 44). პლანულას ჯერ აქვს ერთშიანი კედელი; შემდეგ ვეგეტატიურ პოლუსზე, ცალკეული უჯრედების შიგნით შეძვრომის საშუალებით, წარმოიშობა ენდოდერმა. მასთან ერთად ეს პოლუსი



ნა. 43. ჰიდროიდის ღეროზე ახალი სიბინის ინდუქცია, გამოწვეული წვეროსთა ახლო აღებულ ღეროს პატარა ნაჭრის ჩანერგვით. ინდუქცირებული სიბინის განვითარების სამი თანმიმდევარი სტადია (ის ნაწილები, რომლებიც უშუალოდ განვითარდნენ გადანერგილ მასალიდან, აღნიშნულია წერტილებით).

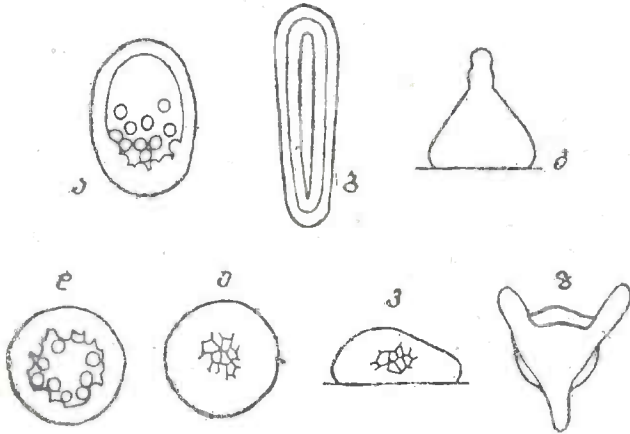
ხდება გრადიენტის მაღალ პოლუსად. რამდენიმე ხნის ცუკრვის შემდეგ პლანულა მიმაგრდება თავისი ანიმალური პოლუსით, ვეგეტატიურ პოლუსზე კი იზრდება ჰიდროიდის ღერო. ჩ ა ი ლ დ მ ა ი მოკმედა პლანულაზე, ჯერ კიდევ ენტოდერმის წარმოშობამდე, სხვადასხვა საწამლავე ნივთიერებებით. ამ ნივთიერებების კონცენტრაცია ისე იყო შერჩეული, რომ საწამლავე წამლავდამ პლანულის მხოლოდ უფრო მეტად მგრძობიარე ნაწილის, გრადიენტის მხოლოდ უმაღლეს

პოლუსს. ჩაილდმა შედეგად მიიღო პლანულები, რომლებშიც შეუძლებელი იყო ფიზიოლოგიური გრადიენტის აღმოჩენა. ცხადია, გრადიენტის უმალესი პოლუსის ფიზიოლოგიური აქტიობა ქვეთდებოდა მოწამვლის გამო, იმდენად, რომ იგი უთანაბრდებოდა პლანულის დანარჩენი ნაწილების ფიზიოლოგიურ აქტივობას.

ამის შესაბამისად ფორმათაწარმომშობი პროცესებიც სავსებით იყო დარღვეული, მათ დაკარგეს პოლარობის ყოველი ნიშნები, დაკარგეს კანონზომიერი დალაგება. მატლი არ იზრდებოდა სიგრძეზე, რჩებოდა მონგრევალებული. ენტოდერმა, ნაცვლად იმისა, რომ წარმოშობილიყო ვეგეტატიურ პოლუსზე, წარმოიშვა მატლის მთელ შიგნითა ზედაპირზე. ასეთი მატლები დიდი სიძნელით ეწებებოდა და მიწებება იწყებოდა, ჩვეულებრივ, მხოლოდ მაშინ, როდესაც ისინი თავისდროზე გადაჭკონდათ ნორმალურ გარემოში. როდესაც მატლი მოეწებებოდა ხოლმე მისგან ერთი ღერო კი არ ეზრდებოდა, არამედ რამდენიმე ერთდროულად. გრადიენტების სისტემების დარღვევამ გამოიწვია შესაბამისი დარღვევა განვითარების ყველა შემდეგი პროცესებისა: მოისპო ჩანასახის განსაზღვრული ორგანიზაცია და იმის ნაცვლად შეიქმნა ფორმათა წარმომშობი პროცესების, სრულიად უწესრიგო დალაგება. გრადიენტის მაღალი პოლუსი ნამდვილად ასრულებდა „ორგანიზატორის როლს“. მაღალ პოლუსზე იგი ახდენდა ფორმათა წარმომშობი ზოგიერთი პროცესის ლოკალიზირებას (წარმოშობა ენტოდერმისა, წარმოშობა ღეროს ნასახისა). ჩანასახის დანარჩენ ნაწილებში (ფიზიოლოგიური გრადიენტის დაბალ დონეებზე) ენტოდერმისა და ღეროების განვითარების პროცესები ფერხდებოდა, მაგრამ სამაგიეროდ ხდებოდა სხვა დიფერენციაციები, მაგალითად დიფერენცირდებოდა ჩანასახის მიმაგრების ადგილი. შედეგად გრადიენტი იწვევდა ნორმალური ჩანასახის განვითარებას.

განვითარების პროცესების ჩვენი ანალიზისათვის დიდი პრინციპიალური მნიშვნელობა აქვს ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორიის შემდეგ დებულებებს. მცირედ დიფერენცირებულ ორგანიზმებს, როგორც გაზრდილებს (ჰიდრები), ისე ჩანასახებსაც, მანამდე, ვიდრე გამოჩნდებოდეს თვისებითი და სტრუქტურული განსხვავებანი სხვადასხვა ნაწილს შორის აქვთ ფიზიოლოგიური აქტიობის რაოდენობითი განსხვავებანი, რომლებიც კანონზომიერად არიან დალაგებული. ორგანიზმში არის ერთი ან რამდენიმე ადგილი ძლიერ ინტენსიური ფიზიოლოგიური აქტივობით. ძალიან ხშირად ასეთი ადგილი არის ერთი მორფოლოგიური პოლუსთაგანი, ცხოველის სხეულის ბოლოთა-

ვანი. ამ ადგილიდან ფიზიოლოგიური აქტიობა ვრცელდება სხეულის ღერძის სიგრძეზე და ირგვლივ, თანდათანობითი დაქვეითებით. თვისებითი განსხვავებების წარმოშობა ცხოველის სხეულის ნაწილებთან შორის ხდება ამ რაოდენობითი განსხვავებების საფუძველზე, ამასთან სხვადასხვა დიფერენციაციები წარმოიშობა გრადიენტის სხვა-



ნახ. 44. სუსტი ხსნარის გავლენა ჰიდროიდის კვერცხის განვითარებაზე. შხამმა კვერცხში გამოიწვია გრადიენტის გაქრობა მთავარი ღერძის მთელი სიგრძეზე ა, ბ, გ—ნორმალური განვითარება. ა—ცალბოლუსიანი ჩაზრდა ენტოდერმული უჯრედისა; ბ—თავისუფლად მცურავი მატლი. ვ—მატლი მიეწება და წარმოქმნა ღერის ჩანასახი. დ, ე, ვ, ზ—შხამმა იმოქმედა და შესცვალა განვითარება. დ—ერთოდერმული უჯრედების მრავალბოლუსიანი ჩაზრდა; ე—თავისუფლად მცურავი მატლი; ვ—მატლი მიეწება; ზ—ღეროს რამოდენიმე ნასახის წარმოშობა ერთდროულად.

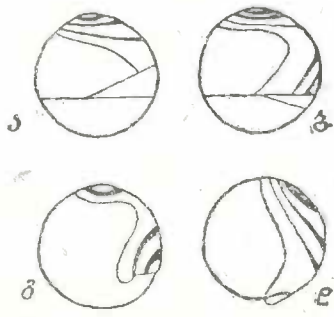
დასხვა დონეზე. უმაღლესი ფიზიოლოგიური აქტიობის ნაწილები ამასთან ერთად იჩენენ დომინირების უნარს. ვითარდებიან რა თვითონ თვითდერენცირების საშუალებით, ისინი იმორჩილებენ მეზობელ ნაწილებს იმით, რომ თავის ირგვლივ ჰქმნიან ფიზიოლოგიური აქტივობის მართებულ გრადიენტს და იმავე დროს იწვევენ დიფერენციაციებს, რომლებიც ახასიათებენ გრადიენტის უფრო დაბალ დონეებს. ჩაილდის თეორისათვის დამახასიათებელია, რომ დომინირებელი ნაწილის მოქმედება დაკავშირებულია სწორედ ფიზიოლოგიური გრადიენტის მდებარეობაზე; თითონ დომინირებული მი-

დამოკი, ჩაილდის აზრით, არის მხოლოდდამხოლოდ მიდამო-
მაღალი ფიზიოლოგიური აქტივობის მქონე.

თავდაპირველად ჩაილდის თეორია დასაბუთებული იყო ცდე-
ბით დაბალ უხერხემლო ცხოველებზე, მაგრამ შემდეგ იგივე მოვლე-
ნები აღმოჩენილი იყო ხერხემლიანების განვითარების დროსაც, კერ-
ძოდ ამფიბიებში. პირველი ცდები, რომლებიც ნებას გვაძლევდნენ
ფიზიოლოგიური გრადიენტის თეორია გაგვერცელებია ამფიბიების
ჩანასახის განვითარებაზე, ნაწარმოები იყო ჩაილდის მოწადის
ბელამის მიერ. შედარებითი მგრძობიარობის მეთოდით მან
დაამტკიცა ფიზიოლოგიური გრადიენტების განლაგება ამფიბიის
(ბაყაყის) კვრცხსა და ჩანასახში. დაყოფის დაწყებამდე ბაყაყის
კვრცხში კვდომა, საწამლავის მოქმედებით გამოწვეული, იწყება
ანიმალური პოლუსის მიდამოში და აქედან თანდათანობით ვრცელ-
დება ვეგეტატიური პოლუსის მიმართულებით. განსაკუთრებით სწრა-
ფად ვრცელდება კვდომა კვრცხის ზურგის მხარის სიგრძეზე, რუხი
ნახევარმთავარის მიდამოს მიმართულებით (ნახ. 45, ა) ბლასტულას.
ანიმალურ პოლუსზე ენახება ფიზიოლოგიური აქტიობის მაღალი
პოლუსი, მაგრამ, ამას გარდა, რუხი ნახევარმთავარის შუა მიდამო-
ში, იქ, სადაც იმყოფება ორგანიზატორის მასალა, და შემდეგში
უნდა განვითარდეს ბლასტოპორის ზედა ტუჩი, ჩნდება მაღალი ფი-
ზიოლოგიური აქტიობის მეორე ცენტრი. როდესაც იწყება გასტრუ-
ლაცია, მაშინ მაღალი ფიზიოლოგიური აქტიობის ეს მეორე ცენტ-
რი განსაკუთრებით ძლიერდება, მაგრამ პირველი ცენტრი, რომე-
ლიც ანიმალურ პოლუსზე დევს, სუსტდება (ნახ. 45, ბ, გ). ამ სახით
გრადიენტი ინახება გასტრულაციის დამთავრებამდე. გასტრულაციის
დამთავრების შემდეგ, მაღალი ფიზიოლოგიური აქტიობის პოლუსი
რჩება ბლასტულის დახშული ტუჩების მიდამოში და გადადის აქ
წარმოსაშობი კუდის ნასახზე, მაგრამ მედულარული ფირფიტის წინა
ნაწილის მიდამოში კვლავ წარმოიშობა ნაწილი ძლიერ მაღალი ფი-
ზიოლოგიური აქტიობის მქონე (ნახ. 45, დ).

