

УДК 591

## О ВКЛАДЕ БОРИСА БАЛИНСКОГО В СРАВНИТЕЛЬНУЮ И ЭКОЛОГИЧЕСКУЮ ЭМБРИОЛОГИЮ АМФИБИЙ

© 2014 г. А. Г. Десницкий

Кафедра эмбриологии, Санкт-Петербургский государственный университет

199034 Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 7/9

E-mail: adesnitskiy@mail.ru

Поступила в редакцию 17.06.13 г.

Окончательный вариант получен 02.09.13 г.

Выдающийся эмбриолог Борис Иванович Балинский (1905–1997) до 1941 г. работал в Советском Союзе, а с 1949 г. в Южной Африке. Широко известны его экспериментальные исследования, выполненные в советский период его научной карьеры преимущественно на зародышах *Caudata*. Переехав в Африку (Йоханнесбург), он продолжил изучение развития амфибий, причем с использованием тех возможностей, которые предоставляла разнообразная фауна местных *Anura*. Другие эмбриологи начали комплексные исследования онтогенеза тропических лягушек (в основном из Южной и Центральной Америки) на 30–40 лет позднее, чем Балинский. К сожалению, его пионерские работы, выполненные на большом числе африканских видов, мало известны (за исключением описания развития производных эндодермы у *Xenopus laevis* и анализа индукции конечности у жаб рода *Amietophrynus*). В этой статье анализируются работы Балинского (с упором на сравнительные и экологические аспекты) и показан его приоритет в использовании “немодельных” тропических и субтропических *Anura* в эмбриологических исследованиях.

*Ключевые слова:* *Anura*, *eco-devo*, онтогенетическое разнообразие, Южная Африка.

DOI: 10.7868/S0475145014010030

“Хотя фауна амфибий Южной Африки не очень богата, наши лягушки и жабы представляют значительное разнообразие форм, образов жизни и путей размножения” (Balinsky, 1957a, P. 383).

Борис Иванович Балинский (1905–1997) был учеником знаменитого русского и советского эволюциониста, зоолога и эмбриолога И.И. Шмальгаузена. В период 1920–1930-х годов Балинский проводил в Киеве исследования по экспериментальной эмбриологии (преимущественно на хвостатых амфибиях), которые получили мировую известность. В 1941 г. Балинский остался на оккупированной немецкими войсками территории, а после окончания второй мировой войны работал в Германии (Мюнхен) и Шотландии (Эдинбург). В августе 1949 г. он отплыл на пароходе из Великобритании в Южную Африку, где получил работу на кафедре зоологии университета Витватерсранд в Йоханнесбурге и в течение многих лет проводил исследования как в области эмбриологии, так и в области энтомологии. В последние годы были опубликованы несколько очерков (Корж,

2005; Grossman, 2005; Korzh, 2005; Fabian, 2009), освещающих необычную биографию, а также обширную научную и педагогическую деятельность Балинского. В одной из этих статей (Grossman, 2005) приводится полная библиография его трудов. Однако многие работы Балинского по сравнительным и экологическим аспектам развития амфибий, выполненные в Йоханнесбурге, остаются до сих пор мало известными и очень редко цитируемыми. В настоящем очерке представлен анализ этих работ.

Уже в самой первой краткой статье на зародышах африканских амфибий Балинский (Balinsky, 1951) использовал сравнительный подход. Предварительные эксперименты по выявлению возможности развития хрусталика после удаления зачатка глазной чашки на стадии нейрулы были поставлены в 1949 г. (непосредственно после прибытия автора в Африку) на шести видах *Anura* и дали основания предполагать наличие определенных видовых различий в механизме дифференциации. Автономное развитие хрусталика было обнаружено только у *Xenopus laevis*, но не у пяти других видов. Впоследствии Балинский не раз

