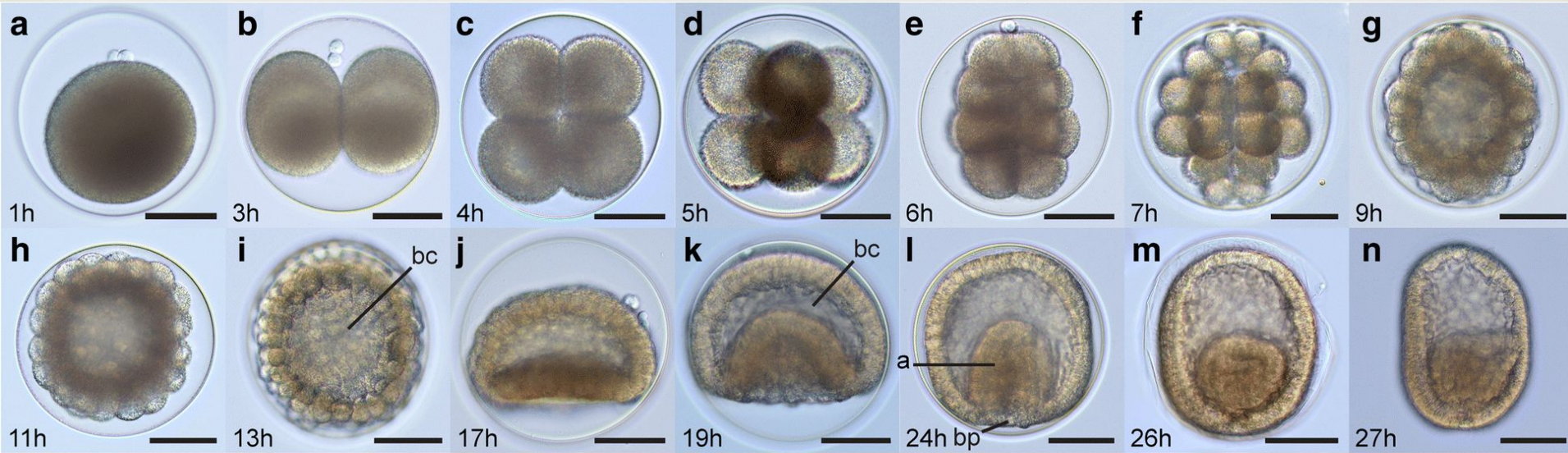


# Гастрюляция



Молчанов А.Ю.

# Дробление и гастрюляция в кишечнодышащих

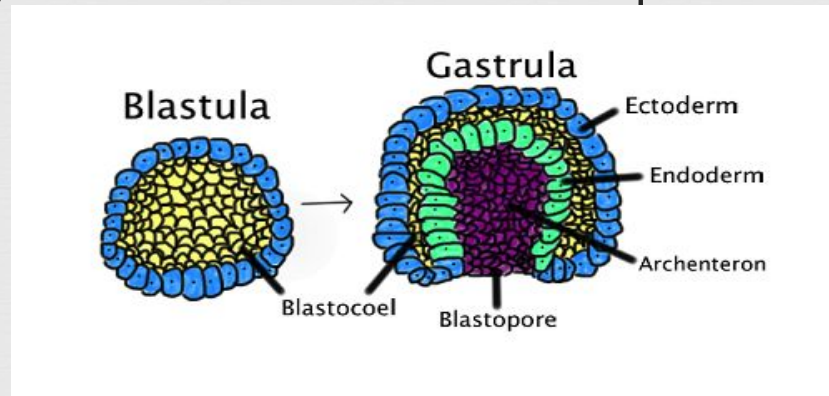


*Schizocardium californicum*. Световые микрофотографии. Столб для животных поднят. **а** зигота. **В** 2-клеточная стадия. **с** 4-клеточная стадия. **Д** 8-клеточная стадия. **Е** 16-клеточная стадия. **Ф** 32-клеточная стадия. **g-i** образование целобластулы. **ј** плоская пластина гастрюлы. **к** середине гастрюлы. **l** предварительный вывод гастрюлы. **m** Гастрюла во время вылупления. **n** постнатальная гастрюла. **a**, archenteron; **bc**, blastocoel; **bp**, blastopore. Масштабные линейки: 50 мкм

<https://rd.springer.com/article/10.1186/s12983-018-0270-0>

# Дробление - Гаструляция

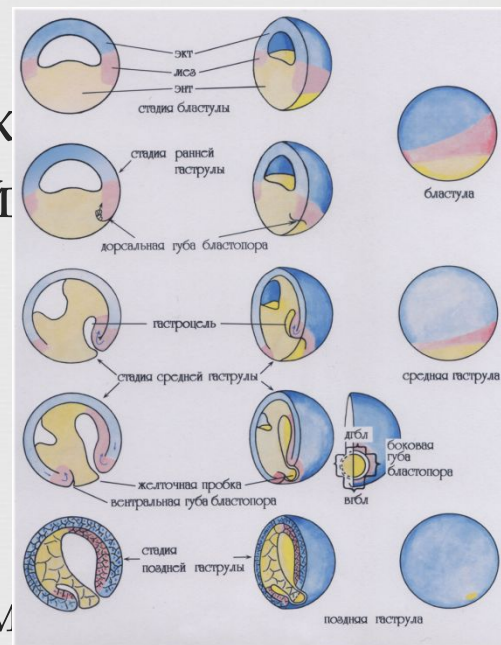
- В ходе дробления получается эмбрион, состоящий из однородных по своему внутреннему строению и перспективным возможностям клеток.
- Процесс дробления завершается образованием бластулы.
- Бластула внутри себя имеет полость бластоцель.
- Клетки бластулы называются бластомерами.





# Гастрюляция

- Это процесс в результате которого зародыш приобретает три зародышевых листка, первичную полость, первичный рот и зачаточную кишку (архентерон).
- Зародышевые листки:
  - Первичные: Наружный – Эктодерма  
Внутренний – Энтодерма
  - Вторичный: Промежуточный - Мезодерма



# Гастрюляция

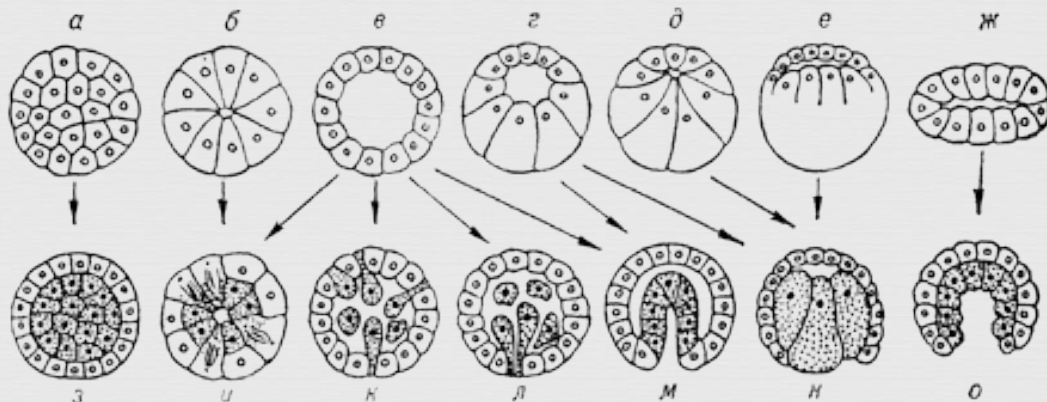
---

- В процессе гастрюляции зародышевые листки занимают положение, соответствующее плану строения взрослого организма, а у животных с регуляционным типом развития осуществляется взаимодействие между частями зародыша, необходимое для детерминации зачатка ЦНС.

# Клеточные движения

- С началом гастрюляции в эмбрионе начинают происходить клеточные перестроения (морфогенетические движения). Они обусловленные движением отдельных клеток и клеточных пластов. Описаны следующие движения клеток:
- **Миграция** – перемещение из одной области в другую.
- **Иммиграция** – вселение клеток в конкретную область.
- **Инвагинация** – впячивание одного пласта клеток внутрь другого.
- **Инволюция** – подгибание одного пласта клеток под другой.
- **Эпиволия** – обрастания одного пласта клеток подлежащей клеточной массы или желтка.
- **Деламинация** – расслоение одного пласта клеток на два.

# Типы бластул (а – ж) и связанные с ними типы гастрюляции (з – о):



а – равномерная морула; б – равномерная стерробластула; в – равномерная целобластула; г – неравномерная целобластула; д – неравномерная стерробластула; е – дискобластула; ж – плакула; з – морульная деламинация; и – клеточная деламинация; к – мультиполярная иммиграция; л – униполярная иммиграция; м – инвагинация; н – эпиволия; о – изгибание плакулы. Энтодерма отмечена пунктиром

# Гастрюляция (по Мечникову)

А – Инвагинация

Б – Иммиграция

В – Деламинация;

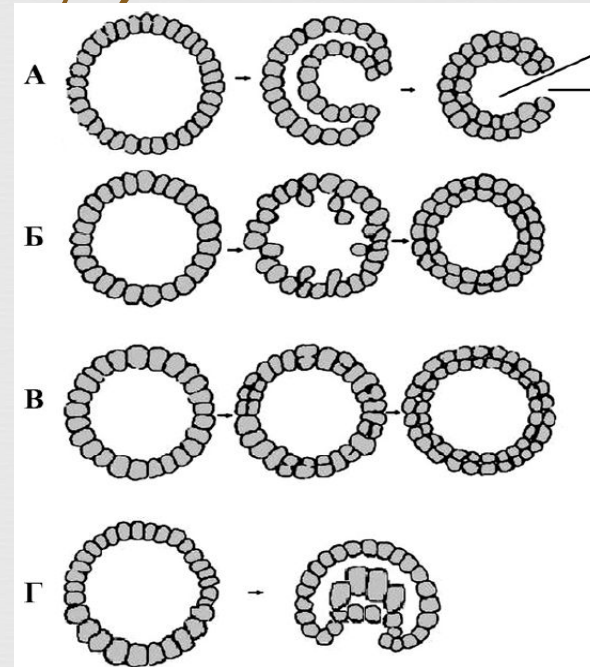
Г – Эпиболия

□ А – черви, моллюски, членистоногие, щетинкочелюстные, плеченогие, иглокожие, кишечнодышащие и хордовые.

□ Б – кишечнополостные

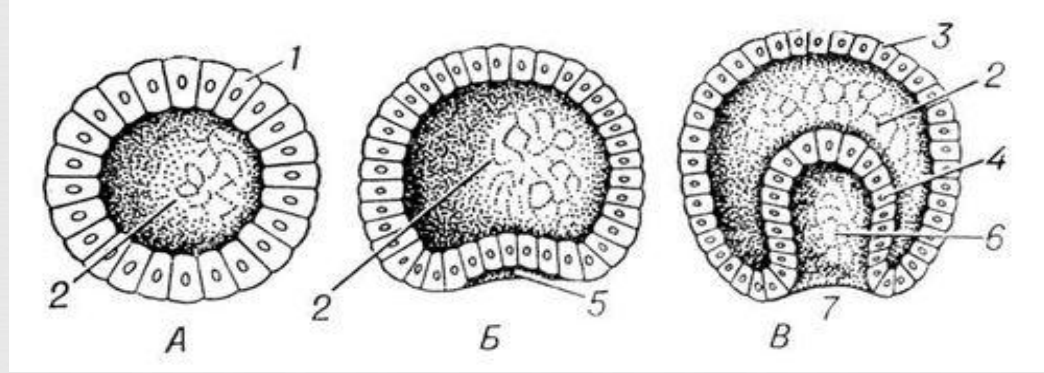
□ В – высшие млекопитающие

□ Г – Эхиуриды (Кольчатые черви)





# Инвагинация (впячивание)



- встречается у некоторых кишечнополосных (сцифоидные медузы, коралловые полипы).
- Широко распространён у более высших форм.
- Осуществляется путём впячивания клеточного пласта вегетативной стенки бластулы, не утратившего эпителиальной структуры, внутрь бластоцеля (полость дробления). Полость вворачивания называется гастроцелем, а ведущее в неё отверстие – бластопором (первичным ртом). Края бластопора называются его губами.