ერთბაშად გვეცემა თვალში, რომ ფიზიოლოგიური გრადიენტე-
ბის განლაგება სავსებით ესაბამება ამფიბიის კვრცხის დინამიკურ
სტრუქტურას, რომლის შესახებ შეიძლება ვიმსჯელოთ მთელი რიგი
ექსპერიმენტალური გამოკვლევების საფუძველზე. ბლასტოპორის ზე-
და ტუჩზე გრადიენტის მაღალი პოლუსი სხვა არაფერია, თუ არა
შპემანის „პირველადი ორგანიზატორი“. მაღალი ფიზიოლოგიური
აქტიობის მიდამო ანიმალურ პოლუსზე ესაბამება, შესაძლებელია
მედულარული ფირფიტის წინა ნაწილის ჯერ კიდევ იმ მერყევი დე-

ტერმინაციის იმ ცენტრს, რომელიც აღმოჩენილი იყო ლემანის მიერ. გასტრულაციის შემდეგ დაწყებული ფიზიოლოგიური აქტივობის მეორე გაძლიერება მომავალი მედულარული ფირფიტის მიდამოში, უეჭველად დაკავშირებულია მედულარული ფირფიტის საბოლოო დეტერმინაციასთან, პირველადი ნაწლავის სახურავის მოქმედების გამო. შეიძლება ვიფიქროთ, რომ გრადიენტების კანონზომიერი განლაგება კვერცხის სხვა ნაწილებში ესაბამება ადრეული ჩანასახის ცალკეული ნაწილების იმ მერყევე ბედისწერას, რომელსაც ფოტო ადასტურებს კვერცხის სხვადასხვა ნაწილში დეფექტების ვაკუუმების ცდების საფუძველზე. ისე როგორც ეს მერყევი ბედისწერა არსებობს მხოლოდ მთელ ჩანასახთან დაკავშირებით, როგორც მთლიანთან, ისე გრადიენტის განსაზღვრული დონეებიც კვერცხის ზედაპირის სხვადასხვა წერტილებში იმყოფებიან ფიზიოლოგიური



ნახ. 45. ფიზიოლოგიური გრადიენტები ბაყაყის კვერცხში. ა — ბლასტულა; ბ, გ, დ — გასტრულაციის სამი თანმიმდევარი სტადია.

აქტივობის მხოლოდ ორი ძირითადი პოლუსის მიმართ. ამრიგად, შესატყვისობა აქ ძლიერ სრულია.

მაგრამ აქ ჩვენ ვუახლოვდებით საკითხს, რომელსაც პირველხარისხოვანი მნიშვნელობა აქვს იმისთვის, რომ ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორია მიუყუენოთ ამფიბიების განვითარებას და, ამასთან ერთად, მნიშვნელობა აქვს მთელი თეორიისათვისაც მთლიანად. იბანდება საკითხი: ჩანასახში ფიზიოლოგიური აქტივობით წარმომადგენელი გრადიენტის განლაგება მართლა არის თუ არა საფუძველი, რომელთან დაკავშირე-

ბითაც ხდება ჩანასახის დიფერენციაცია, თუ იგი არის მხოლოდ დამსჯელი დასახვა უკვე წარმოქმნილი რთული სტრუქტურისა, რომელიც თავისთავს ამქალაქებს, სხვათაშორის, ჩანასახის ცალკეული ნაწილების ფიზიოლოგიური აქტივობის სხვადასხვაობით? მოქმედობს თუ არა ორგანიზატორი თავის გაძლიერებული ფიზიოლოგიური აქტიურობის გამოისობით, თუ იმის მაღალი ფიზიოლოგიური აქტიურობა არის თანამდე მოვლენა, რომელსაც არა აქვს არსებითი მნიშვნელობა?

იმ საკითხის გადაწყვეტისათვის საჭირო იქნებოდა გრადიენტების სისტემის შეცვლა ისეთი ხერხებით, რომლებიც იმოქმედებდნენ ჩანასახოვანი ქსოვილის ფიზიოლოგიური აქტიურობის რაოდენობითს მხარეზე. თუ ასეთი ცვლილება შემდეგში გამოიწვევს ცვლილებას ჩანასახის ნაწილების დიფერენცირებაში, მაშინ შეიძლება ვცნათ, რომ ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორია ძირითადად მართალია. რათქმაუნდა, არც ისე ადვილია ისეთი ხერხების გამოხატვა, რომელნიც დააკმაყოფილებენ ჩვენს პირობებს და რომლების შესახებაც შეიძლებოდა იმედი ვიქონიოთ, რომ ისინი გამოიწვევენ ქსოვილების ფიზიოლოგიური აქტიურობის მხოლოდ რაოდენობითს ცვლილებებს. ამის მიუხედავად ასეთი ხერხები სინამდვილეში არსებობს—ეს არის ტემპერატურა. კარგად არის ცნობილი, რომ ტემპერატურის აწევა აჩქარებს ძლიერ მრავალფეროვანი პროცესების მსვლელობას როგორც ქიმიურს, და ფიზიკურ-ქიმიურს, ისე ბიოლოგიურს. III თავში ნაჩვენებია იყო, რომ ტემპერატურის აწევა აჩქარებს, კერძოდ, როგორც განვითარების პროცესებს, ისე ფორმათა წარმოშობა პროცესებს. ზოგიერთი ტემპერატურის მოქმედება განისაზღვრება ამ ძლიერ ზოგადი და მხოლოდ რაოდენობითი ზეგავლენით. რაიმე სპეციფიკურ ცვლილებებს თავისთავად ტემპერატურა უშუალოდ არ ახდენს.

საჭიროა მხოლოდ გამოწვევა ჩანასახის ნაწილების უთანაბრო გათბობისა ან გაცივებისა, რომ შეიცვალოს ჩანასახში ფიზიოლოგიური გრადიენტები. ჩანასახზე უთანაბრო ტემპერატურათა გავლენის გამოსარკვევად ჩატარებული ცდები უმთავრესად შეეხებიან არა უპირველეს ფორმათა წარმოების პროცესებს, არამედ უფრო გვიან პროცესებს: მედულარული ფირფიტის განვითარებას. ბელამის ცდები გვიჩვენებს, რომ მედულარული ფირფიტა ისახება ფიზიოლოგიური აქტივობის შედარებით უფრო მაღალ დონეზე (დანარჩენი ექტოდერმასთან შედარებით). შეიძლება, მაშასადამე, მოველოდეთ, რომ ექტოდერმის რომელიმე ნაწილის ფიზიოლოგიური

აქტიობის შედარებითი გაძლიერება იმას გამოიწვევს, რომ ეს ნაწილი განიცდის დიფერენციაციას, როგორც ნერვული ფირფიტა.

ჩანასახზე არათანაბარი ტემპერატურის მოქმედების ექსპერიმენტები ნაწარმოებია რამდენიმე მკვლევარის მიერ, მაგრამ ამ ცდებიდან უფრო საინტერესოა ჯილკრისტიის ცდები, ვინაიდან იგი მოქმედობდა ჩანასახზე „ტემპერატურული გრადიენტით“, რომელსაც უნდა გამოეწვია ფიზიოლოგიური აქტიობის ასეთივე გრადიენტი. ჯილკრისტი ბლასტულის სტადიაში მყოფ ტრიტონის ახალგაზდა ჩანასახებს ათავსებდა ალუმინის ორ ფირფიტას შორის, რომლებიდანაც ერთი იყო გამთბარი და მეორე კი გაცივებული. ჩანასახის სხეულის სიგრძეზე ტემპერატურა კლებულობდა 23°-დან (გამთბარ ფირფიტასთან). 16°-მდე. (გაცივებულ ფირფიტასთან). ტემპერატურული გრადიენტის მოქმედება კვერცხებმა განიცადეს ორი დღე-ღამის განმავლობაში. შემდეგ კი ისინი ვითარდებოდნენ ჩვეულებრივ პირობებში და კერძოდ, თანაბარ ტემპერატურაში.

ტემპერატურული გრადიენტის მოქმედების შედეგად ჯილკრისტიმა შეამჩნია მედულარული ფირფიტის ნორმალური განვითარების სხვადასხვანაირი დარღვევა.

უფრო ნათელი შედეგები იყო მიღებული მაშინ, როდესაც ჩანასახი სიმეტრიულად იღო ორ ფირფიტას შორის, ე. ი. მისი შუა ზიბრტყე იღო ტემპერატურული გრადიენტის მიმართულების პერპენდიკულარულად. ჩანასახის სხეულის ერთი ნახევარი (მარჯვენა ან მარცხენა) მაშინ მიმართულია გამთბარი ფირფიტისაკენ, და მეორე — გაცივებულისაკენ. ამ პირობებში მედულარული ფირფიტა იჩენს მკვეთრ ასიმეტრიობას: გამთბარ მხარეზე იგი ძლიერ არის განვითარებული, გაცივებულ მხარეზე კი არასაკმარისად. უფრო ნაკლებად გამოხატულ შემთხვევებში მედულარული მორგებები, ხოლო უფრო გვიანი თავისა და ზურგის ტვინის მარჯვენა და მარცხენა ნახევრები, ძალიან არათანაბარი სისქისა არიან (გამთბარ გვერდზე ისინი ბევრად უფრო სქელი არიან). უფრო კარგ შემთხვევებში ჩანასახის გამთბარ მხარეზე წარმოიშვა მედულარული ფირფიტის მთლიანი დამატებითი ნაწილები. მე-46 ნახატზე დახატულია რამდენიმე ასეთი ჩანასახი. ზოგიერთ ჩანასახს მედულარული ფირფიტა გამთბარ გვერდზე გავრცელებული აქვს თავისი ნორმალური საზღვრის გარეშე (ა); ერთ ჩანასახს განუვითარდა თითქოს დამატებითი სათავე ბოლო (ბ); დასახულ, ორ ჩანასახს განუვითარდა პატარა დამატებითი მედულარული ფირფიტები, რომლებიც ძირითადათ შეერთებული არიან მხოლოდ ბლასტოპორის მიდამოში (გ). ჰისტო-

ლოგიური აგებულობით, ასეთი მედულარული ფირფიტის დამატებითი ნაწილები ან მთლიანი მედულარული ფირფიტები ემსგავსებოდნენ ნორმალურ მედულარულ ფირფიტას. ხანდახან ჯილკრისტის ცდებში დამატებით მედულარული სტრუქტურები წარმოიშობოდა სრულიად დამოუკიდებელი ძირითადებისაგან (დ). მაგრამ მაშინ მათი განვითარება არასრულყოფილი იყო ისინი, მოგვაგონებდნენ მედულარული ფირფიტების არანორმალურად დიფერენცირებულ ნაწილებს, რომლებიც ლემანის ცდებში ვითარდებოდნენ მაშინ, როდესაც ქორდულ-მეზოდერმალური ქვეშაგები არ იყო ან არასაკმარისი იყო.