## Список африканских бесхвостых амфибий, исследованных Балинским

Семейства и виды (по Amphibiaweb, 2013)	Названия видов в статьях Балинского
Bufonidae	
<i>Amietophrynus gutturalis</i>	<i>Bufo gutturalis</i>
<i>Amietophrynus rangeri</i>	<i>Bufo rangeri</i>
<i>Amietophrynus regularis</i> *	<i>Bufo regularis</i> *
<i>Schismaderma carens</i> *	<i>Bufo carens</i> *
Hyperoliidae	
<i>Kassina senegalensis</i> *	<i>Kassina senegalensis</i> *
Phrynobatrachidae	
<i>Phrynobatrachus natalensis</i> *	<i>Phrynobatrachus natalensis</i> *
Pipidae	
<i>Xenopus laevis</i> *	<i>Xenopus laevis</i> *
Pyxicephalidae	
<i>Amietta angolensis</i>	<i>Rana angolensis</i>
<i>Cacosternum boettgeri</i> *	<i>Cacosternum boettgeri</i> *
<i>Pyxicephalus adspersus</i> *	<i>Pyxicephalus adspersus</i> *
<i>Strongylopus fasciatus</i>	<i>Rana fasciata</i>
<i>Tomopterna delalandii</i> *	<i>Pyxicephalus delalandii</i> *
<i>Tomopterna natalensis</i>	<i>Pyxicephalus natalensis</i>

Примечания. В одной из статей Балинского (Balinsky, 1957a) использовались также литературные данные по развитию *Kassina maculata* (*Hylambates maculatus*) из семейства Нурегалииды. Звездочкой отмечены виды, использованные в серии экспериментальных работ по межвидовым трансплантациям на стадии ранней гастролы (Balinsky, 1955, 1957b, 1958).

использовал в одной и той же статье до 12 видов африканских бесхвостых амфибий (Balinsky, 1957a, 1969). Всего за период работы в Южной Африке он исследовал развитие и размножение 13 местных видов из пяти семейств Anura (таблица). Следует особо упомянуть о его морфологическом исследовании развития производных эндодермы у *Xenopus laevis* (Balinsky, 1956), поскольку данная работа является составной частью широко известных таблиц Ньюкопа и Фабера по описанию нормального развития этого модельного вида.

В серии экспериментальных работ Балинского (Balinsky, 1955, 1957b, 1958) была поставлена задача изучить закономерности возникновения морфологических различий между родственными видами бесхвостых амфибий. В частности, на стадии ранней гастролы производились межвидовые пересадки участков презумптивной эктодермы, дающие цементную железу, жаберы, ротовые структуры и другие эктодермальные производные. В этих трех важных работах, проведенных в стиле школы Шпемана (Spemann, 1938), экспериментировавшего на европейских амфибиях, Балинский использовал восемь африканских видов из пяти семейств (отмечены звездочкой в таблице). Было

сделано заключение, что различия в органогенетических процессах между родственными видами Anura происходят скорее всего вследствие модификации индуцирующих систем, но не изменений в реакционной способности эктодермальных клеток. В частности, именно благодаря этому головастики разных видов отличаются по структуре рта, адгезивных органов, жабер и т.д. (Balinsky, 1955). Можно только догадываться, почему Балинский не продолжил в дальнейшем такую интересную линию исследований. Однако напрашивается объяснение, что в данном случае определенную роль сыграла концентрация его главных усилий на применении электронной микроскопии в эмбриологических исследованиях (причем не только на амфибиях). Уместно напомнить, что в 1956 г. Балинский провел полгода в США, где освоил этот новый тогда метод, став пионером использования электронной микроскопии на Африканском континенте (Корж, 2005; Grossman, 2005).

Отметим, что впоследствии Балинский (Balinsky, 1974) возвращался к анализу межклеточных взаимодействий в онтогенезе африканских Anura (индукция добавочной конечности у зародышей

жаб из семейства Bufonidae). Однако эта статья, в отличие от упомянутых выше публикаций 1951–1958 годов, достаточно широко известна.