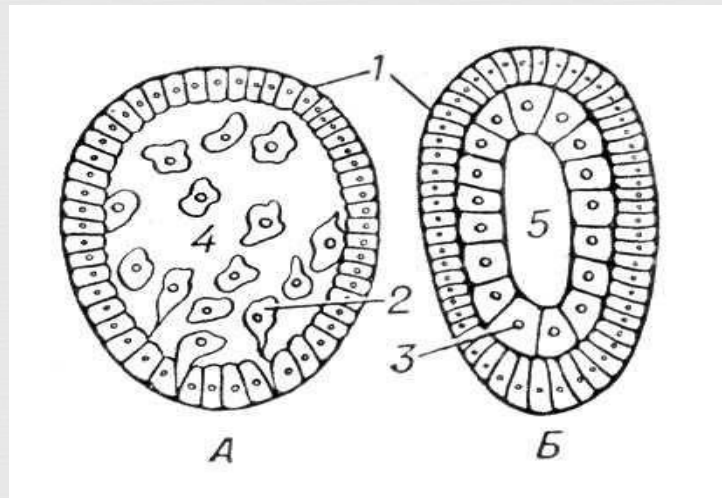
# Дальнейшая судьба бластопора

---

- Первичноротые (Protostomia) - черви, моллюски, членистоногие. Бластопор становится первичным ртом.
- Вторичноротые (Deuterostomia) - щетинкочелюстные, плеченогие, иглокожие, кишечнодышащие и хордовые. Бластопор становится анальным отверстием, а рот прорывается отдельно.

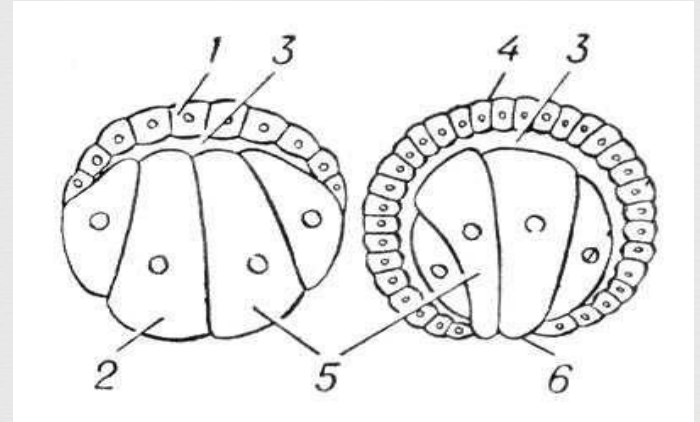
# Деламинация

- один из типов гастрюляции, заключающийся в расщеплении бластодермы на два слоя клеток (наружный и внутренний), которые соответствуют эктодерме и энтодерме. Такой тип гастрюляции наблюдается у кишечнополостных
- Такой тип образования гастрюлы присущ высшим млекопитающим, в том числе и человеку в сочетании с иммигранцией



# Эпиболия (обрастание)

одних клеток быстро делящимися другими клетками или обрастание клетками внутренней массы желтка (при неполном дроблении).





# Иммиграция

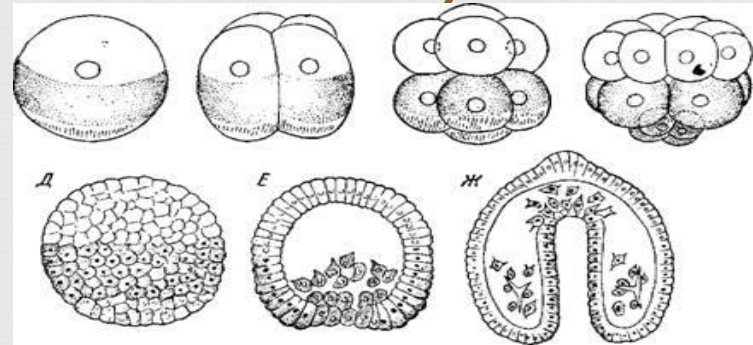
---

- ▣ *иммиграция* (выселение) – открыт в 1884 году И. Мечниковым у гидромедуз и считается эволюционно наиболее древним. Сводится к выселению (иммиграции) в полость бластоцеля отдельных клеток из стенки бластулы. Клетки, мигрирующие внутрь, становятся *энтодермой*, а оставшиеся наружи – *эктодермой*;

# Иммиграция (проникновение)

*иммиграция* -  
проникновение внутрь;  
- миграция отдельных  
клеток стенки бластулы  
внутрь бластоцеля.

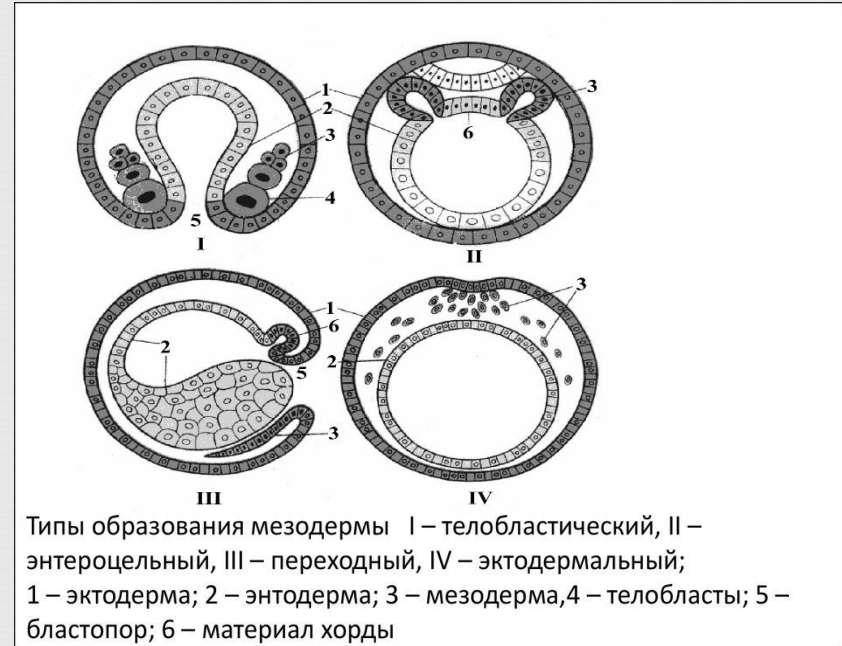
- **Униполярная** — на одном участке стенки бластулы, обычно на вегетативном полюсе;
- **Мультиполярная** — на нескольких участках стенки бластулы.



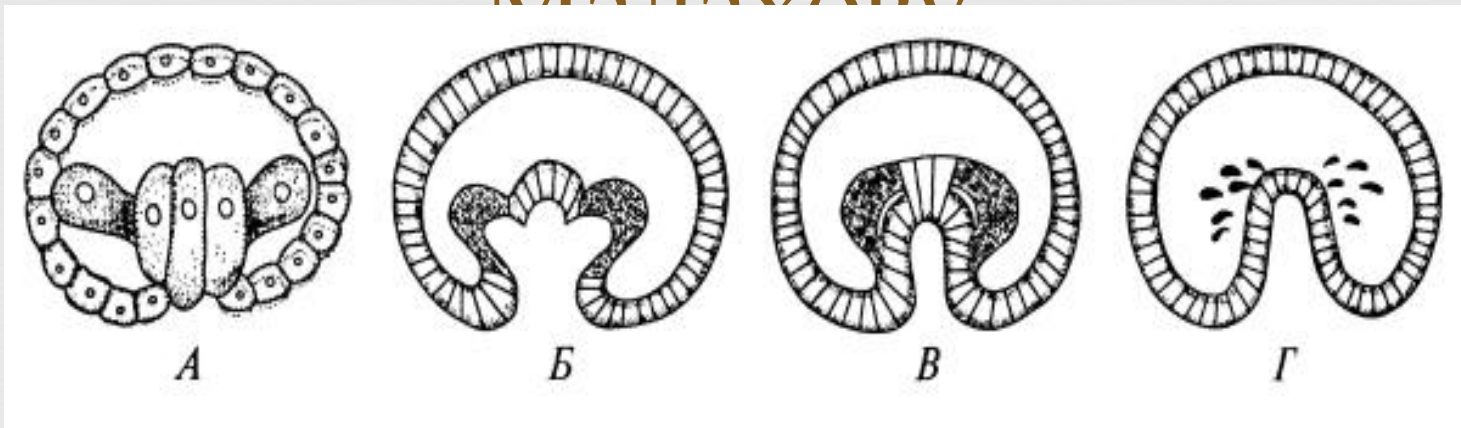
*инволюция* — вворачивание внутрь зародыша увеличивающегося в размерах наружного пласта клеток, который распространяется по внутренней поверхности остающихся снаружи клеток.

# Закладка мезодермы

- I. Телобластический
- II. Энтороцельный
- III. Переходный  
(деламинационный)
- IV. Эктодермальный  
(пролиферационный)



# Закладка мезодермы по Молчанову



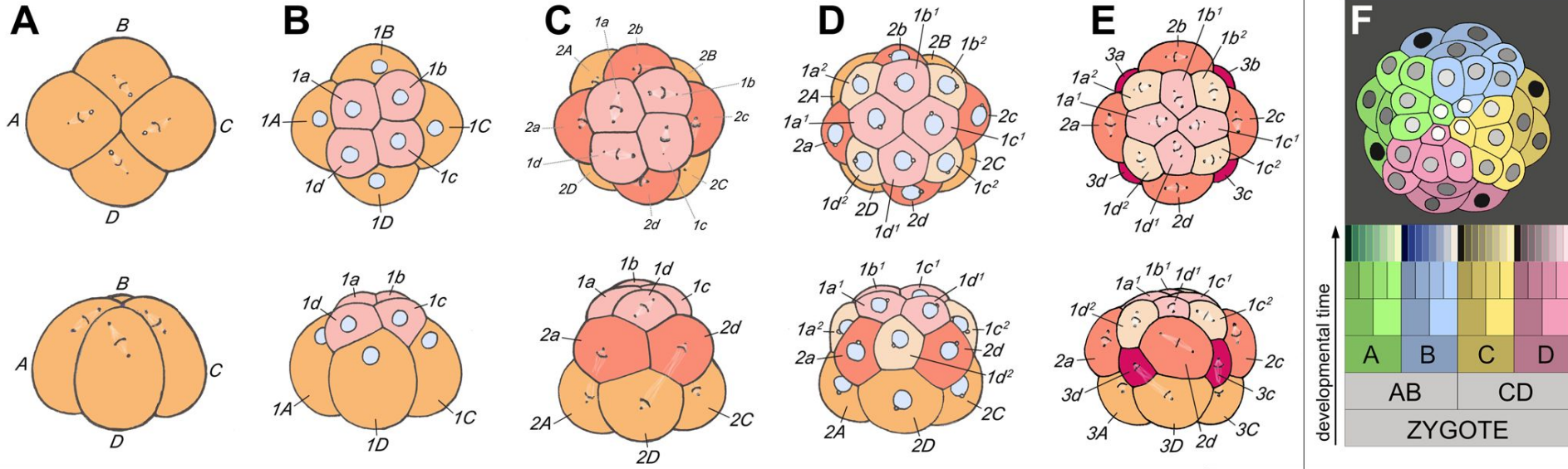
- I. Телобластический (все беспозвоночные)
- II. Энтороцельный (Хордовые кроме...)
- III. Деламинационный или Переходный (ланцетник)
- IV. Проллиферационный (Эктодермальный) (рептилии, птицы, млекопитающие)



# Закладка мезодермы

- I. **Телобластический** способ встречается у многих первичноротых. Заключается он в том, что вблизи бластопора с двух сторон первичной кишки во время гастрюляции образуется по одной крупной клетке **телобласту** (или нескольких таких клеток). Это 2d и 4d клетки. В ходе делений дробления они получили всю полярную ооплазму.
- II. Телобластический способ закладки мезодермы встречается, преимущественно, у спирально дробящихся форм. В результате размножения телобластов, от которых отделяются мелкие клетки (потомков 2d и 4d бластомеров), формируется мезодерма. Они располагаются между экто – и энтодермой и образуют **мезодермальную пластинку**.
- III. Телобласты, давая новые и новые поколения клеток мезодермы, сами остаются на

# Спиральное дробление морской улитки *Trochus*.



# Телобластический

- Затем мезодермальные пластины разделяются поперечными бороздами на *сомиты*, которые делятся на два листка: наружный – *париетальный* и внутренний – *висцеральный*. Между этими листками путём расхождения клеток образуются участки вторичной полости или *целома*;
- Постепенно телобласты, давая новые и новые поколения клеток мезодермы, отодвигаются к заднему концу зародыша . По этой причине такой способ образования мезодермы называется телобластическим (*telos* – конец).