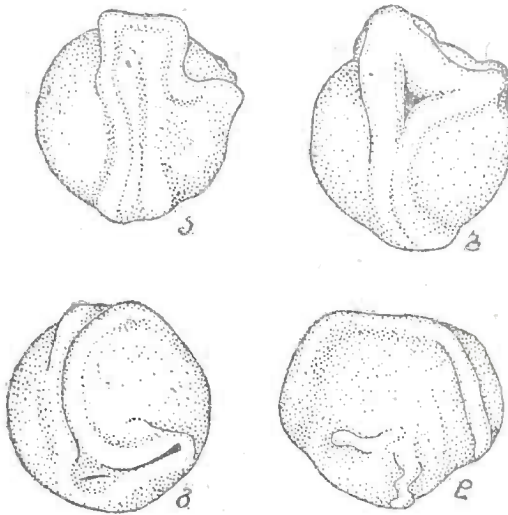
როგორც ჩანს, უნდა ვცნოთ, რომ ტემპერატურულმა გრადიენტმა გამოიწვია დეტრმინაცია და განვითარება მედულარული ფირფიტის დამატებითი ნაწილებისა, რომლებიც არ განსხვავდებიან თავიანთი ყოფიქცევი ნორმალურებისაგან. ვინაიდან შეიძლება დარწმუნებით ითქვას, რომ ტემპერატურულ გრადიენტს არ შეეძლო ემოქმედნა ჩანასახზე სპეციფიკურად, ამიტომ უნდა გამოვიტანოთ დასკვნა, რომ ტემპერატურული გრადიენტი მრქმედობდა მხოლოდ იმიტომ, რომ გარდაიქმნა ფიზიოლოგიური აქტიობის გრადიენტად. ფიზიოლოგიური აქტიობის გრადიენტის შეცვლილ მდებარეობასთან დაკავშირებით, შეიცვალა მდებარეობა ჩანასახის სხვადასხვა დიფერენციაციებისა. შესაძლოა ზედმეტი არ იქნება ხაზის გასმა, რომ მოქმედი საწყისი ამ ცდაში იყო სახელდობრ ტემპერატურული გრადიენტი, და არა გათბობა ან გაცივება თავისთავად. მთელი ჩანასახის თანაბარი გათბობა 23°-დ (თბილი ფირფიტის ტემპერატურა) ხომ ვერ გამოიწვევდა განსაკუთრებულ ცვილებებს ჩანასახის აგებულებაში, არამედ მხოლოდ ოდნავ დააჩქარებდა მის განვითარებას. ტემპერატურა 15° (ფირფიტის ტემპერატურა), თანაბრად მოქმედობდა მთელ ჩანასახზე და აგრეთვე თითქმის ვერა ცვლიდა იმის აგებულებას, არამედ მხოლოდ ანელებდა იმის განვითარებას. ამრიგად მნიშვნელობა აქვს მხოლოდ შედარებითს ადგილობრივ გათბობას, ფიზიოლოგიური აქტივობის მხოლოდ შედარებითს მომატებას მეზობელ ნაწილებთან შედარებით.

ზემოთ ჩვენ აღვნიშნეთ, თუ როგორ შეიძლებოდა ექსპერიმენტულურად შემოწმება ჩაილდის ფიზიოლოგიური თეორიის ძირითადი აზრისა. ჯილკრისტის ექსპერიმენტები სავსებით უპასუხებენ წაყენებულ მოთხოვნილებებს. ამრიგად, ფიზიოლოგიური თეორია პოულობს სოლიდურ ფაქტიურ საფუძველს სპეციალურად ამ ფიზიების განვითარებისას ასახსნელად.

ბევრი მკვლევარი ძლიერ აკრიტიკებდა ჯილკრისტის ცდებს. ეს მკვლევარები ფიქრობენ, არ არსებობს საბუთი, რომ ცდებში ტემპერატურული გრადიენტებით, მართლაც ხდებოდეს მედულარული ფირფიტების ინდუქცია. არ უარყოფენ რა ჯილკრისტის დაკვირვებებს, ისინი ფიქრობენ, რომ ჯილკრისტის მონაცემები არსებითად აიხსნება გასტრულაციის პროცესების დარღვევით, რომლების შედეგადაც არასწორად ნაწილდება პირველადი ნაწლავის სახურავის მასალა. დამატებითი მედულარული ფირფიტები მაშინ აგრეთვე იქნებოდნენ ინდუცირებულნი ქორდა-მეზოდერმიით, როგორც ნორმალური განვითარების დროს. მაგრამ უნდა ითქვას, რომ პრინციპილური თვალსაზრისით ამ მოსაზრების მნიშვნელობა ის არის, რომ ტემპერატურულმა გრადიენტმა, რომელმაც გამოიწვია ცვლილებანი ცალკეული ნაწილების ფიზიოლოგიურ აქტივობაში, შედეგად ამისა ახლად გაანაწილა განვითარების მიმართულებანი სხვადასხვა ნაწილებში; მაგრამ მოქმედობდა თუ არა ტემპერატურული გრადიენტი უშუალოდ ექტოდერმზე ან განაპირა ზონის მასალაზე, ეს მეორეხარისხოვანი მნიშვნელობის საკითხია.

ჯილკრისტის გარდა, სათანადო შედეგები ამჟამად მიღებულია სხვა მკვლევარების მიერაც. იმ ექსპერიმენტებიდან, რომლებში მითითება აქ შეიძლება, ჩვენ შევჩერდებით ერთზე. ეს არის ფოგტის ცდა ჩანასახზე უთანაბარო ტემპერატურით მოქმედობისა. ფოგტის ცდები ჩვენ უკვე აღვნიშინეთ VI თავში. როგორც უკვე იქ იყო აღნიშნული. ფოგტმა შესძლო ჩანასახის ერთი ნახევრის დამოუკიდებელი განვითარების მიღება, მაშინ როდესაც მეორე ნახევრის განვითარება შეჩერებული იყო დაბალი ტემპერატურით. ჩვენთვის საინტერესოა ახლა ასეთი ჩანასახების შემდეგი განვითარების შესწავლა. ჩანასახები, რომელთაც შეჩერებული ჰქონდა სხეულის მარჯვენა ან მარცხენა ნახევრის განვითარება, შემდეგში დებულობდნენ ძლიერ ასიმეტრიული აგებულობას. როგორც ფოგტმა დაგვანახვა; ეს არის შედეგი მასალის არანორმალური გამოყენებისა ჩანასახის გაცივებულ ნახევარზე. ფოგტმა აწარმოვა ისეთი ჩანასახის ცალკეული ნაწილების განვითარების კონტროლი, რომლის ერთი ნახევარი განიცდიდა გაცივებას. კონტროლს აწარმოებდა იმით, რომ ვიდრე დაიწყებდა ტემპერატურით მოქმედებას, ჩანასახის ზედაპირს ადებდა ნიშნებს საღებავით. მე-47 ნახატზე გამოსახულია ერთი ასეთი ცდა. ჩანასახის თითოეულ გვერდზე დასმული იყო ორი ნიშანი, რომლებიც დალაგებული იყვნენ სიმეტრიულად ბლასტოპორის ზედა ტუჩისადმი. სურათზე ხაზები ჩანასახის მახლობლად

ნიშნავს საზღვარს გამთბარსა და გაცივებულ ნახევრებს შორის (გაცივებული ნაწილი აღნიშნულნი 3-თა და 4-თ). საღებავების ნიშნები გვიჩვენებს, რომ განვითარება არათანაბრად ხდება ჩანასახის ორივე გვერდზე: მარცხნივ გასტრულაცია ნორმალურად ჩატარდა—ნიშანი მივიდა სწორედ ბლასტოპორამდის; მარჯვნივ, გაცივებულ მხარეზე, ინვაგინაცია განიცადა ბევრად უფრო ცოტა მასალამ. მ-



ნახ. 46. ტემპერატურული გრადიენტის გავლენით მედულარული ფირფიტის დამატებითი ნაწილების წარმოქმნა (ახსნა ტექსტში).

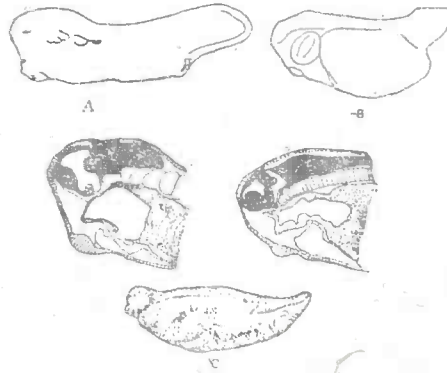
სალის ნაწილი, რომელიც ნორმალური განვითარების დროს განიცადის ინვაგინაციას და ხდება მეზოდერმად, რჩება ჩანასახის ზედაპირზე და გადაიქცევა ექტოდერმად; ამიტომ მარჯვენა მხარეზე ნიშანმა არც კი მიაღწია ბლასტოპორამდე. ასიმეტრიულად განვითარდა მედულარული ფირფიტაც. მაშინ როდესაც მარცხენა გვერდზე მედულარული მორგვი განვითარდა თავის ნორმალურ ადგილზე ნიშანთან 1-თან და ნიშანი 2 მთლიანად მოხვდა მედულარული ფირფიტის ფარგლებში, მარჯვენა მხარეზე მედულარული მორგვი ბევრად უფრო გვიან განვითარდა და მასთან ერთად თითქმის საზღვარზე გამთბარსა და გაცივებულ ნახევრებს შორის. ნიშანი 3, რომელიც, ისევე როგორც მისი სიმეტრიული ნიშანი 2, უნდა შესულიყო მედუ-

ლარული ფირფიტის შემადგენლობაში, დარჩა მედულარული ფირფიტის გარეშე და შევიდა კანის ექტოდერმის შემადგენლობაში.