Несколько статей Балинского (Balinsky, Balinsky, 1954; Balinsky, 1957a, 1969, 1985) были посвящены экологическим аспектам процессов размножения и развития южноафриканских Anura (эта серия работ охватывала все виды, указанные в таблице). Центральной является обширная статья (Balinsky, 1969), подводящая итог более чем десятилетних исследований. Велись регулярные наблюдения над размножением бесхвостых амфибий возле северной окраины Йоханнесбурга, однако их пришлось прекратить, когда началось осушение водоемов, проведение дорог и строительство зданий. Прежде всего, отметим, что Балинский составил ключи для определения яиц, молодых головастиков и продвинутых головастиков у 11 видов. Это показывает, сколь высок был герпетологический уровень его работ. Для Балинского представлялось интересной проблема зависимости эмбрионального и личиночного развития от внешней среды и, в частности, особенности адаптаций амфибий к местным условиям горного вельда (около 1750 м над уровнем моря), включающим суточные и сезонные перепады температуры и очень нерегулярные дожди, часто прерываемыми периодами засухи.

Большинство изученных видов Anura из окрестностей Йоханнесбурга имело очень продолжительный (по сравнению с бесхвостыми амфибиями из умеренных широт Европы и Северной Америки) период размножения — 3–6 месяцев и даже дольше. Для объяснения причины такой особенности репродуктивной экологии Балинский (Balinsky, 1969) привлек идеи своего учителя И.И. Шмальгаузена (1940) о неизбежной истребляемости личинок и молоди. В самом деле, длительный сезон размножения и повторные икрометания могли бы иметь важное адаптивное значение в случае использования лягушками и жабами временных, часто пересыхающих водоемов, поскольку существует значительный риск гибели части кладок в таких условиях африканского вельда. В своей последней работе, посвященной амфибиям, Балинский (Balinsky, 1985) подтвердил, что южноафриканские жабы семейства Bufonidae действительно могут откладывать в течение одного сезона размножения две кладки яиц.

Возвращаясь к предыдущей работе Балинского (Balinsky, 1969), отметим полученные в природных условиях данные, согласно которым виды Anura, размножающиеся, как правило, во временных дождевых лужах (например, *Pyxicephalus adspersus* и *Tomopterna delalandii*) имеют более ко-

роткий период личиночного развития, чем виды, размножающиеся преимущественно в постоянных водоемах (*Amietophrynus regularis*, *Kassina senegalensis*). Наиболее продолжительный личиночный период имеют виды, которые всегда размножаются в постоянных водоемах (*Amietta angolensis*, *Strongylopus fasciatus*). Любопытно отметить, что эта закономерность онтогенеза бесхвостых амфибий была “переоткрыта” другим автором почти 30 лет спустя (Denver, 1997).

В контролируемых лабораторных условиях Балинский (Balinsky, 1957a, 1969) определил нижние и верхние температурные диапазоны, в пределах которых происходит нормальное развитие шести видов лягушек и жаб (*Amietophrynus regularis*, *Phrynobatrachus natalensis*, *Pyxicephalus adspersus*, *Schismaderma carens*, *Tomopterna delalandii*, *Xenopus laevis*) и сопоставил эти результаты с данными по температуре воды в соответствующих природных водоемах. Оказалось, что устойчивость яиц и зародышей к высоким температурам вполне достаточна, чтобы выдержать нагревание воды даже в самые жаркие летние дни. Однако устойчивость к низким температурам не совсем достаточна для условий горного вельда; в результате иногда вследствие похолодания в природе имеют место нарушения развития (Balinsky, 1969).