# Закладка мезодермы

- I. **Энтороцельный** - В этом случае с двух сторон от первичной кишки образуются выпячивания - карманы (целомические мешки). Внутри карманов находится полость, представляющая собой продолжение первичной кишки (гастроцеля). Чаще встречается у вторичноротых (иглокожих и низших хордовых).



# Энтероцельный

---

Целомические мешки полностью отшнуровываются от первичной кишки и разрастаются между экто- и энтодермой. Клеточный материал этих участков дает начало мезодерме. Дорсальный отдел мезодермы, лежащий по бокам от нервной трубки и хорды, расчленен на сегменты - сомиты .

Вентральный ее отдел образует сплошную боковую пластинку (латеральную мезодерму), находящуюся по бокам кишечной трубки.

Временная перемычка между указанными скоплениями мезодермальных клеток называются ножки сомита (промежуточная мезодерма)

# Закладка мезодермы

---

- Пролиферационный или Инвагинационный – происходит путём втягивания стенки бластулы в бластоцель; характерна для большинства групп животных.
- Деламинационный (характерна для кишечнополостных) – клетки, находящиеся снаружи, преобразуются в эпителиальный пласт эктодермы, а из оставшихся клеток формируется энтодерма. Обычно деламинация сопровождается делениями клеток бластулы, плоскость которых проходит «по касательной» к поверхности (иногда говорят параллельно).

Обычно гастрюляция осуществляется сочетанием разных способов гастрюляции. Мезодерма образуется либо независимо от первичных зародышевых листков, либо первоначально входит в состав одного из них и вычленяется позже. У всех беспозвоночных животных, кроме иглокожих, она образуется из двух или нескольких исходных клеток — телобластов (телобластический способ образования мезодермы).

У иглокожих и всех хордовых, кроме высших позвоночных, мезодерма вычленяется из первичной энтодермы (энтероцельный способ). У ланцетника мезодерма вычленяется из крыши гастроцеля в виде двух карманоподобных выступов, между которыми находится материал хорды.

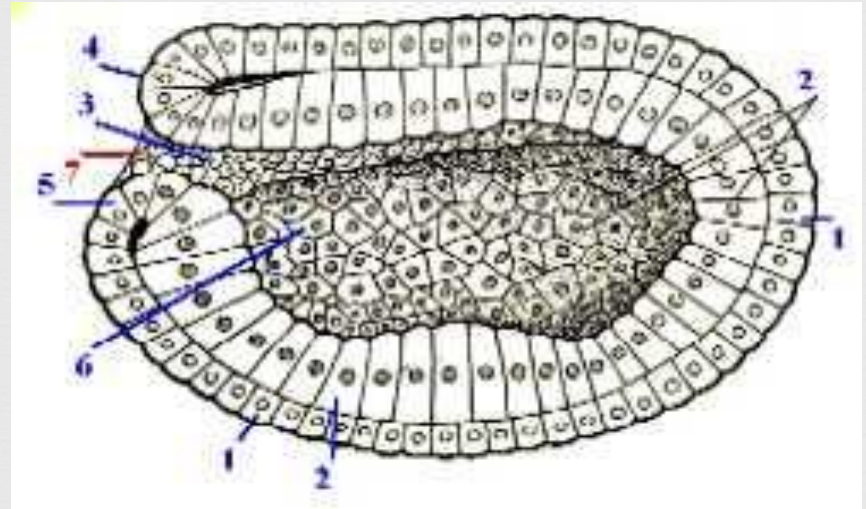
У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих в процессе гаструляции мезодерма мигрирует через первичную полосу из эпибласта (первичной эктодермы). Клетки будущей хорды инвагинируют в области гензеновского узелка.



У земноводных материал мезодермы и хорды занимает спинную часть первичного кишечника или крышу гастроцеля, дно которого образовано энтодермальными клетками; в процессе гастрюляции клетки энтодермы начинают подрастать под крышу гастроцеля, а клетки мезодермы врастать между эктодермой и энтодермой; окончательное обособление мезодермы от энтодермы происходит позже, в период нейруляции.

# Строение гастролы

- а) В результате гастрюляции зародыш приобретает вид двухслойной чаши.
- б) В ней различают: первичную эктодерму (1) - наружный слой клеток;
- первичную энтодерму (2) - внутренний слой клеток;
- бластопор (3), или первичный рот, - щелевидное отверстие, а в его составе - 4 губы -дорсальную (4), вентральную (5) и две боковые (7);
- гастроцель (6), или полость первичного кишечника, - полость, в которую ведёт бластопор.

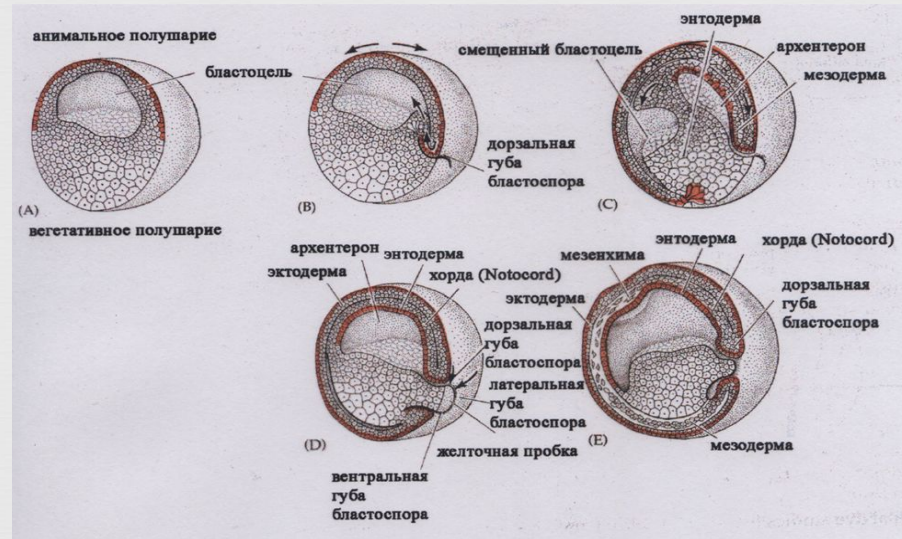


# Гастрюляция из амфибластулы

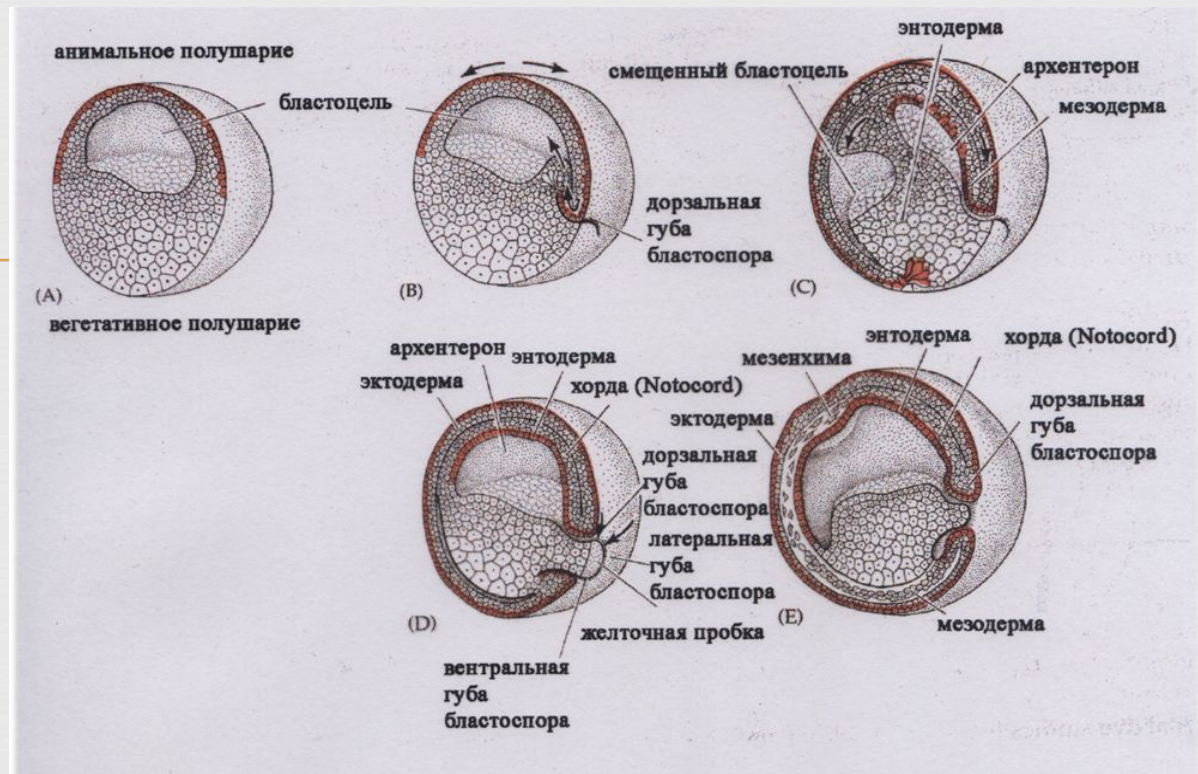
Движение в клеток в процессе гастрюляции.

(А) Ранняя гастрюла. Начало клеток и образование дорзальной губы бластопора.

Предшественники мезодермы подгибаются (инволюируют) под крышу бластоцеля. (В, С) Средняя гастрюла. Образование боковых губ бластопора. Клетки анимального полушария перемещаются в сторону вегетативного.



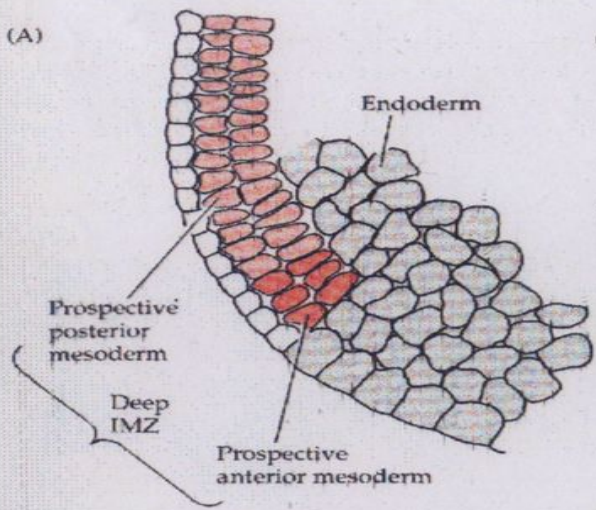




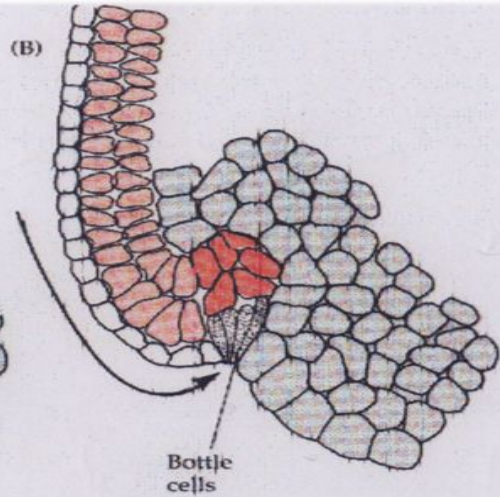
Бластопор замыкается в кольцо, внутри которого видна энтодермальная желточная пробка. Желточная пробка убирается внутрь зародыша, бластопор сужается. Зародыш оказывается покрытым эктодермой. Энтодерма оказывается внутри. Между ней и эктодермой располагается мезодерма.