ფოტოგრაფიის ცდებში არ წარმოიშვა ნამდვილი ტემპერატურული გრადიენტი, ვინაიდან საზღვარი კვერცხის გამთბარსა და გაცივებულ ნახევრებს შორის მკვეთრი იყო, მაგრამ ჩანასახის სხვადასხვანაწილებში ფიზიოლოგიური პროცესების შედარებითი აქტიობის ცვლილებამ გამოიწვია დიდი ცვლილებები კვერცხის მასალის განაწილებაში სხვადასხვა ორგანოს შორის. მასალის დიდმა ნაწილმა, იმის მაგივრად რომ წარმოეშვა მეზოდერმა და მედულარული ფირფიტა, წარმოშვა კანის ეპითელიუმი, რომელიც დაკავშირებულია ფიზიოლოგიური აქტიობის შედარებით დაბალ დონეებზე. ჩანასახში რომ აქაც მნიშვნელობა ჰქონდა ფიზიოლოგიური პროცესების აქტიობის შედარებით ცვლილებს, ჩანს იქიდან, რომ მთელი ჩანასახის თანაბარი გაცივება განსაზღვრული დროის განმავლობაში არასოდეს არ მოგვეცემა იმ შედეგებს, რომლებიც მიიღო ფოტოგრაფიის ცდებში.

პირის ემბრიონალური განვითარების მაგალითზე ჩვენ დავინახეთ, რომ ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორია არამც თუ ხსნის გზას ცხოველის ორგანიზმის სხეულში მიმდინარე დიფერენცირების წარმოშობის ასახსნელად, არამედ ავრთვევ იძლევა ამ დიფერენციების შეგნებით კონტროლის გაწევის შესაძლებლობას ჩანასახის გრადიენტულ სისტემაზე ზეგავლენის გზით. ამისათვის შეიძლება ორი სხვადასხვა გზით წასვლა. პირველყოველისა შეიძლება ჩანასახში ახალი გრადიენტების დამტკიცება. ახალი გრადიენტის დამტკიცება შეიძლება იმ მიმართულებით, რომელიც თვით ჩანასახის ღრმისა და მისი თანამდებელი ძირითად გრადიენტთან იმყოფება ხოლმე რომელიმე კუთხის ქვეშ. კერძო შემთხვევებში ახალი გრადიენტი შეიძლება წარმართოს ძირითადი გრადიენტის შესახვედრად; მაშინ იგი დაასუსტებს ძირითად გრადიენტს; ან ახალი გრადიენტი შეიძლება წარმართოს ძირითადი გრადიენტის ღერძის გასწვრივ, მაშინ იგი გააძლიერებს ძირითად გრადიენტს. მეორე მხრით, ფიზიოლოგიურ გრადიენტზე კონტროლისათვის შეიძლება სარგებლობა გრადიენტის მოწინააღმდეგე პოლუსების სხვადასხვანაირი მგრძობიერობით და აგენტის სათანადო კონცენტრაციის შერჩევასთან ერთად ან გრადიენტის მაღალი პოლუსის მოქმედების შემცირებით, ანდა კონცენტრაციის დროს, როდესაც შესაძლებელია „აკლიმატიზაცია“ (შეჩვევა), პირიქით, გადიდდეს განსხვავება გრადიენტის მაღალ და დაბალ პოლუსებს შორის.

პირველი გზით იმოქმედა ჯილკრისტმა მედულარული ფირფიტის განვითარების ცდებში. იმავე ტემპერატურული გრადიენტით ისარგებლეს ინგლისელმა მკვლევარებმა: გეკსლიმ და მისმა მოწაფეებმა. მაგრამ ჰორიზონტალური ტემპერატურული გრადიენტის ნაცვლად, რომელიც მიდიოდა ჩანასახის სხეულის ერთი მხარედან მეორესთან მათ შეჰქმნეს ტემპერატურული გრადიენტი ვერტიკალური მიმართულებისა, ამასთან ერთად ერთ შემთხვევაში თბებოდა ანიმალური პოლუსი, მაგრამ მეორე შემთხვევაში კი ვეგეტატიური პოლუსი. ანიმალური პოლუსის გათბობის დროს, რატქმუნდმა, ჩანასახში ის გრადიენტული სისტემა ძლიერდებოდა, რომლის უმაღლესი პოლუსი მდებარეობს კვერცხის ანიმალურ პოლუსსზე. ამის შედეგად განვითარდნენ ჩანასახები იმ შედარებით ძლიერ დიდი თავების მქო-



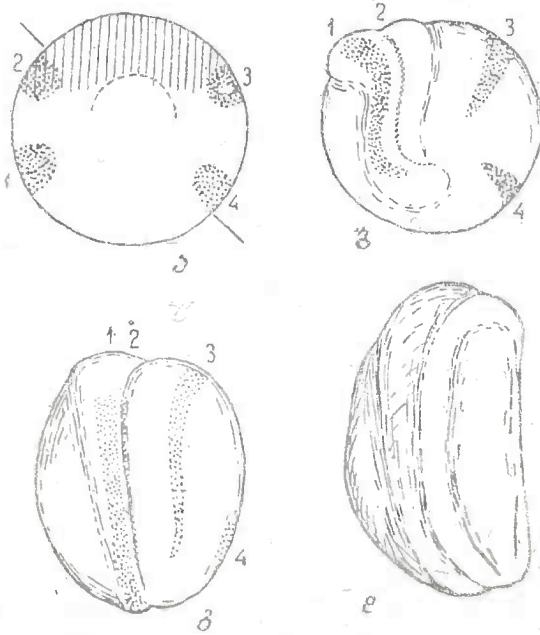
ნახ. 48. ვერტიკალური ტემპერატურული გრადიენტის მოქმედება ბაყაყის ჩანასახზე.

A—თავგადიდებული ჩანასახი, კვერცხის ანიმალური პოლუსის გათბობით მიღებული (გარეგნული სახე და სხეულის წინა ნაწილი სიგრძეზე განკვეთილი); B—თავდაპატარაებული ჩანასახი, კვერცხის ანიმალური პოლუსის გაცივებით მიღებული (გარეგნული სახე და განაკვეთი); C—უკიდურესად პატარათვიანი ჩანასახი, კვერცხის ანიმალური პოლუსის გაძლიერებული ინტენსივობით გაცივებით მიღებული.

ნენი (როგორც ვიცით, თავა-ვითარდება სწორედ ანიმალური პოლუსის მიდამოში). (ნახ. 48). თუ გრადიენტს ათავსებდნენ შებრუნებული მიმართულებით, ე. ი. თუ გაცივებოდა ანიმალური პოლუს-

ში, მაგრამ გათბებოდა ვეგეტატიური, მაშინ შედეგები შებრუნებული იყო—წარმოიშვა ჩანასახები შედარებით ძლიერ პატარა თავეების მქონენი.

მეორე მეთოდი ზეგავლენისა, —სხვადასხვანაირი გარეშე ფაქტორებისადმი გრადიენტის ერთმანეთის მოპირდაპირე პოლუსების სხვადასხ-

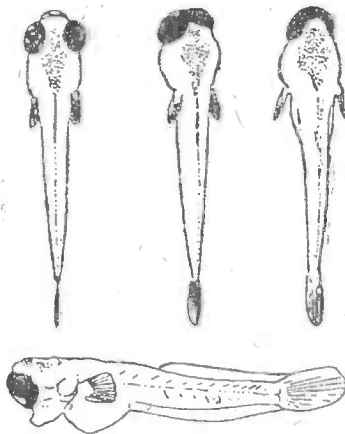


ნახ. 47. ჩანასახის ცალკეული ნაწილების ბედის ცვალებადობა, ჩანასახის ერთი ნახევრის გაცივების დროს. ა—სადედავით დადებული ნიშნების განლაგება. მტრიხებით აღნიშნულია ის უბანი, რომელიც ნორმალური განვითარების დროს წარმოქმნის მედულარულ ფირფიტას. კვერცხის გვერდებზე ხაზებით აღნიშნულია გაცივებული ნახევარის საზღვრები (გაცივებული იყო მარჯვენა ზემოთა ნახევარი). ბ—ჩანასახი იმ დროს როცა წარმოიქმნება მედულარული ფირფიტა; გ—ჩანასახი იმ დროს, როცა მედულარული ფირფიტა შეიკვრება ლულასავით; დ—ცოტა კიდევ უფრო გვიანი სტადია. ტვინოვანი ლულის მარცხენა ნახევარი ძალიან არის დაპატარავებული.

განაირი მგრძობელობის გამოყენებით კვერცხის საკუთარი გრადიენტის გაძლიერების ან დასუსტების მეთოდი — განხორციელებული იყო.