В течение более двух последних десятилетий (т.е. через 30–40 лет после публикации работ Балинского) в эмбриологической литературе наблюдается усиленный интерес к проблеме обширного онтогенетического разнообразия в отряде бесхвостых амфибий (Elinson et al., 1990; Desnitskiy, 2012; Elinson, del Pino, 2012; Elinson, 2013). В частности, проводятся исследования на неотропических видах — лягушке с прямым развитием *Eleutherodactylus coqui*, не имеющей стадии головастика, а также на сумчатой лягушке *Gastrotheca riobambae*. Подавляющее большинство видов Anura с “необычным” развитием, в большинстве случаев протекающем на земле, обитает в тропиках и субтропиках на различных континентах, в том числе и в Южной Африке (Warren, 1922; de Villiers, 1929). Несомненно, Балинскому это было хорошо известно. Почему же он не исследовал таких лягушек? Напрашивается ответ, что в засушливом горном вельде окрестностей Йоханнесбурга у него была возможность регулярно собирать материал только для экспериментов на видах, у которых эмбриогенез проходит в воде, а затем имеется стадия плавающего экзотрофного головастика. Тем не менее, Балинский обнаружил (и проанализировал) значительное онтогенетическое разнообразие среди местных Anura с бифазным развитием. Впоследствии его коллеги по

университету Витватерсранд в Йоханнесбурге продолжили эмбриологические исследования южноафриканских амфибий в лаборатории имени Балинского (B.I. Balinsky Laboratory). Они изучали метаморфоз у лягушки с прямым развитием *Arthroleptella lightfooti* (семейство Рухицефалиды) из окрестностей Кейптауна (Morgan et al., 1989). Полученные результаты были сопоставлены с литературными данными по метаморфозу у модельного вида *Xenopus laevis* с бифазным развитием и неотропической лягушки *Eleutherodactylus martinicensis* с прямым развитием. Оказалось, что *Arthroleptella lightfooti* имеет ряд промежуточных онтогенетических особенностей по сравнению с двумя другими видами.