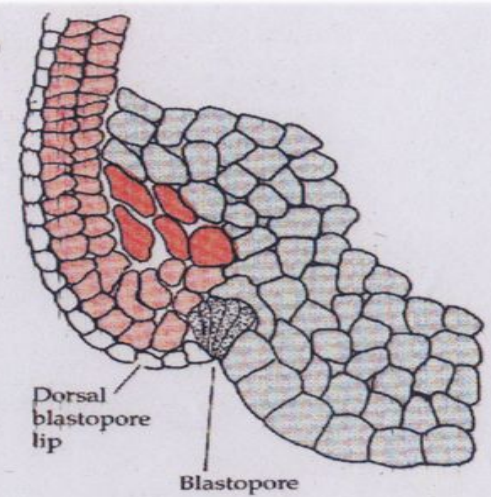
(A)



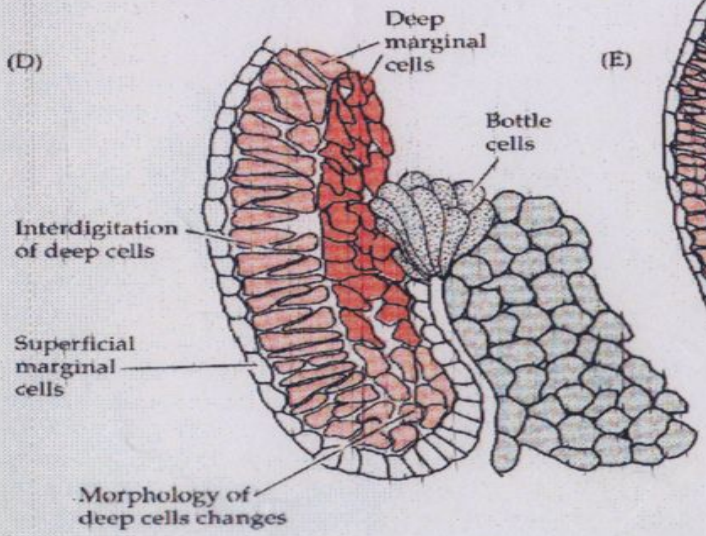
(B)



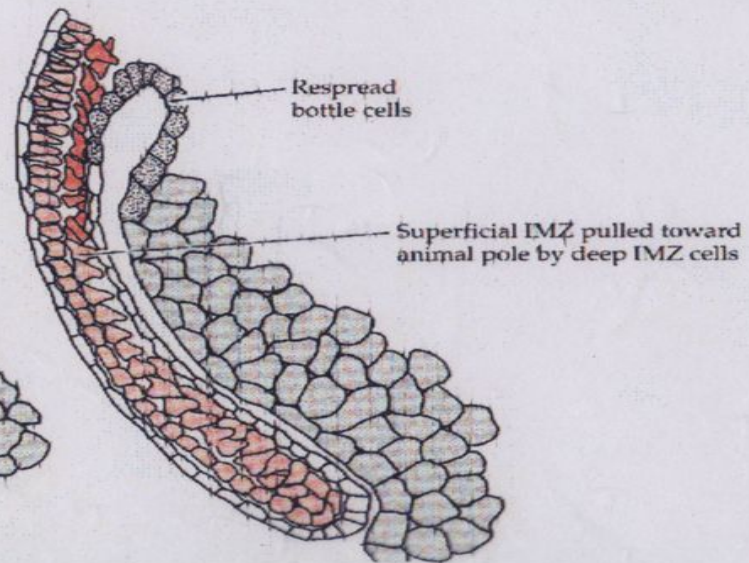
(C)



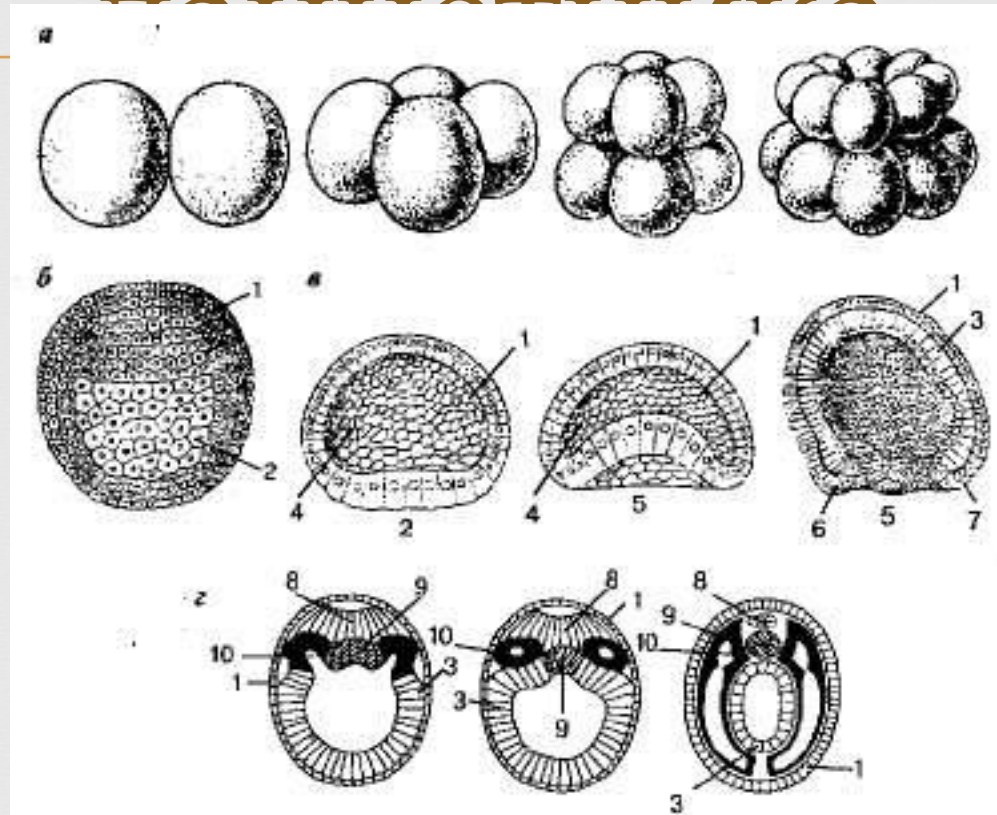
(D)



(E)