თევზებსა და ამფიბიებზე წარმოებული მთელი, რიგი ექსპერიმენტებით. ჩანასახზე რომელიმე მკვნი ფაქტორის, მაგ., ბევრნაირი ქიმიური ნივთიერების, მოქმედებით უფრო მეტად ზიანდება გრადიენტის მაღალი პოლუსი, კერძოდ გრადიენტის მაღალი პოლუსი, რომელიც მდებარეობს კვერცხის ანიმალურ პოლუსზე და რომელიც, როგორც ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, დაკავშირებულია ჩანასახის სხეულის წინა ბოლოს განვითარებასთან. გრადიენტის მაღალი პოლუსის დარღვევის, შედეგად ჩანასახის თავის წინა ნაწილები სავსებით ვეღარ ვითარდება. ამ განუვითარებლობის ხარისხი შეიძლება იქნეს სხვადასხვანაირი. იგი შეიძლება გამოიხატოს მხოლოდ იმაში, რომ მატლის თვალები ძლიერ ახლოს სხედან ერთიმეორესთან, მაგრამ უფრო ძლიერ გამოხატულ შემთხვევებში თვალები სავსებით ერთდება შუა ხაზზე ანდა კიდევაც წარმოიშობა ერთადერთი თვალი შუაზე (ციკლოპია). ამავედროს ერთდება ყნოსვის ორგანოს ნასახებიც, წარმოიშობა ცხვირის ცალი ნესტო, არასრულყოფით ვითარდება ცხოველის პირი (ნახ. 49). გრადიენტის მაღალი პოლუსის კიდევ უფრო მეტად დთრგუნვის დროს, თვალები და სხეულის წინა ბოლოს სხვა ორგანოები საერთოდ არ წარმოიშობიან და ცოტად თუ ბევრად ცხოველს აღარ აქვს მთლიანი თავი. დანარჩენი სხეული ვითარდება ბევრად თუ ცოტად ნორმალურად. ასეთი შედეგები ექსპერიმენტში პირველად მიიღო ამერიკელმა მკვლევარმა სტოკარდმა, რომელმაც იმოქმედა თევზების ადრეულ ჩანასახებზე ქლორის მაგნიუმის ხსნარით. მაგრამ ასეთსავე შედეგებს ღებულობენ ჩანასახზე სხვა მკვნი ფაქტორების მოქმედებითაც. საჭიროა მხოლოდ, რომ ეს მოქმედება ხდებოდეს საკმარისად ადრეულ სტადიაზე, ორგანოების დეტერმინაციამდე, ე. ი. გასტრულაციამდე ან გასტრულაციის დროს. საინტერესოა აღნიშვნა, რომ ამ ცდებში ლაპარაკიც არ შეიძლება ყველა იმ ორგანოს ნამდვილი დარღვევის შესახებ, რომლებიც შემდეგში არ არსებობენ. ერთი მხრით იმიტომ, რომ ბლასტულის სტადიაზე, როდესაც ცდა სწარმოებდა, ამ ორგანოების ნასახებიც კი არ არიან დეტერმინებული, მეორე მხრით იმიტომ, რომ არც ერთი ნაწილი ჩანასახისა ამ დროს არა კვდება. სპეციალური ცდებით იყო დამტკიცებული, რომ გრადიენტის მაღალი პოლუსის ქსოვილებმა თავიანთი ფიზიოლოგიური აქტიობის გამო წარმოშვეს სხეულის წინა ბოლოს ორგანოები კი არა, არამედ მათ შემდეგ მომდევნო ორგანოები (თავის ჭკანა ნაწილისა, სხეულის დასაწყისისა), რომლებიც ესაბამებოდნენ ფიზიოლოგიური გრადიენტის დაქვეითებული დონეს.

ცხოველებზე ცეკლოპიის ექსპერიმენტალურად მიღების ცდებში ნათელჰყოფენ მთელი რიგი თანდაყოლილი სიმახინჯეების წარმოშობას, რომლებიც უჩნდებიან თითქოს თვითნებურად ადამიანსა და შინაურ ცხოველებს. ასეთი სიმახინჯეთაგანი დიდი ხნიდან იყო ცნობილი სიმახინჯეებათ, რომლებიც ხასიათდებოდენ იმით, რომ წყვილი თვალების მაგივრად წარმოიშვებოდა ერთადერთი ცალი თვალი, და ხანდახან კი ერთდებოდენ ცალ ორგანოდ ცხვირიც და ყურებიც. პირი ამ დროს არ არსებობდა. ზოგჯერ იბადება ბავშვი კიდევ უფრო მეტად არასრულად განვითარებული თავითა და უთაოდაც კი. ბუნებრივად წარმოშობილი ციკლოპები და უთაო ბავშვები ძლიერ ჰგვანან ექსპერიმენტალურად მიღებულ ამფიბიებისა და თევზების ჩანასახებს. საექვო არ არის, რომ მათი წარმოშობის მიზეზი ერთ-

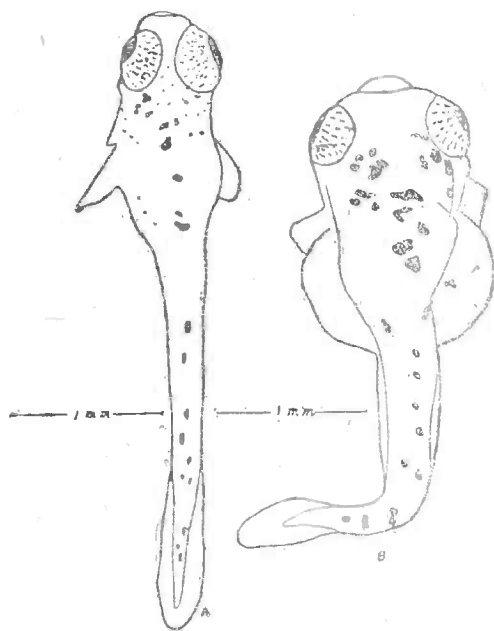


ნახ. 49. თევზის ჩანასახების განვითარების წინა ნაწილის სხვადასხვა ოდენობის განუვითარებლობა; კლორის მაგნიუმის მოქმედებით გამოწვეული, ზემოთ მარცხნივ—ნორმალური თევზი.

ნაირია. ეს არ არის „ღვთის წყრომა“, ეს არ არის „შეშინება“ დედისა, როგორც ამას ამტკიცებენ რელიგიოზური და ყოფაცხოვრების ცრუ რწმენანი. აქ მიზეზი, უეჭველად, მატერიალურია და გამოწვეულია ერთგვარი მანენე ფაქტორით, რალაცნაირი მოწამელით, რომელმაც ამოქმედა ჩანასახე იმის განვითარების კრიტიკული, მგრძნობიარე

სტადიის დროს. ასეთი მოწამვლას დედის ორგანიზმზე შეეძლო არც კი მოეხდინა გავლენა, მაგრამ ჩანასახამდე მისულს შეეძლო გრადიენტის უმაღლესი პოლუსის დაზიანება და აღნიშნული სიმახინჯეების გამოწვევა.

ქიმიური ნივთიერებების ხსნარებით შეიძლება მოქმედება უშუალოდ გრადიენტის მაღალ პოლუსზე — „პირველადს ორგანიზატორზე“. სათანადო ცდები ამფიბიების ჩანასახებზე ჩატარებული იყო ლემანიისა და ადელმანის მიერ. ცდებისათვის მათ იხმარეს ლითიუმის მარილები. ჩანასახზე ლითიუმის მარილების მოქმედების დროს არამც თუ ფერხდებოდა გასტრულაცია, არამედ ამის შედეგად ირღვეოდა ნერვული სისტემის განვითარებაც; მაგრამ მარილის



ნახ. 50. თევზის ჩანასახის სათავე ბოლოს გაძლიერებულად განვითარება ატროპინის გოგირდმჟავა მარილის მოქმედებით გამოწვეული. მარცხნივ ნორმალური თევზი, მარჯვნივ — თევზი, რომელმაც ჭანიცადა ატროპინის სულფატის გავლენა,

მოქმედებამ გავლენა მოახდინა თვით „ორგანიზატორის“ დიფერენცირებაზე, ლითიუმის შესაფერი კონცენტრაციის შერჩევით ლე-

მანმა შესძლო ისეთი ჩანასახების მიღება, რომელთაც თითქმის მთლიანად არ ქონდათ ქორდა, რომელიც როგორც ვიცით, განაპირა ზონაში შეესაბამება გრადიენტის მაღალ პოლუსს. შესაძლოა რომ სტოკარდის ცდებშიც, სხეულის წინა ბოლოს დეფექტები წარმოიშვა არა იმდენად ან არა მხოლოდ ფიზიოლოგიური გრადიენტის ანიმალური ცენტრის დათრგუნვის გამო, არამედ მაღალი ბლასტოპორის ზედა ტუჩზე პოლუსის დათრგუნვითაც.

ზოგიერთი ნივთიერებების გავლენით ხერხდება გრადიენტის მაღალი პოლუსის აქტივობის დაქვეითება კი არა, არამედ პირიქით, იმისი აწვევა. ასეთი მოქმედების შედეგები არის შებრუნებული: წარმოიშობიან ძალიან დიდთავა მატლები და განსაკუთრებით გადიდებული თავის წინა ნაწილებით (ნახ. 50). იგივე შედეგები გამოდის საწამლავების ისეთი კონცენტრაციების მოქმედებით, რომლებიც გრადიენტის უმაღლეს პოლუსს აძლევენ „აკლიმატიზაციის“ საშუალებას.

ამ თავის უკანასკნელ ნაწილში აღწერილ ცდებს, თავიანთ ვიწრო მნიშვნელობის გარდა—ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორიის დადასტურებისა—აქვთ უფრო ფართო მნიშვნელობა: ისინი იძლევიან შესაძლებლობას ჩანასახის განვითარების დროს ზუსტად განსაზღვრული ადგილობრივი ცვლილებების გამოწვევისა მთელ ჩანასახზე ზოგადი ზეგავლენით. ეს ცვლილებები შეიძლება ეხებოდეს უპირველეს ყოვლისა ძლიერ მნიშვნელოვან ფორმათა წარმომშობ პროცესებს. ამრიგად, პრინციპიალურად შესაძლებელი ხდება ჩანასახის ფორმათაწარმოშობის კონტროლის წარმოება იმ ცხოველებშიც კი, რომელთა ჩანასახი ძლიერ ნაკლებად არის ხელმისაწვდომი უშუალო ზეგავლენისათვის, რასაც ადვილი აქვს კერძოდ ძუძუმწოვრებში.

მ ა ვ ი IX.

დ ა ს კ ვ ა

ახლა ვნახოთ, თუ როგორ გვაქვს წარმოდგენილი მთელი განვითარების პროცესი მთლიანად, წინა თავებში მოყვანილი ფაქტური მასალის საფუძველზე და იმ თეორიების გარჩევის საფუძველზე, რომლებიც მოწოდებული იყვნენ ყველა ექსპერიმენტული მონაცემის განზოგადოებისათვის. წინააღმდეგ ფაქტის მონაცემებისა, ჩვენ შეგვიძლია ვცნოთ, რომ ამფიბიების კვერცხს აქვს შედარებით ძლიერ მარტივი აგებულობა. თვალთ დასანახი ნივთიერებების არათანაბარი განაწილება კვერცხის მთავარი ღერძის გასწ-