В заключение уместно заметить, что Борис Балинский внес существенный вклад в экологическую эмбриологию африканских амфибий задолго до того, как появился термин “экологическая биология развития” (Gilbert, 2001). Кроме того, есть основания говорить, что Балинскому принадлежит приоритет в проведении комплексных, многолетних сравнительно эмбриологических и экспериментально эмбриологических исследований на “немодельных” тропических и субтропических Ануга.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Корж В.П. Введение Бориса Балинского в эмбриологию // Онтогенез. 2005. Т. 36. С. 465–478.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 232 с.
- AmphibiaWeb*. Information on amphibian biology and conservation. Berkeley (California): Electronic database accessible at <http://amphibiaweb.org/>, 2013. Captured on March 11, 2013.
- Balinsky B.I. On the eye cup – lens correlation in some South African amphibians // *Experientia*. 1951. V. 7. P. 180–181.
- Balinsky B.I. Histogenetic and organogenetic processes in the development of specific characters in some South African tadpoles // *J. Embryol. Exp. Morphol.* 1955. V. 3. P. 93–120.
- Balinsky B.I. The development of the intestinal tract and glands up to stage 57 // Normal table of *Xenopus laevis* (Daudin): a systematical and chronological survey of the development from the fertilized egg till the end of metamorphosis / Ed. by P.D. Nieuwkoop and J. Faber. Amsterdam: North Holland Publ. Co., 1956. P. 150–159.
- Balinsky B.I. South African amphibia as material for biological research // *South Afr. J. Sci.* 1957a. V. 53. P. 383–390.
- Balinsky B.I. On the factors determining the size of the lens rudiment in amphibian embryos // *J. Exp. Zool.* 1957b. V. 135. P. 255–299.
- Balinsky B.I. On the factors controlling the size of the brain and eyes in anuran embryos // *J. Exp. Zool.* 1958. V. 139. P. 403–442.
- Balinsky B.I. The reproductive ecology of amphibians of the Transvaal highveld // *Zool. Afr.* 1969. V. 4. P. 37–93.
- Balinsky B.I. Supernumerary limb induction in the Anura // *J. Exp. Zool.* 1974. V. 188. P. 195–202.
- Balinsky B.I. Observations on the breeding of toads in a restricted habitat // *South Afr. J. Zool.* 1985. V. 20. P. 61–64.
- Balinsky B.I., Balinsky J.B. On the breeding habits of the South African bullfrog, *Pyxicephalus adspersus* // *South Afr. J. Sci.* 1954. V. 51. P. 55–58.
- de Villiers C.G.S. Some features of the early development of *Breviceps* // *Ann. Transvaal. Mus.* 1929. V. 13. P. 142–151.
- Denver R.J. Proximate mechanisms of phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis // *Amer. Zool.* 1997. V. 37. P. 172–184.
- Desnitskiy A.G. On the diversity of the initial steps of embryonic development in anuran amphibians // *Russ. J. Herpetol.* 2012. V. 19. P. 221–231.
- Elinson R.P. Metamorphosis in a frog that does not have a tadpole // *Curr. Top. Devel. Biol.* 2013. V. 103. P. 259–276.
- Elinson R.P., del Pino E.M., Townsend D.S. et al. A practical guide to the developmental biology of terrestrial-breeding frogs // *Biol. Bull.* 1990. V. 179. P. 163–177.
- Elinson R.P., del Pino E.M. Developmental diversity of amphibians // *Wiley Interdisciplinary Reviews: Devel. Biol.* 2012. V. 1. P. 345–369.
- Fabian B. Balinsky’s Darwinian roots // *South Afr. J. Sci.* 2009. V. 105. P. 410–414.
- Gilbert S.F. Ecological developmental biology: developmental biology meets the real world // *Devel. Biol.* 2001. V. 233. P. 1–12.
- Grossmann E.S. Boris Ivan Balinsky. 10 September 1905–1 September 1997 // *South Afr. J. Sci.* 2005. V. 101. P. 309–312.
- Korzh V. Boris Balinsky: transition from embryology to developmental biology // *BioEssays*. 2005. V. 27. P. 970–977.
- Morgan B.E., Passmore N.I., Fabian B.C. Metamorphosis in the frog *Arthroleptella lightfooti* (Anura, Ranidae) with emphasis on neuro-endocrine mechanisms // *Alternative life-history styles of animals* / Ed. by M.N. Bruton. Dordrecht (Netherlands): Kluwer Acad. Publ., 1989. P. 347–370.
- Spemann H. Embryonic development and induction. New Haven: Yale Univ. Press, 1938. 401 p.
- Warren E. Observations on the development of the non-aquatic tadpole of *Anhydrophryne rattrayi* Hewitt // *South Afr. J. Sci.* 1922. V. 19. P. 254–262.

## On A Contribution of Boris Balinsky to the Comparative and Ecological Embryology of Amphibians

A. G. Desnitskiy

*Department of Embryology, St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia*  
*e-mail: adesnitskiy@mail.ru*

Received June 17, 2013; in final form, September 02, 2013

**Abstract**—The outstanding embryologist Boris Ivanovich Balinsky (1905–1997) worked in the Soviet Union up to 1941 and in South Africa since 1949. His experimental studies fulfilled during the Soviet period of his scientific career mainly on the embryos of the caudate amphibians are widely known. After moving to Africa (Johannesburg), he continued the research of amphibian development, with using those possibilities, which were offered by the diverse fauna of local Anura. Other embryologists started complex studies of tropical frog ontogenies (mainly from South and Central America) 30–40 years later than Balinsky. Unfortunately, his pioneering works on numerous African species are poorly known (with the exceptions of the description of the development of endodermal derivatives in *Xenopus laevis* and the analysis of limb induction in the toad genus *Amietophrynus*). In this paper, the works of Balinsky are analyzed (with the emphasis on comparative and ecological aspects) and his priority in using of “nonmodel” tropical and subtropical anurans in embryological studies has been shown.

**Keywords:** Anura, eco–devo, ontogenetic diversity, South Africa.