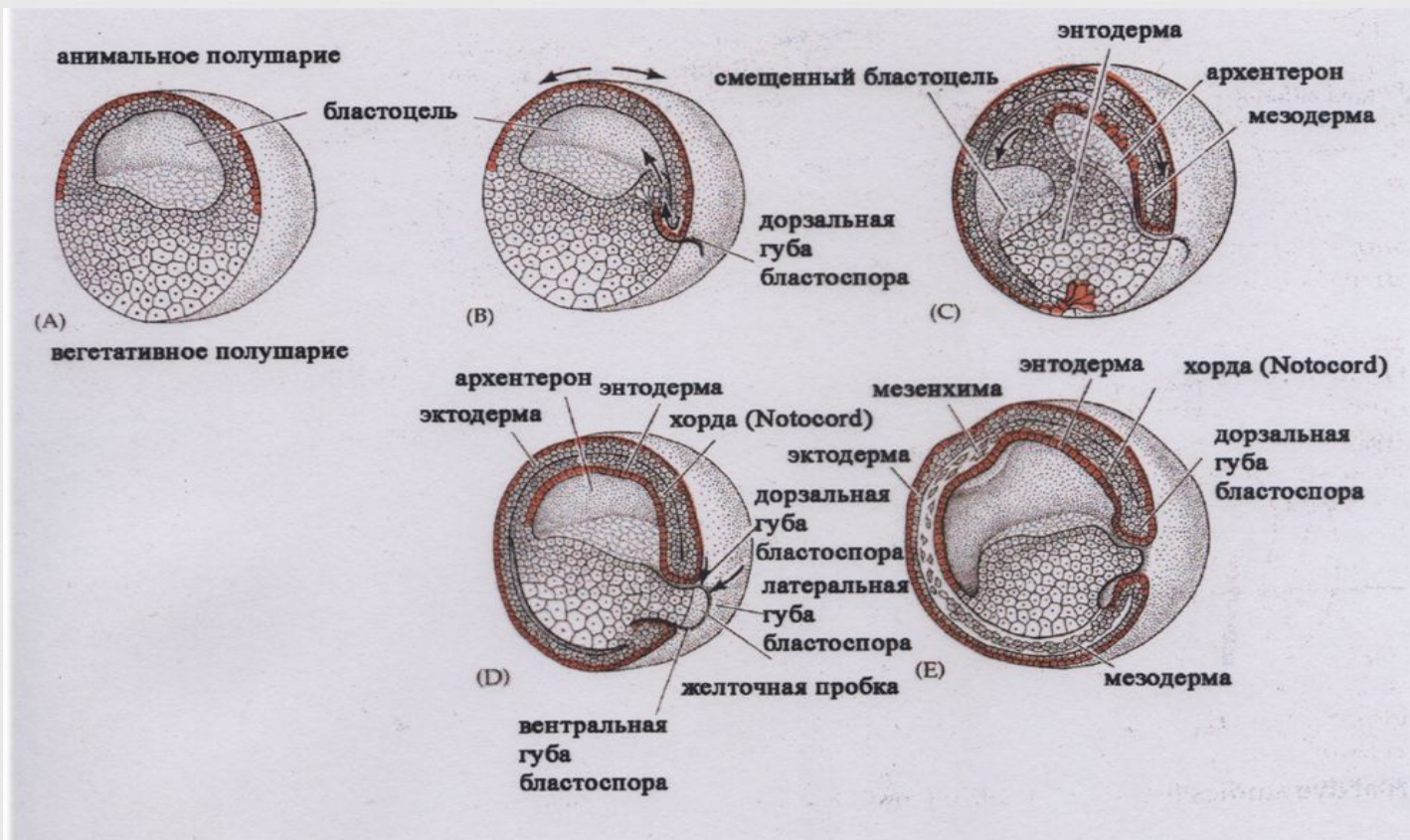
# Гаструляция



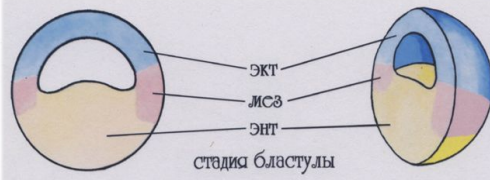




# Гастрюляция амфибий



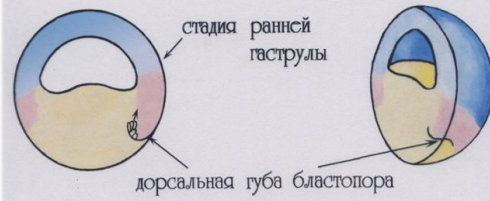




стадия бластулы

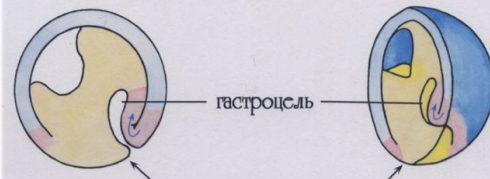


бластула



стадия ранней гастролы

дорсальная губа бластопора



гастроцель

стадия средней гастролы



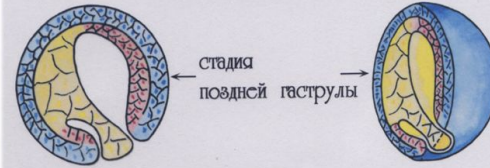
средняя гастрала



желточная пробка  
вентральная губа бластопора



боковая губа бластопора



стадия поздней гастролы



поздняя гастрала

# Хвостатые амфибии

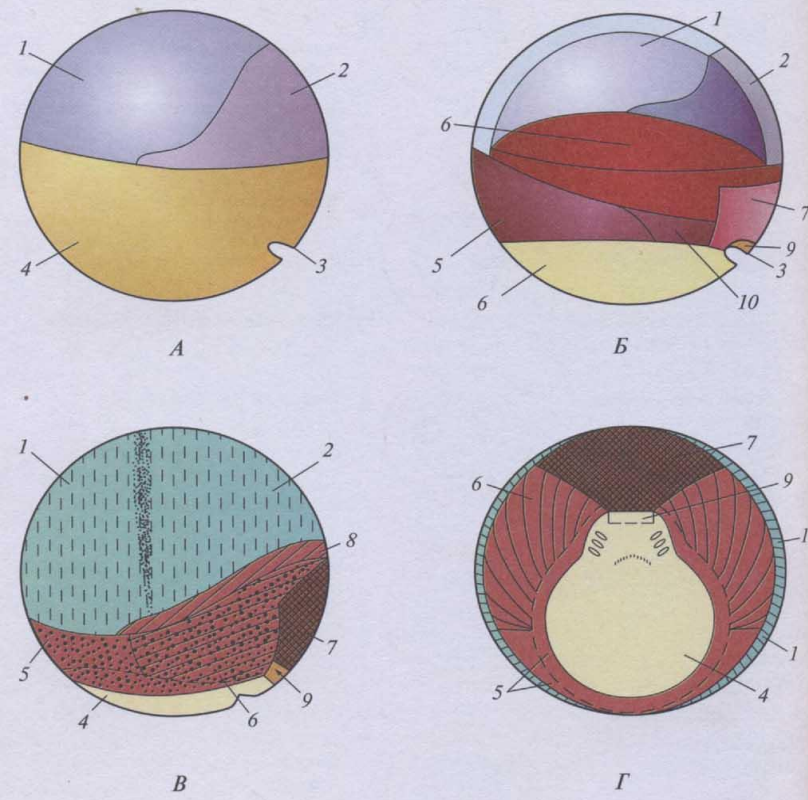
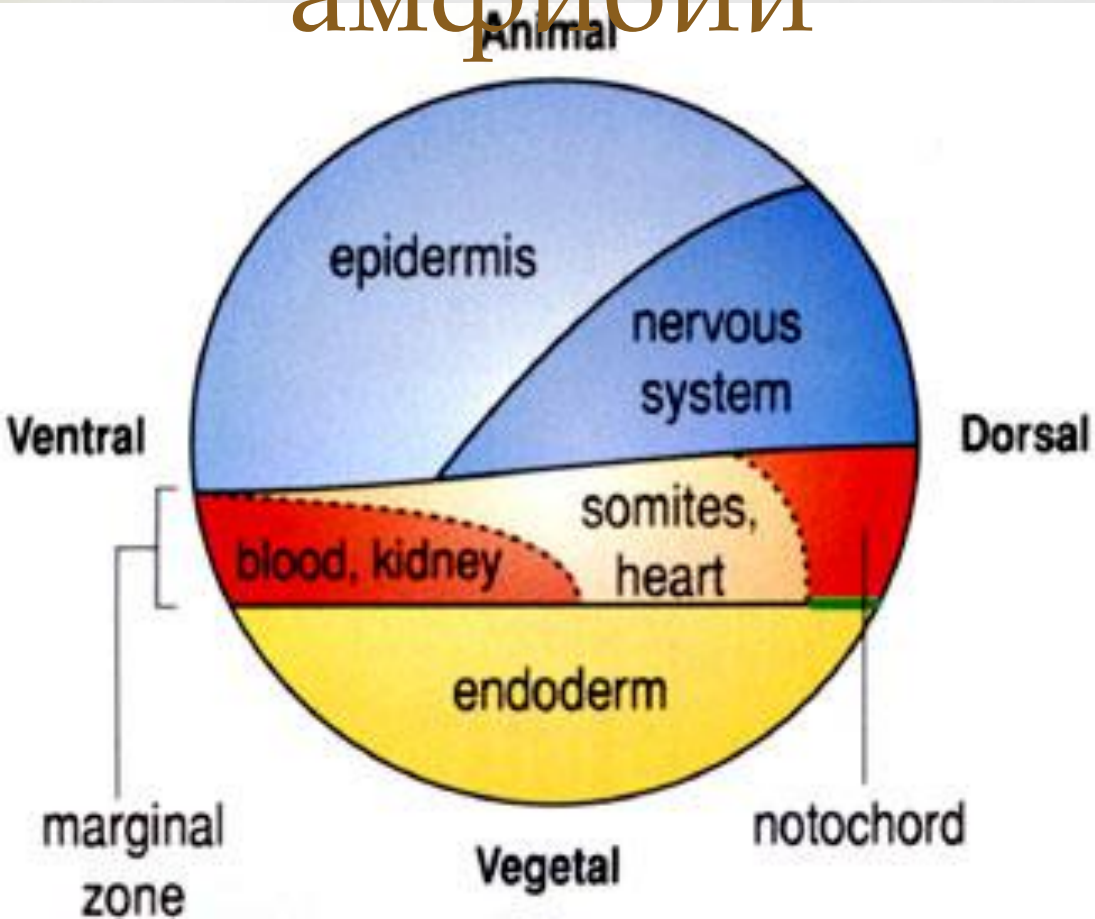
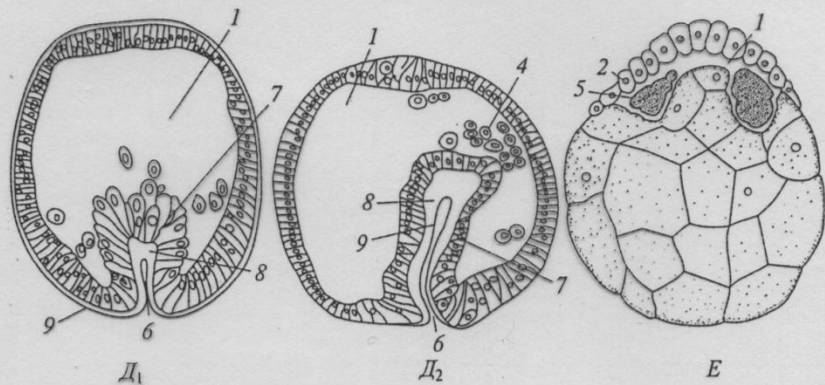
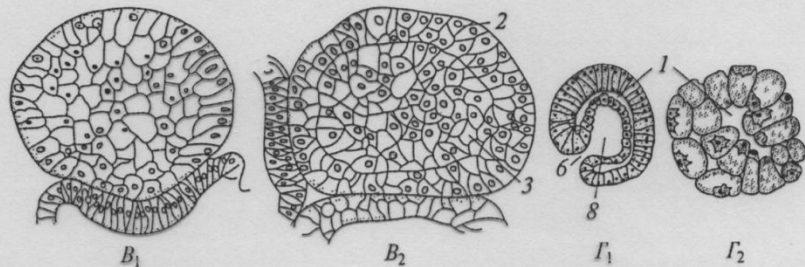
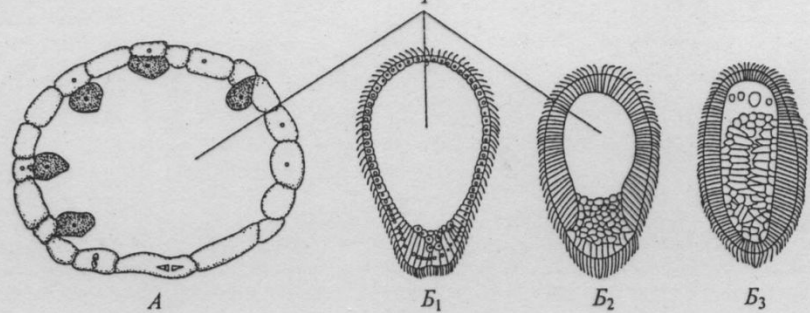


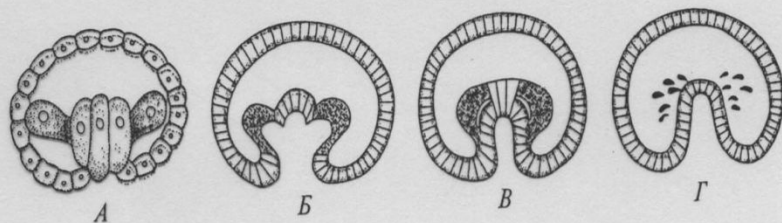
Рис. II. Карта презумптивных зачатков на бластулах бесхвостых (*Xenopus laevis*) и хвостатых амфибий:

A — вид сбоку для поверхностных клеток; B — вид сбоку для внутренних клеток; B — вид сбоку; Г — вид с вегетативного полюса; 1 — эктодерма; 2 — нервная пластинка; 3 — место, где будет образовываться спинная губа бластопора; 4 — энтодерма; 5 — боковая мезодерма; 6 — осевая (сомитная) мезодерма; 7 — хорда; 8 — мезодерма хвостовых сомитов; 9 — прехордальная пластинка; 10 — сердце

Типы гастрულიции:



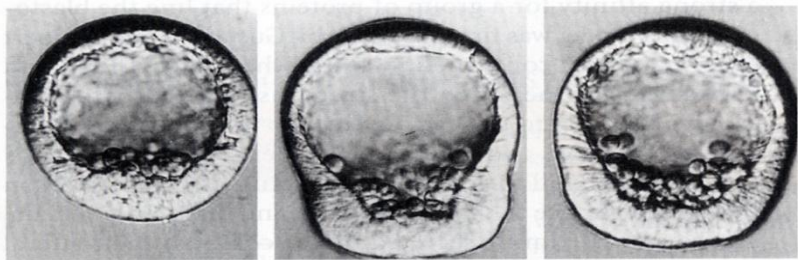
A — мультиполярная иммиграция; B<sub>1</sub>—B<sub>3</sub> — последовательные стадии униполярной иммиграции; B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> — деляминация у гидроидного полипа *Clava multicornis*; G<sub>1</sub>, G<sub>2</sub> — гастрულიция у сцифомедузы *Aurelia marginalis*; D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub> — последовательные стадии гастрულიции у морского ежа *Joxoepneustes lividus*; E — эпиполия у малощетинкового червя *Rhynchelmis*; 1 — бластоцель; 2 — эктодерма; 3 — энтодерма; 4 — эмбриональная мезенхима; 5 — целомическая мезодерма; 6 — бластопор; 7 — стенка архентерона; 8 — гастрощель; 9 — гиалиновый слой, покрывающий поверхность бластул иглокожих (B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> — по Т.В. Остроумовой; D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub> — по Л. В. Белоусову; остальное — по П. П. Иванову, 1937)



Способы закладки мезодермы (В.В. Малахов):

A — телобластический; B — энтероцельный; B — деляминационный; G — пролиферационный. Густыми мелкими точками обозначены зачатки целомической мезодермы

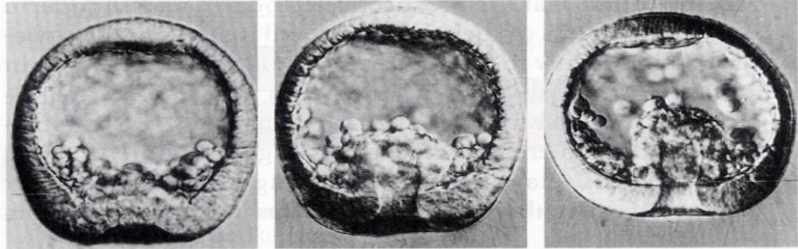




9 hrs.

9.5 hrs.

10 hrs.



10.5 hrs.

11 hrs.