ვრივ (ყვითრის დაგროვება ვეგეტატიურ პოლუსზე, პროტოპლაზმის დაგროვება ანიმალურ პოლუსზე), ორი ცენტრი მაღალი ფიზიოლოგიური აქტიობისა, ფიზიოლოგიური აქტიობის შემცირების გრადიენტით ამ ცენტრების ირგვლივ—აი ძირითადად მთელი სივრცითი სხვადასხვაობა, რომელიც არსებობს კვერცხში და ბლასტულაშიც კი (ჩვენ აქ კვლავ არ ვენებთ მემკვიდრეობით ფაქტორებს—გენებს, რომლებიც კვერცხუჯრედის ბირთვში არიან და ყოველი გვარისათვის აპირობენ სპეციფიურ პროტოპლაზმას, რომლებითაც აიხსნება ყოველი ცხოველის განვითარების სპეციფიკურ ხასიათი). შეიძლება ვიფიქროთ, რომ აღრეულ ჩანასახში, იმის სხვადასხვა ნაწილს შორის, არსებობს მხოლოდ რაოდენობითი განსხვავება. მის ყველა ნაწილს შეუძლია ერთმანეთის შეცვლა, მაგრამ ამის მიუხედავათ უკვეყველად არსებობენ ფიზიოლოგიური აქტიობაში რაოდენობითი განსხვავებანი. შემდეგ, ფიზიოლოგიურ აქტიობაში ამ რაოდენობითი განსხვავებების საფუძველზე იწყებენ წარმოშობას თვისებითი განსხვავებანიც—ხდება დეტერმინაცია ნაწილებისა სხვადასხვა ფიზიოლოგიური აქტიობით, ყოველი ნაწილის განვითარების მიმართულება ფიქსირებული ხდება. ფიზიოლოგიურ აქტიობაში რაოდენობითი განსხვავებანი, განვითარების პროცესში გადაიქცევიან სტრუქტურული და ქსოვილოვანი დიფერენცირების თვისებით განსხვავებებად. ამრიგად ცხოველის აგებულება რამდენადმე პრეფორმირებულია რაოდენობითი განსხვავებით, რომლებიც შეესაბამებიან ჩანასახის ფიზიოლოგიურ გრადიენტს. მაგრამ თვით ფიზიოლოგიური გრადიენტები არასოდეს არ არიან რაიმე უცვლელნი: ისინი მუდმივ განიცდიან გავლენას მაღალი აქტიობის ცენტრების მხრივ და იცვლებიან აქტიობის აწევასთან და დაწევასთან დამოკიდებულებით. მაშასადამე, პრეფორმაცია რაოდენობითი ხასიათისაც კი არ არის თვისება ჩანასახის ყოველი ნაწილისა, როგორც ასეთისა. ამიტომ მოზაიკის ნიშნები განვითარებაში ემჩნევა ჩვეულებრივ მხოლოდ მაშინ, როდესაც ახილავენ ნაწილის როლს მთლიანში, ამ მთლიანის მოუცილებლივ, მაგალითად, როგორც ცდებში პატარა ნაწილების მოშორებით ანდა ცდებში ჩანასახის ნაწილების განვითარების შეჩერებით (ფოტის ცდები).

მაღალი ფიზიოლოგიური აქტიობის ცენტრები, იმის გამო, რომ გავლენას ახდენენ ჩანასახის დანარჩენ ნაწილებში ფიზიოლოგიური გრადიენტის დაღვებაზე და შემდეგ იმის ნაწილების დიფერენცირებაზე, წარმოადგენენ ეგრედწოდებულ „ორგანიზატორებს“. შპეი-მანის მიერ აღმოჩენილი „პირველადი ორგანიზატორი“ არის მა-

ღალი ფიზიოლოგიური აქტიობის ერთი ისეთი ცენტრთაგანი, რომელიც განსაკუთრებით კარგად არის შესწავლილი.

მაგრამ ეს ამას არ ნიშნავს, როგორც ეს წარმოდგენილი აქვს ფიზიოლოგიური გრადიენტის თეორიის ზოგიერთ კრიტიკოსს, რომ თანახმად ამ თეორიისა, მაღალი ფიზიოლოგიური აქტიობის ცენტრი და მათ რიცხვში „პირველადი ორგანიზატორი“ არაფრით არ განსხვავდებიან ჩანასახის სხვა ნაწილებისაგან გარდა თავიანთი მაღალი ფიზიოლოგიური აქტიობისა. ეს იქნებოდა არასწორი, ვინაიდან ბიოლოგიურ პროცესში არ შეიძლება ადგილი ექნას „სუფთა სისწრაფეს“, ისე როგორც ქვას შეუძლია სხვადასხვა სისწრაფით გაფრენა, იმ დასაწყისის ძალის გამო, როგორითაც იგი იყო ნასროლი. ორგანიზატორის მაღალი ფიზიოლოგიური აქტიობა არის შედეგი იმის ქსოვილის განსაკუთრებული კონსტიტუციისა, რომელიც განსხვავდება რამდენადმე ჩანასახის სხვა ნაწილების კონსტიტუციისაგან. მაგრამ თვითონ ეს განსხვავებანი, ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორიის თანახმად, არიან განსხვავებანი რაოდენობითი ხასიათისა (ეს შეიძლებოდა ყოფილიყო სხვადასხვა კონცენტრაცია რომელიმე ნივთიერებისა, რომელიმე ფერმენტისა), მაგრამ მთავარი — თვით მოქმედება, „ორგანიზატორისა“ დამოკიდებულია სახელდობრ იმის გადიდებულ ფიზიოლოგიურ აქტიობაზე.

ამფიზიის ახალგაზრდა ჩანასახს აქვს ორი მაღალი პოლუსი ფიზიოლოგიური გრადიენტისა. პირველ მათგანს, რომელიც ანიმალურ პოლუსზე დევს, როგორც ჩანს, აქვს დამოკიდებულება კვერცხის პოლარული სტრუქტურის წარმოშობასთან და კვერცხის დიფერენცირებასთან ბლასტულის სახურავზე, კიდურულ ზონარზე და ვეგეტატიურ არეზე, შესაძლებელია, რომ შპემანის „პირველადი ორგანიზატორის“ როლი უფრო მეტია, ვიდრე როლი გრადიენტის მაღალი პოლუსისა, რომელიც ჩანასახის ანიმალურ პოლუსზე დევს. უმუველად, გრადიენტის ადგილმდებარეობა მნიშვნელოვანად რეგულირდება სწორედ „პირველადი ორგანიზატორით“. მაგრამ განსაკუთრებით მკაფიოდ არის გამოხატული ორგანიზატორის მოქმედება ვასტრულაციის პერიოდში, შესაძლებელია იმიტომ, რომ ფართო კონტაქტი ორგანიზატორისა, რომელიც პირველადი ნაწლავის სახურავად გახდა, ექტოდერმთან მას აძლევს განსაკუთრებულ ხელსაყელ პირობებს დომინირებისათვის.

თვით მოქმედება ორგანიზატორისა ჩანასახის იმ ნაწილებზე, რომლებიც მის მეზობლად მდებარეობენ, ზოგ შემთხვევაში მაინც, იმაში მდგომარეობს, რომ გამოაჰყოს სტერინის ჯგუფის კუთვნილი გან-

საზღვრული ნივთიერებანი, რომლებიც აძლიერებენ ორგანიზატორის ქსოვილის უშუალო მეზობელი ქსოვილების აქტიობას, მასასადამე „პირველადი ორგანიზატორის“ მოქმედებისას—მომავალი მედულარული ფირფიტის მასალაში.

რამდენადაც ჩვენ ვგონებთ, რომ გრადიენტების ფიზიოლოგიური ნორმალური განაწილება ჩანასახში დამოკიდებულია მაღალი ფიზიოლოგიური აქტიობის ცენტრებზე—ორგანიზატორებზე,—იმდენად არ გვიხდება ლაპარაკი იმის შესახებ, რომ „ორგანიზატორი“ იჩენს თავის მოქმედებას მხოლოდ რეგულაციის პროცესების დროს, ნორმალური განვითარების სხვადასხვანაირი დარღვევის შემდეგ. მაგრამ საკვებით გასაგებია, რომ სხვადასხვა ექსპერიმენტული დარღვევების დროს (კვერცხის გადაზონერის დროს, გადანერგვის დროს) ორგანიზატორები ძალიან კარგად იჩენენ თავს, ჰქმნიან რა თავიანთ ირგვლივ მათთვის ჩვეულ გრადიენტს და მით ჰქმნიან საფუძველს ნორმალური განვითარებისათვის ასეთ არაჩვეულებრივ პირობებშიც.

ფიზიოლოგიური აქტივობის რაოდენობითი განსხვავებების საფუძველზე განვითარების განსაზღვრული კრიტიკული სტადიის დროს იწყება თვისებითი დიფერენცირების პროცესი—ისახება ჩანასახის სხვადასხვა ორგანო. ისახება ქორდა და სომიტები, როგორც ერთმანეთისაგან განცალკავებული ნასახები; ისახება მედულარული ფირფიტა, ნასახი კუდისა, კიდურებისა, თირკმლებისა, თვალებისა, ბროლისა. ამ ნასახთაგანს თითოეულს ამ მომენტიდან უკვე აქვს ფაქსირებული მიმართულება განვითარებისა, რომელიც მას შეუძლია განახორციელოს ბევრადთუცოტად დამოუკიდებლევ. ყოველი ნასახი, ფიზიოლოგიური გრადიენტის თეორიის თანახმად, წარმოიშობა გრადიენტის დონეზე; ამასთანავე, მნიშვნელობა რომელიმე ნაწილში ფიზიოლოგიური აქტიობის აბსოლუტურ სიმბალეს კი არა აქვს, არამედ ამ აქტიობის შედარებითს მდებარეობას მთლიანად მთელი ჩანასახის ფიზიოლოგიური გრადიენტების სისტემაში.

ძლიერ ხშირად ორგანოს ჩანასახის პროცესს ინდუქციის ხასიათი აქვს. მაგრამ ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორიის მიხედვით, ინდუქტორი არ არის სავალდებულო თითოეული და ყოველი ორგანოს განვითარებისათვის. განვითარებისათვის საჭიროა ფიზიოლოგიური გრადიენტების არსებობა ემბრიონალური მასალის ფარგლებში. მაგრამ საეკვოა, რომ იყვეს ჩანასახის ისეთი ნაწილი, რომელშიც არ არის ფიზიოლოგიური გრადიენტი. უკვე კვერცხში გრადიენტი გადის მის მთელ მასალაში ანიმალურიდან ვეგეტატიურ პოლუსამდე; ამიტომ არ შეიძლება იქნას ჩანასახის ნაწილი უგრადიენტოდ. ამასთანავე ახალ

გრადიენტები წარმოიშობა შემდეგშიაც, ინდუცირებისა და ნაწილებისა ერთმანეთზე მოქმედების შედეგად. იმისათვის რომ იმ დროისათვის როდესაც ვითარდება რომელიმე ორგანო (მაგ., კიდეური), ჩანასახის გარკვეულ ნაწილში წარმოიშვას შედარებით მაღალი პოლუსი გრადიენტისა, არ არის აუცილებელი, რომ ფიზიოლოგიური აქტიობის გაძლიერება მოხდეს სპეციალური ინდუქტორის შეგავლენით. ზოგ შემთხვევაში (ასეთ შემთხვევებს ეკუთვნის კიდეურების განვითარება, ბროლის განვითარება ზოგიერთ ამფიბიაში), ზოგიერთ ნაწილში ფიზიოლოგიური აქტიობის გაძლიერება, რომელიც განვითარების უკვე წინა სტადიებზე მოხდა, საკმარისი აღმოჩნდება ზოლმე, იმისათვის, რომ სპეციალური ინდუქტორის გარეშეც შეეძლოს განვითარება განსაზღვრულ ორგანოს (კიდეურს, ბროლს). აქ ჩვენ გვაქვს ძლიერ მარტივი და თეორეტიულად უდაო გადაწყვეტა „ორმაგი უზრუნველყოფის“ თეორიის პრობლემისა, რომელიც ასეთი დიდ სიძნელეებს ჰქმნის შპემანის თეორიისათვის. როგორც ჩანს ეს გადაწყვეტა ბუნებრივად გამომდინარეობს ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორიიდან. ამასთან ერთად არ ჩნდება ადგილი ორი პრინციპიალურად სხვადასხვა ტიპის განვითარებისათვის, რომლებიც მიისწრაფებიან ერთსა და იმავე მიზნისაკენ: დამოკიდებული განვითარების ტიპისა და თვითდიფერენცირების ტიპისაკენ: როგორც ერთ, ისე მეორე შემთხვევაში ორგანოს განვითარება დაკავშირებულია ფიზიოლოგიური აქტიობის მომატებასთან. ეს მომატება არის შედეგი ურთიერთმოქმედებისა ორგანიზმის ფარგლებში, იმ ურთიერთმოქმედებისა, რომლებიც თავიანთი მხრით ხდებიან გრადიენტების სისტემის საფუძველზე, რომლებიც მოიპოვებიან კვერცხში.