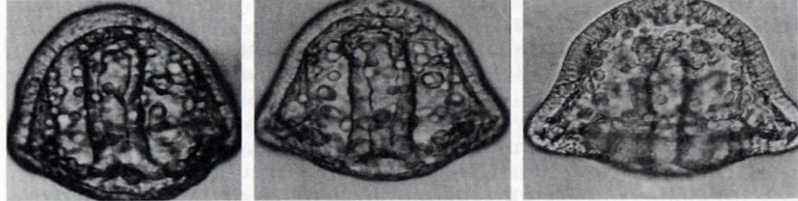
11.5 hrs.



12 hrs.

13 hrs.

13.5 hrs.



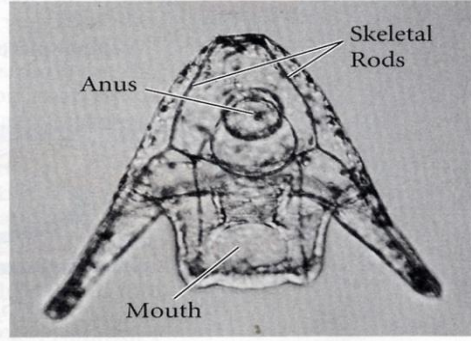
15 hrs.

17 hrs.

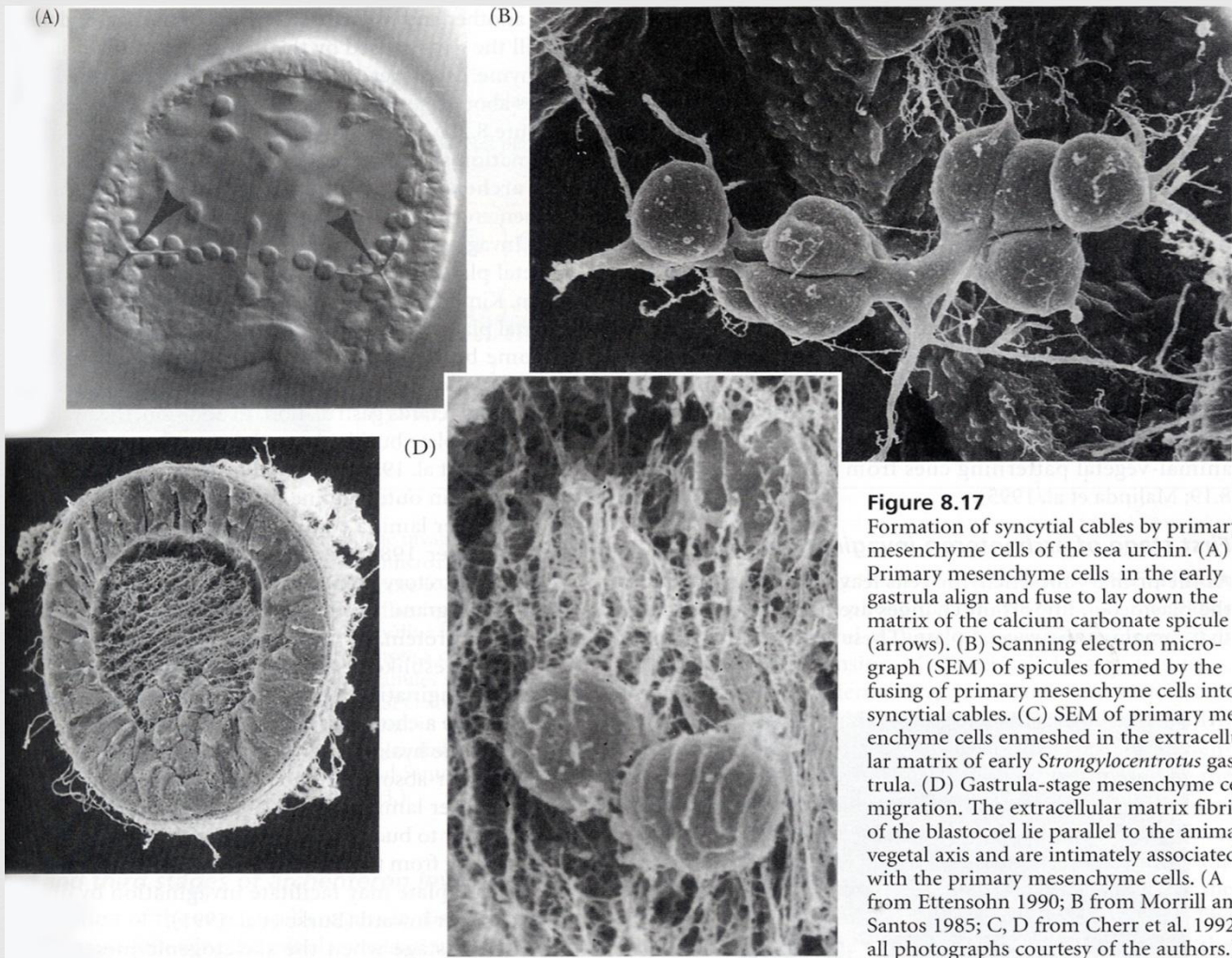
18 hrs.

**Figure 8.16**

Entire sequence of gastrulation in *Lytechinus variegatus*. The times show the length of development at 25°C. (Photographs courtesy of J. Morrill; pluteus larva courtesy of G. Watchmaker.)







**Figure 8.17**  
 Formation of syncytial cables by primary mesenchyme cells of the sea urchin. (A) Primary mesenchyme cells in the early gastrula align and fuse to lay down the matrix of the calcium carbonate spicule (arrows). (B) Scanning electron micrograph (SEM) of spicules formed by the fusing of primary mesenchyme cells into syncytial cables. (C) SEM of primary mesenchyme cells enmeshed in the extracellular matrix of early *Strongylocentrotus* gastrula. (D) Gastrula-stage mesenchyme cell migration. The extracellular matrix fibrils of the blastocoel lie parallel to the animal-vegetal axis and are intimately associated with the primary mesenchyme cells. (A from Ettensohn 1990; B from Morrill and Santos 1985; C, D from Cherr et al. 1992; all photographs courtesy of the authors.)

# Гастрмуляция у птиц



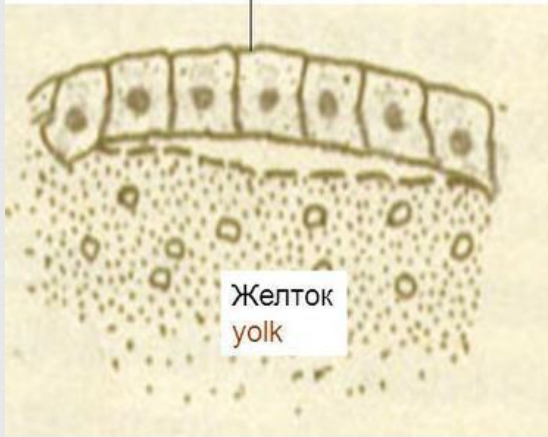
# Гастрюляция у птиц

## 1 этап гастрюляции – деляминация

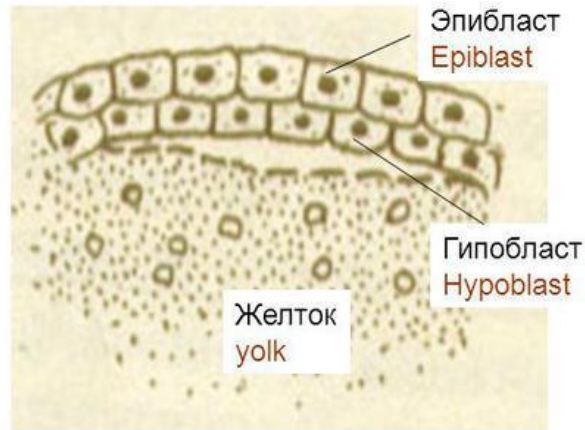
### 1 stage of gastrulation - lamination

Стенка дискобластулы - бластодерма

(зародыш птицы - bird's embryo)