გრადიენტი არსებობს თვით „პირველადი ორგანიზატორის“ ფარგლებში, რამდენადაც იმისი ცენტრალური ნაწილი, რომელიც დევს ბლასტოპორის ზედა ტუჩის თვით შუაგულის ზევით, უფრო აქტიურია სხვა ნაწილებზე, რომლებშიაც ფიზიოლოგიური აქტიობა კლებულობს ორივე მხარეზე ცენტრიდან და ანიმალური პოლუსის მიმართულებით. ამ გრადიენტის საფუძველზე ხდება, ალბათ, ორგანიზატორის მასალის დანაწილება ქორდისა და მეზოდერმის ნასახებად. ამრიგად, აქაც ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორია იძლევა იმ მოვლენის მარტივსა და დამარწმუნებელ ახსნას, რომელიც წარმოადგენს გადაულახავ სიძნელეებს იმ თეორიებისათვის, რომლებიც თხოულობენ სპეციალური გარეგანი ინდუქტორის გამოხატვას ყოველი წარმოშობილი დიფერენცირებისათვის.

ჩვენ უკვე გავჩერდით იმაზე, რომ ინდუქციის დროს, მაგალითად, მედულარული ფირფიტის ინდუქციის დროს, რეაქციის სპეციფიკურობა იმდენად იმ ორგანოზე არ არის დამოკიდებული, რომელიც ახდენს ინდუქციურებას, რამდენადაც იმ მასალაზე, რომელიც ახდენს რეაქციის ინდუქტორის მოქმედებაზე. ინდუქტორის მოქმედება არის ან სრულიად არასპეციფიკური, ან ცოტათ სპეციფიკური. ერთი და იგივე ორგანო შეიძლება იქნას ინდუქციურებული სხვადასხვა საშუალებით და, პირიქით ერთსა და იმავე ინდუქტორს შეუძლია სხვადასხვა წარმოქმნების ინდუქციურება (იხ. გვ. 144); მაგალითად ჩანასახის თვალის ნასახი, ვასტრულაში ჩასმული, ახდენს მედულარული ფირფიტის ინდუქციურებას; უფრო განვითარებულ ჩანასახში იგივე ნასახი ახდენს ბროლის ინდუქციურებას. ეს შეიძლება აიხსნას იმით, რომ ინდუქტორს მხოლოდ გადაყავს ქსოვილების ფიზიოლოგიური აქტიობა უფრო მაღალ დონეზე; ამ უფრო მაღალი დონის თანახმად ისაზღვრება არსებული ნაწილის განვითარების მიმართულებაც.

შესაძლებელია, რომ ჩანასახის ნაწილების დეტერმინაციისათვის მნიშვნელობა აქვს არა მხოლოდ მათი დაშორების ხარისხს გრადიენტის უმაღლესი პოლუსიდან, არამედ გრადიენტის დაქვევითების თვით ხასიათსაც: სწრაფია იგი თუ არა, სწრაფად თუ ნელა ეცემა ფიზიოლოგიური აქტიობა, გრადიენტის მაღალი პოლუსიდან დაშორებით. ჩაიღღის ცდებში არის მითითება იმაზე, რომ ეს სწორედ ასეა.

მედულარული ფირფიტის დეტერმინაციის საკითხი, რომელმაც ასეთი დიდი როლი ითამაშა, როგორც კილონტმა სხვადასხვანაირი თეორიებისა და ფიზიოლოგიურად გრადიენტების თეორიით გაშუქებულ ექსპერიმენტული გამოკვლევა სხვადასხვა ხერხების გამოყენებაში, ასეთ სახეს ღებულობს: პირველი, ჯერ კიდევ არამტკიცე წინასწარგანსაზღვრა მედულარული ფირფიტის თუნდაც ზოგიერთი ნაწილისა ხდება გრადიენტების სისტემაში ჯერ კიდევ ვასტრულაციამდე. ორი ცენტრის შორითიერო მოქმედება შედარებით უფრო მაღალ დონეზე სწევს ექტოდერმის იმ ნაწილის ფიზიოლოგიურ აქტიობას, რომელიც დევს ამ ცენტრებს შორის—სახელდობრ ჩანასახის ზურგის მხარეზე. როდესაც „პირველადი ორგანიზატორის“ მასალა შეიგნით ხვდება და ქვეშე ეფინება მედულარული ფირფიტის მასალას, მაშინ იგი კიდევ უფრო მკაფიოდ გამოყოფს ექტოდერმის ამ ნაწილს, ექტოდერმის მთელ დანარჩენ ნაწილიდან. მედულარული ფირფიტის განვითარების მიმართულების ფიქსირება,

როგორც პირველ, ისე მეორე ეტაპზე ხდება შედეგად ერთი და იმავე ზეგავლენისა, რომელიც ამაღლებს მასალის ფიზიოლოგიურ აქტიობას, სახელდობრ იმ ზეგავლენის, რომელმაც ჯილკრისტის ცდებში გამოიწვია ინდუქცია დამატებითი მედულარული ფირფიტებისა.

შესაძლებელია, რომ ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორიის დახმარებით შეიძლება აიხსნას „პროსპექტული მნიშვნელობისათვის უცხო თვითდიფერენცირება“, რომელიც სიძნელეს წარმოადგენს სხვა თეორიებისათვის. ჰიდროიდს ყოველი ამოჭრილი ნაკვეთიდან აუცილებლივ უვითარდება სიპინი—სხეულის ნაწილი, რომელიც დაკავშირებულია გრადიენტის შედარებით უმაღლეს დონესთან ყოველ მასალაში. თუ ამფიბიების ადრეული ჩანასახის ნაწილი, რომელიც იზოლირებულია თავისი ნორმალური კავშირიდან, აგრეთვე მისწრაფის გამოიჩინოს დიფერენცირება უფრო მაღალი დონის გრადიენტისა და ამაზე მაღალი პოლუსისაც კი, მაშინ იზოლირებული ნაკვეთების დიფერენცირება უნდა იქნას სახელდობრ ისეთი, როგორც ემწინოდა მათი კულტივირების დროს უფროსი ცხოველების სხეულის ღრუებში, და განსაკუთრებით თვალის ორბიტის ღრუში: ამფიბიებში გრადიენტის მაღალი პოლუსის დიფერენციაცია ხომ სწორედ ქორდა და სომიტები.

მაგრამ, ჩვენ სულაც არ გვინდა, ფიზიოლოგიური გრადიენტების თეორია ინდივიდუალური განვითარების პრობლემის სავესებით გადაამკრელ თეორიად ჩავთვალოთ. კერძოდ ჩაიღდის ნაშრომებში არ არის განსაზღვრული პასუხი იმაზე თუ რათ არის, რომ ფიზიოლოგიური აქტიობის გაძლიერება ან, რაც იგივეა, რათ არის, რომ ინდუქტორის მოქმედება სხვადასხვა შემთხვევაში იწვევს ხარისხობრივად სხვადასხვანაირ ორგანოებს. მხოლოდ მარტო ფიზიოლოგიური გრადიენტის პრინციპით შეუძლებელია ამ ფაქტის ახსნა.

იმ შეხედულებების თანახმად, რომლებსაც ანვითარებს განსაკუთრებით ამ წიგნის ავტორი, იმ ორგანოების თვისება, რომლებიც წარმოიშობიან ფიზიოლოგიური გრადიენტის ამაღლების შედეგად, განსაკუთრებული ინდუქტორის მოქმედების გავლენით ან სხვა რომელიმე გზით, დამოკიდებულია პირველყოველსა იმ ჩანასახოვანი მასალის თვისებაზე, რომელიც უშუალოდ ჰქმნის განვითარებაში მყოფი ორგანო. ჩვენ უკვე მოვიყვანეთ მაგალითები იმისა, რომ ერთსა და იმავე ორგანოს შეუძლია განვითარდეს სხვადასხვა ინდუქტორის ზეგავლენით, და მეორე მხრით, ერთსა და იმავე ინდუქტორს შეუძლია ინდუქტირება სხვადასხვა ორგანოსი (იხ. გვ. 144). ძლიერ შე-

საძლებელია, რომ პირველ შემთხვევაში სხვადასხვა ინდუქტორის თანაბარი მოქმედება იწვევს თანაბარ შედეგებს იმიტომ, რომ ისინი მოქმედებენ ერთსა და იმავე მასალაზე (მაგ. როცა ინდუქტორება მედულარული ფირფიტა ძლიერ სხვადასხვა ორგანოებისა და ქსოვილების საშუალებით, რომლებიც ჩასმული იყვნენ ადრეული გასტრულის ბლასტოცელში). როდესაც ერთი და იგივე ინდუქტორი ახდენს სხვადასხვა ორგანოს ინდუქციურებას, მაშინ, რათქმაუნდა, მიზეზი სხვადასხვა შედეგისა ის არის, რომ ინდუქტორი მოქმედობს სხვადასხვა შემთხვევაში სხვადასხვა მასალაზე (მაგ. როდესაც სმენის ბუშტუკი ახდენს ზეგავლენას თავის მეზენქიმაზე და იწვევს სმენის კაფსულის წარმოშობას, მაგრამ გვერდითა მიდამოში გადანერგვის დროს ახდენს დამატებითი კიდურის ინდუქციურებას).

ჩანასახის მასალა არაჩნება უცვლელი, არამედ მუდმივ იცვლის თვისებებს თავისთავად. ინდუქტორების მონაწილეობა სავალდებულო არ არის. განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე მყოფი ჩანასახის ემბრიონალური მასალის სხვადასხვანაირი რეაქცია ერთსა და იმავე ან მსგავს გავლენაზე, არის ემბრიონალური მასალის ამ თვისებათა ცვლილებებების შედეგი. განვითარების ყოველ სტადიაზე, ემბრიონალური მასალის განსაზღვრულ სისტემას აქვს შედარებით მცირე რიცხვი მისათვის შესაძლებელი განვითარების მიმართულებისა. ასეთი შესაძლებელი მიმართულებანი მხოლოდ ორია ხოლმე. მაგალითად, გასტრულის ექტოდერმს უნარი აქვს განვითარდეს ან ნერვული სისტემის მიმართულებით, წარმოშობს რა მედულარულ ფირფიტას, ანდა კანის ექტოდერმის მიმართულებით. განვითარების როგორც ერთი, ისე მეორე მიმართულება, დაკავშირებულია ემბრიონალური მასალის განსაზღვრულ ცვლილებებთან. კანის ექტოდერმის წარმოშობა არ არის უბრალოდ შენახვა თავდაპირველი მდგომარეობისა, არამედ არის გადასვლა ახალ მდგომარეობაში, რომელიც ხასიათდება უკვე ახალ ფორმათა წარმოშობით ტენდენციებით. მაგრამ ამ ორ განვითარების მიმართულებიდან მხოლოდ ერთი—სახელდობრ მედულარული ფირფიტის წარმოშობა—არის შედეგი ინდუქტორის ზეგავლენისა (რომელიც აქ მდგომარეობს ფიზიოლოგიური აქტიობის ამაღლებაში). კანის ექტოდერმის წარმოშობა შეიძლება მხოლოდ მაშინ, როცა არ არის ინდუქტორი. ეს ამტკიცებს, რომ ინდუქტორი არ არის მიზეზი განვითარების პროცესისა როგორც ასეთისა, მაგრამ ინდუქტორი მხოლოდ გავლენას ახდენს მიმართულებაზე, რომელშიც ხდება ჩანასახის ცალკეული ნაწილების განვი-

თარება. ინდუქტორის ზეგავლენით ყოველთვის ხორციელდება სისტემის ორი შესაძლებლობათაგანი ის, რომელიც დაკავშირებულია გაძლიერებულ ფიზიოლოგიურ აქტიობაზე, უფრო ძლიერ ან უფრო ინტენსიურ დიფერენცირებაზე. ინდუქტირებული ორგანოს განვითარება ინდუქტორის მოქმედების დროსთან დაკავშირებით კი არა ხდება, არამედ ორგანოს განვითარების დრო ირკვევა პირველ რიგში იმ მასალის განვითარების კრიტიკული სტადიის, კრიტიკული ფაზის დაწყებით, რომელზედაც მოქმედობს ინდუქტორი. როდესაც კი უნდა ყოფილიყო გატანილი „პირველადი ორგანიზატორი“ ბლასტულის სტადიაზე, ადრეულზე თუ შუა გასტრულის სტადიაზე, ინდუქტირებული ნერვული ფირფიტა ყოველთვის ჩნდება გასტრულაციის დამთავრების შემდეგ ნეირულის სტადიაზე, პატრონის ჩანასახის ნორმალურ მედულარულ ფირფიტასთან ერთდროულად კრიტიკული ფაზა—ეს არის დრო ემბრიონალური მასალის თვისებათაღრმა თვისებრივი ცვლილებებისა როგორც იმ ადგილებში, რომლებიც ფიზიოლოგიური აქტიობის გაძლიერების გამო წარმოქმნიან ცხოველის უფრო უმაღლესად ორგანიზებულ ნაწილებს, ისე იმ ნაწილებშიც, რომლებიც წარმოშობენ უფრო ნაკლებად ორგანიზებულ ნაწილებს. სისტემის ყოველ შეცვლილ ნაწილში, როგორც უკვე ნათქვამი იყო, წარმოიშობიან ახალი ფორმათა წარმოშობი ტენდენციები. მედულარულ ფირფიტაში აღინიშნება ტენდენციები ტვინის ბუშტუკების, თვალების, ზურგის ტვინის წარმოშობისა. კანის ექტოდერმაში ჩნდება ტენდენცია ბროლის წარმოშობისა, ერთი მხრით (მაღალი ტენდენცია), და შემდეგი დიფერენცირებისა კანის მიმართულებით—შეორე მხრით. კანის ექტოდერმაში, კანის მიმართულებით ერთდროულად შემდეგი დიფერენცირების ტენდენციასთან ერთად კვლავ წარმოიშობა ახალი ტენდენცია—რქოვანი გარსის წარმოშობის ტენდენცია. განვითარების განმავლობაში ისეთი სისტემები, რომლებიც დაკავშირებული არიან განსაზღვრული ორგანოების განვითარებაზე, შედარებით უფრო პატარები ხდებიან. სისტემა, რომელშიაც წარმოიშობა მედულარული ფირფიტა, მოიცავს ჩანასახის მთელ ექტოდერმს; სისტემა, რომელშიც შეიძლება ინდუქცია კიდურისა მოიცავს, მხოლოდ სხეულის გვერდით წინა და უკანა კიდურს შორის მანძილი; სისტემა, რომელშიც შესაძლებელია ინდუქცია ბროლის ბოკოვანი ბირთვისა, მოიცავს მხოლოდ ეპითელიური ბუშტუკს, რომელიც შედგება მხოლოდ რამდენიმე ათეულად უჯრედისაგან.

იბადება საკითხი, მაინც საიდან ჩნდება ის ახალი ფორმათა წარმომშობი ტენდენციები, რომლებიც წარმოიშობიან კრიტიკული ფაზის დროს ახალ ფორმათა წარმომშობის სისტემების წარმოშობისას? აქ გამოკვლევა, უეჭველად, მჭიდროდ უახლოვდება ყოველი ორგანიზმის მემკვიდრეობის თვისებებს, მის გენოტიპს, თუ ვილაბარაკვთ თანამედროვე გენეტიკის ენით. ყოველი ორგანოს ინდუქციის დროს, ყოველთვის ვითარდება ორგანო იმგვარი ცხოველისა, რომელსაც ეკუთვნის მასალა და არა იმგვარი ცხოველებისა, რომელიც იყო ინდუქტორი. როდესაც ტრიტონის „პირველადი ორგანიზატორი“, რომელიც გადანერგილი იყო ბაჟაყის კვერცხში, ახდენდა კვერცხში „დამატებითი ჩანასახის“ ინდუქციურებას, მაშინ ამ ტრიტონის „ორგანიზატორით“ ინდუქციურებულ ჩანასახს ქონდა ყველა ნიშანი ბაჟაყისა.

ამ წიგნის მანძილზე მე მიხდებოდა გაკრიტიკება იმ მკვლევარების შეხედულებებისა, რომელთა დაკვირვებები და ექსპერიმენტები მე აღვწერე. მაგრამ დასასრულს უნდა ითქვას, რომ უკვე ახლაც ჩატარებულია დიდი მუშაობა ცხოველის განვითარების შესწავლისათვის. გაკეთებულია მრავალი მახვილგონიერი ექსპერიმენტალური გამოკვლევები, დახარჯულია ბევრი ძალა ცდების მონაცემების თეორიული გააზრებისათვის, თუმცა ეს თეორიული მცდელობები არა ყოველთვის მიმდინარეობდა სწორი მიმართულებით:

ონტოგენეტიკური განვითარების თეორიის აგების დროს ერთადერთი სწორი მეცნიერული მეთოდოლოგიის დიალექტიკური მატერიალიზმის საფუძველზე ჩვენ უნდა შევითვისოთ და კრიტიკულად გადავამუშაოთ ყველაფერი რაც ნამდვილად ძვირფასია, რაც შექმნილია მეცნიერების მიერ კაპიტალისტურ ქვეყნებში. განვითარების შესწავლის დარგში ამ უკეთესს უმჯველად ეკუთვნიან გამოკვლევები შპემანისა, ფოგტისა, ჩაილდისა.

ამ წიგნში მოყვანილია მხოლოდ პატარა ნაწილი ჩატარებული მუშაობისა. აქ სრულიად არ შევხებივართ ინდივიდუალური განვითარების მთელ რიგ პრობლემებს, რომლებიც გადაწყვიტეს ექსპერიმენტულმა მეთოდებმა: უკვე გაფორმებული ჩანასახებისა და ახალგაზრდა ცხოველების ორგანოების ურთიერთდამოკიდებულების პრობლემას, კერძოდ შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლებისა და მათ მიერ გამოყოფილი ჰორმონების როლს, დაკარგული ნაწილების და ორგანოების აღდგენის პროცესებს, ზრდის პრობლემას და ბევრ სხვას. ყველა ამ პრობლემას შორის აქ გამოყოფილი იყო ძირითადი პრობლემა ინდივიდუალური განვითარებისა—საკითხი იმის შესახებ, თუ როგორ წარმოიშობა მარტივად აგებული კვერცხისაგან რთული ორგანიზმი. ზოგადი ფორმით ეს საკითხი შეიძლება, როგორც ჩანს, გადაწყვეტილად ჩაითვალოს.

თავი	33-
I. ინდივიდუალური განვითარების პრობლემა	3
II. როგორ მიმდინარეობს ხერხემლიანი ცხოველის ნორმა- ლური განვითარების პირველი სტადიები	25
III. რა საზღვრავს ჩანასახის ორგანოების განვითარებას	44
IV. „ორგანიზატორი“ და ინდუქცია	79
V. ინდუქტორის მოქმედების ბუნების ანალიზი	103
VI. ადრეული ჩანასახის ნაწილების თვითდიფერენციის უნარი	124
VII. განვითარების თეორიები უპემანისა და ფოგტისა	144
VIII. ფაზიოლოგიური გრადიენტების თეორია	156
IX. დასკვნა	179

გნოს. ინტელ. ...
კულტ. ...
ბიბლ. ...

რედაქტორი პროფ. ს. ხაყვარელიძე.
მთარგმანი ასისტ. ქ. ჭიჭინაძის.

გადაეცა წარმოებას. ხელმოწერილია დასაბეჭდად 29/IX — 1939 წ.
მთავლიტის რწმ. № 1857. შეკვეთა № 1060 ტირაჟი 1000.
წიგნის ზომა 6 X 10. ქალაქის ზომა 62 X 94.

საბეჭდადის სტამბა. ორჯონიკიძის ქ. № 50.



ფანონ 12 856.

4 0 171



Б. И. Балинский

Развитие зародыша

Тбилиси
Медгиз
1939 г.