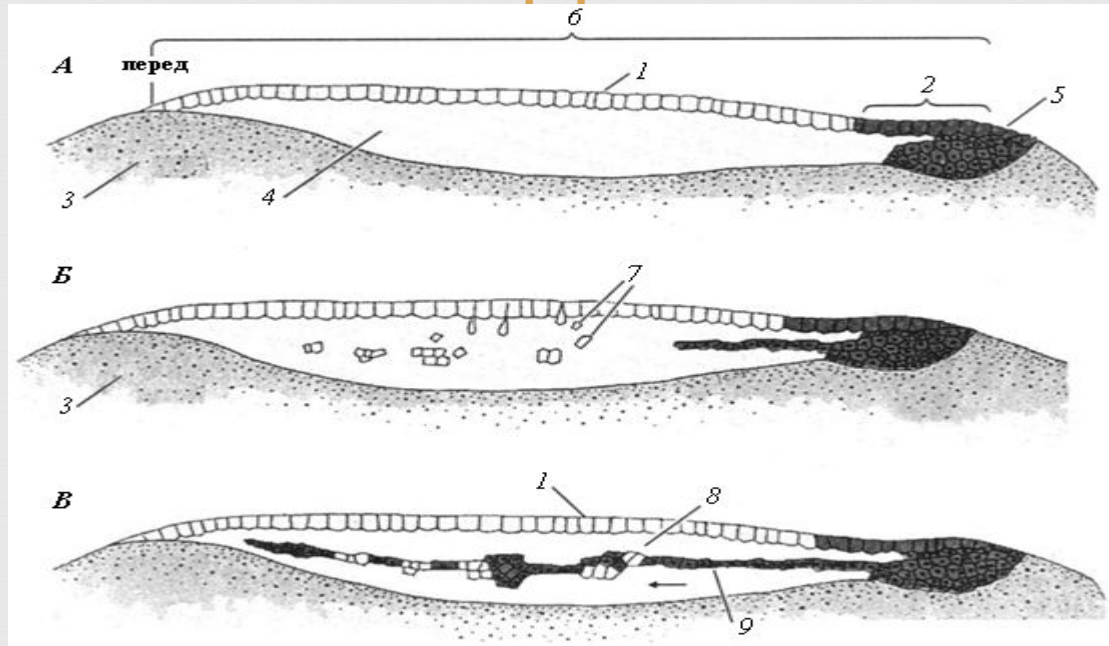
Дискобластула  
**Diskoblastula**



Гастрюла  
**Gastrula**



# Гастрюляция у птиц



# Первичная бороздка

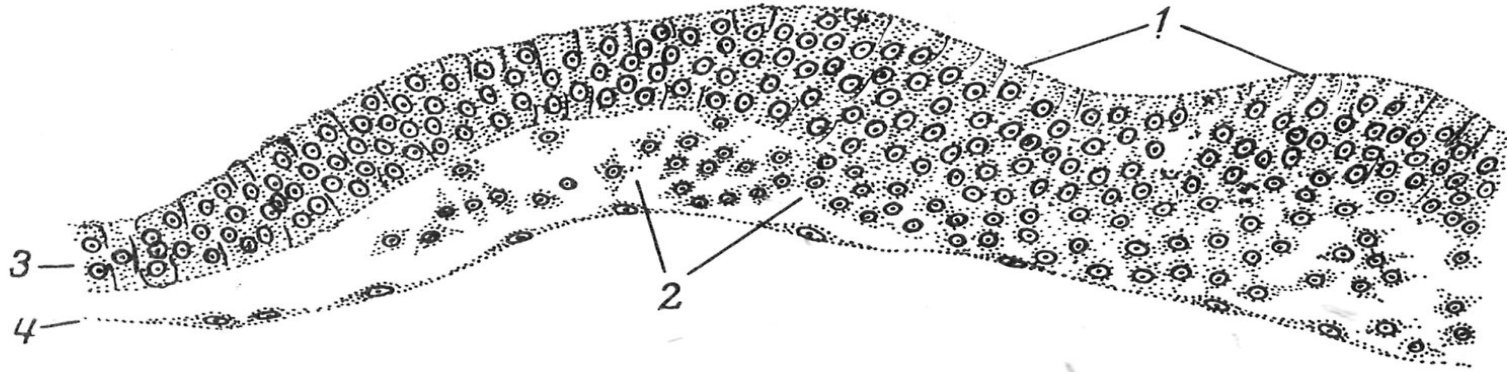


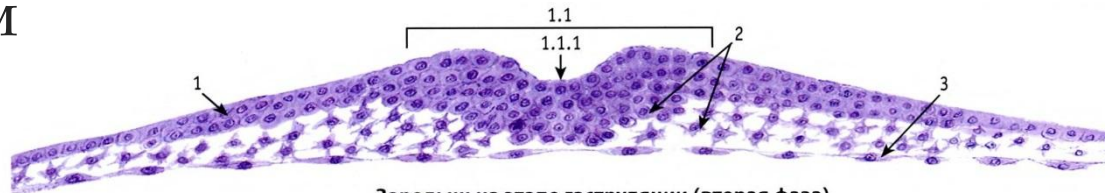
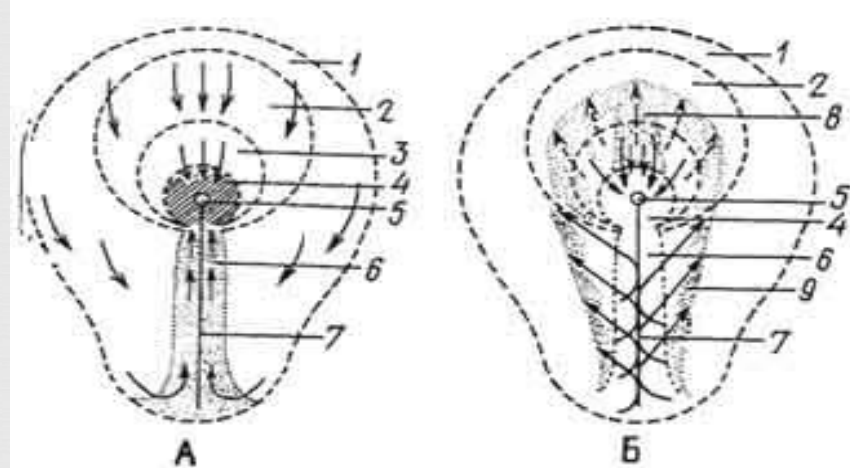
Рис. 47. Поперечный разрез куриного зародыша на стадии первичной полоски ( $17^{1/2}$  ч инкубации). Разрез на уровне переднего конца первичной полоски (по Лилли).

1 — первичная полоска; 2 — клетки мезодермы, мигрирующие вниз (в промежуток между наружным и внутренним зародышевыми листками) и латерально; 3 — эктодерма; 4 — энтодерма.



# Гаструляция у птиц

- Появление первичной бороздки.
- Погружение клеток эпибласта в бластоцель и движение в медиалатеральном направлении.

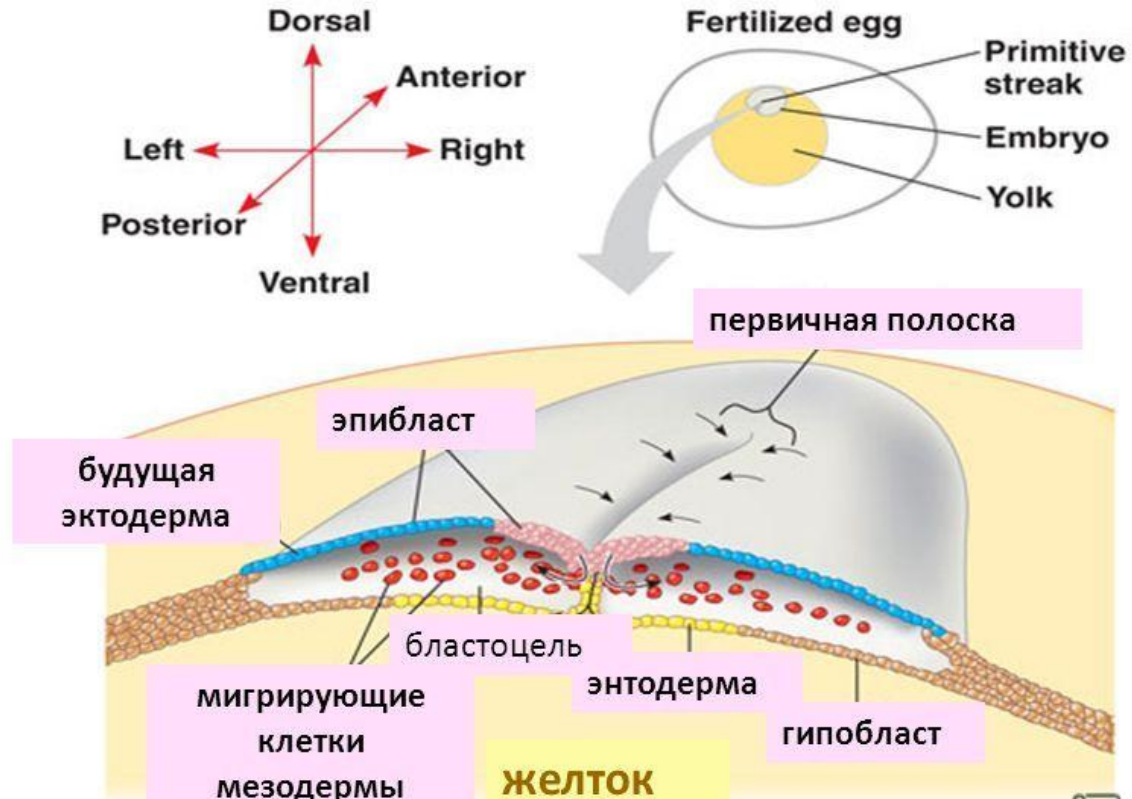


**Зародыш на этапе гаструляции (вторая фаза)**  
(поперечный срез куриного эмбриона, 1-й день насиживания)

Окраска: гематоксилин – эозин

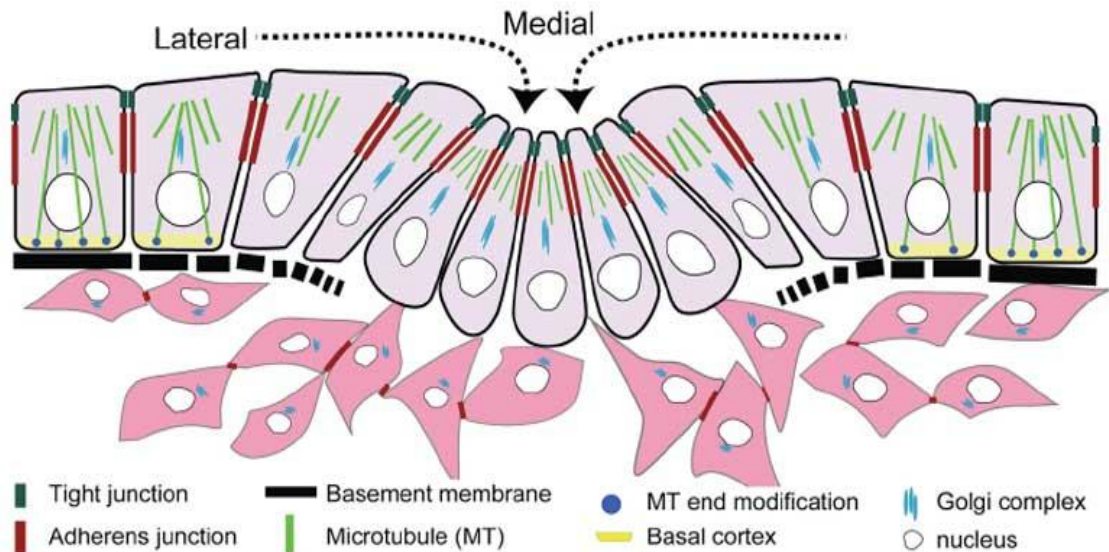
1 – эпибласт: 1.1 – первичная полоска, 1.1.1 – первичная бороздка; 2 – мезодерма; 3 – гипобласт

# Гаструляция у птиц



# Изменение формы

## клеток



### Chicken Gastrulation

An amicable separation: Chick's way of doing EMT. Nakaya Y, Sheng G. Cell Adh Migr. 2009 Apr;3(2):160-3. Epub 2009 Apr 10. PMID: 19262172

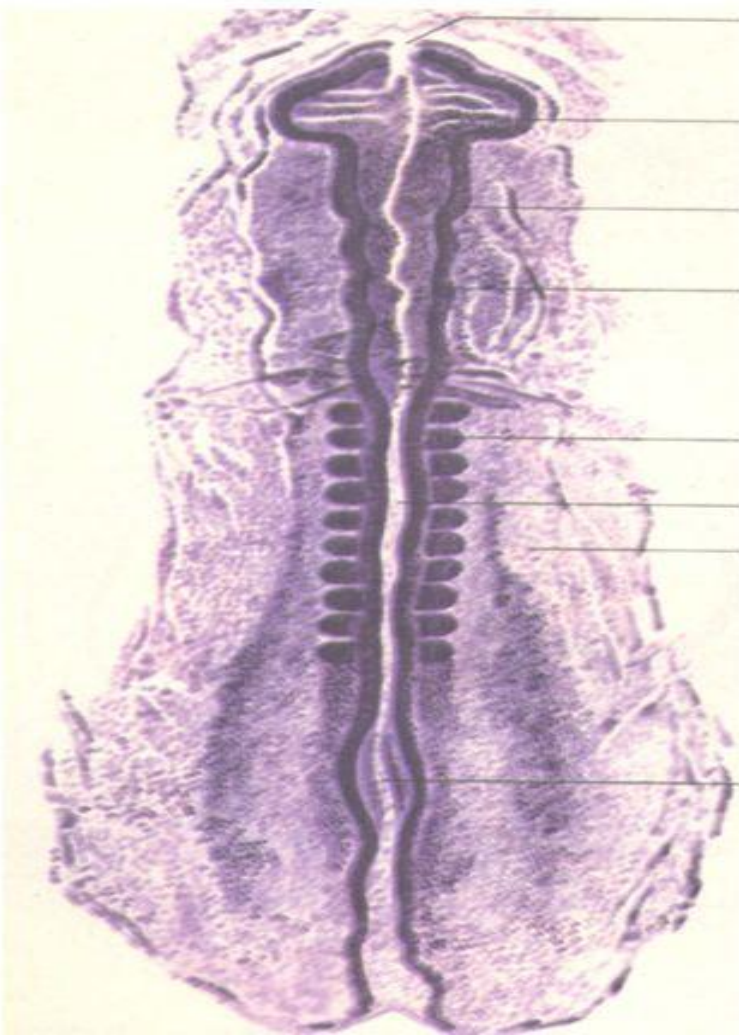
# Карта презумптивных зачатков

- Расположение закладок будущих структур в эпибласте до гаструляции.
- Расположение зачатка хорды совпадает с местом появления Гензеновского узелка.









Мозговые пузыри:

передний

средний

задний

Сомиты

Нервная трубка

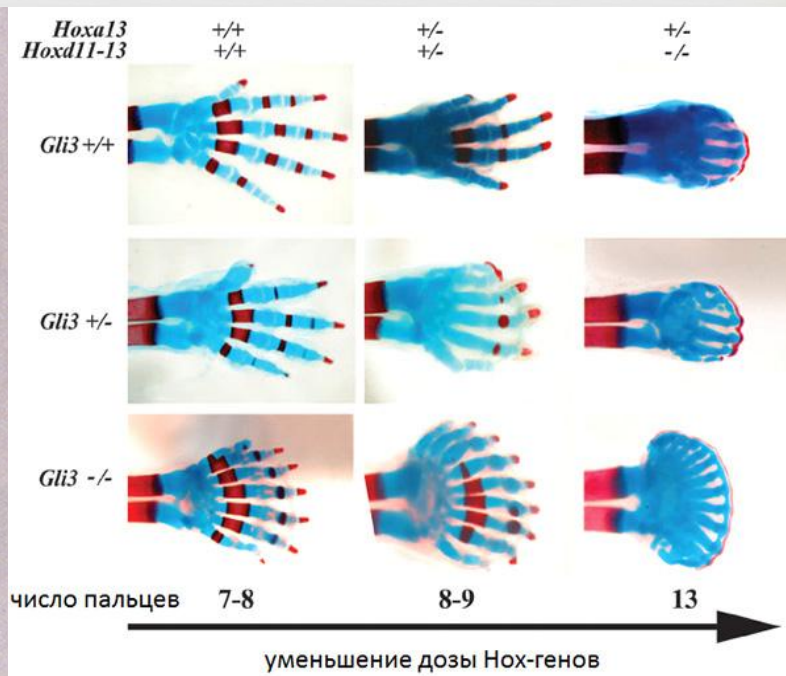
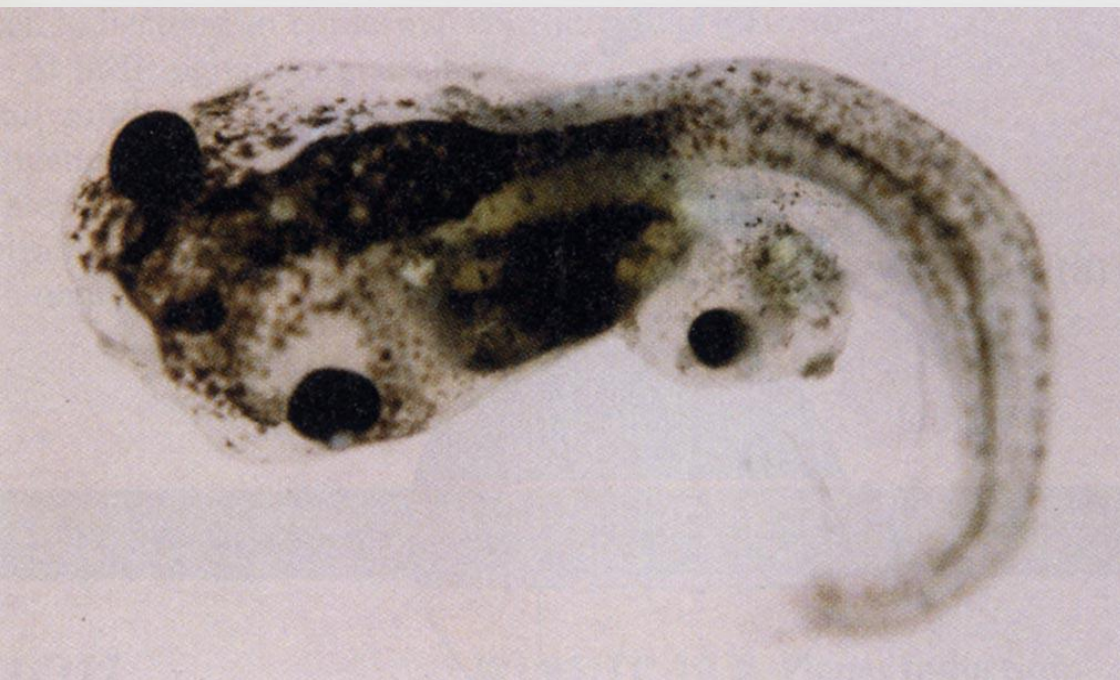
Вентральная  
мезодерма

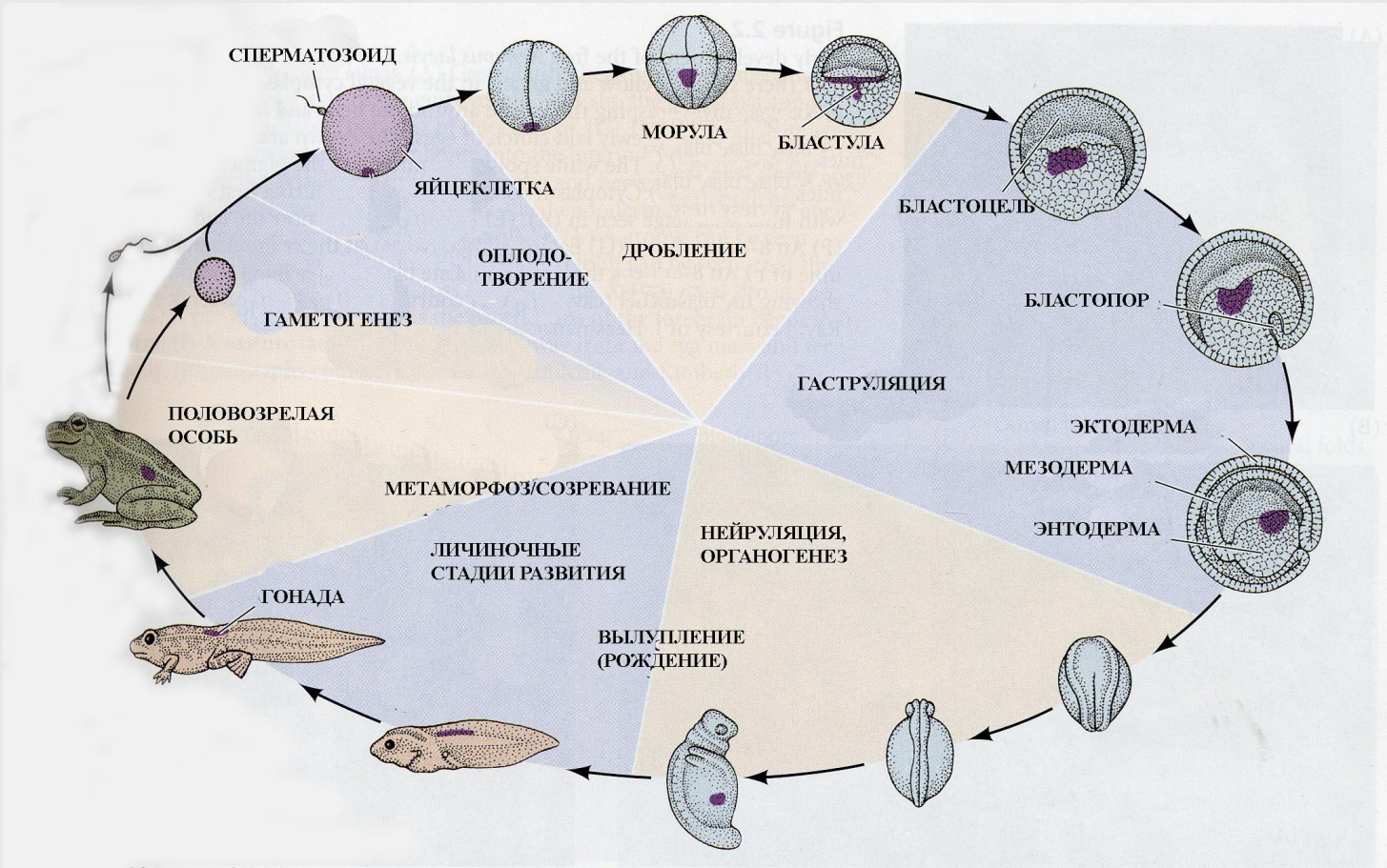
Остаток первичной полоски

**Тотальный препарат  
зародыша курицы  
на сомитной стадии**



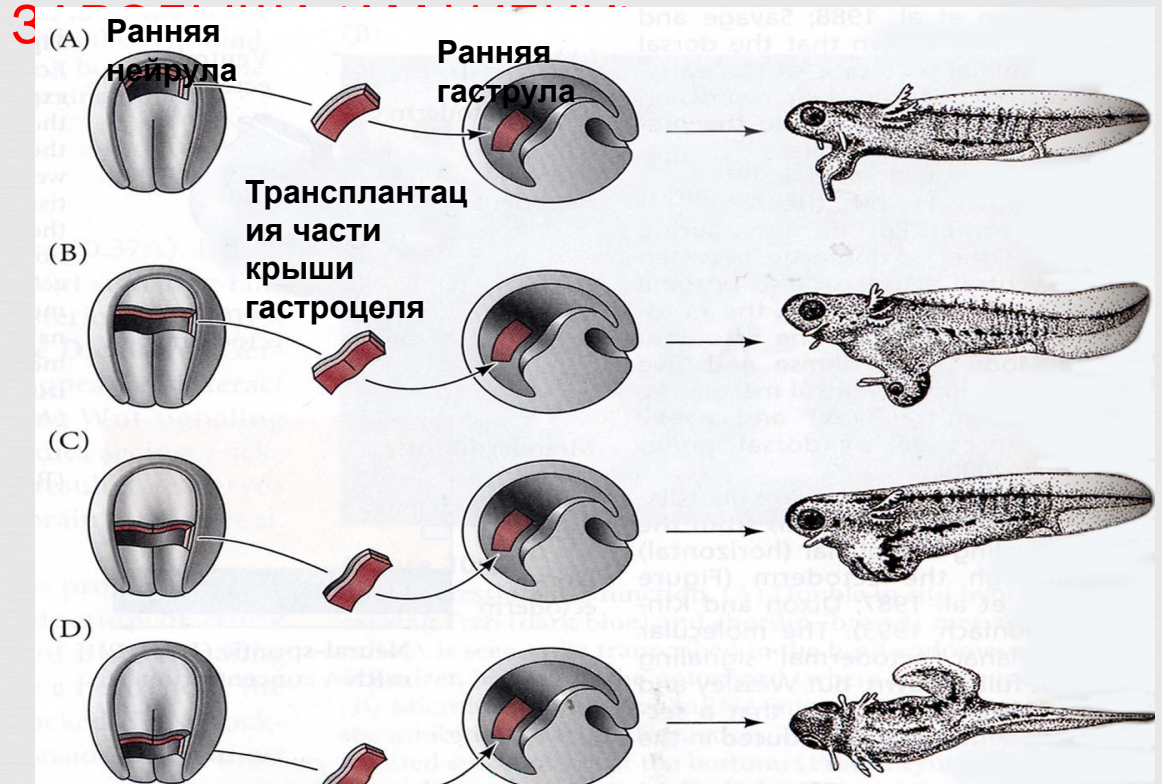
# ЭМБРИОНАЛЬНАЯ ИНДУКЦИЯ





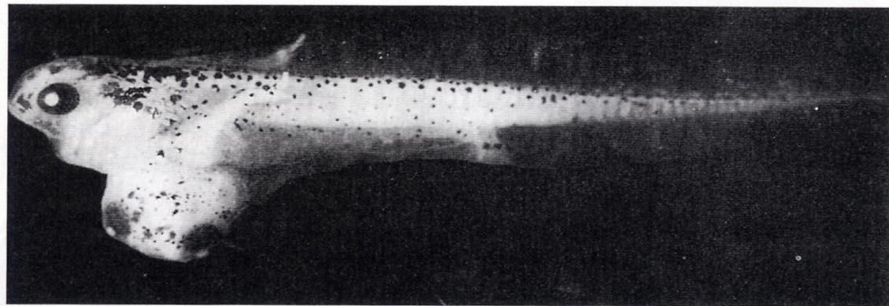
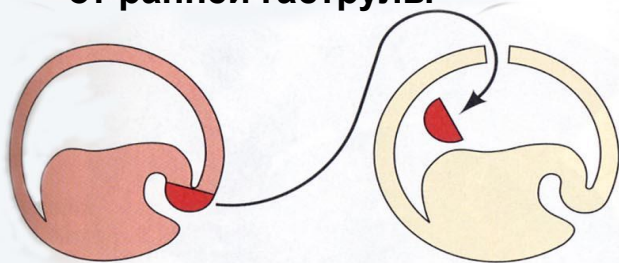


# РЕГИОНАЛЬНАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ ИНДУКЦИИ: ТРАНСПЛАНТАЦИЯ РАЗЛИЧНЫХ УЧАСТКОВ КРЫШИ ГАСТРОЦЕЛЯ В БЛАСТОЦЕЛЬ

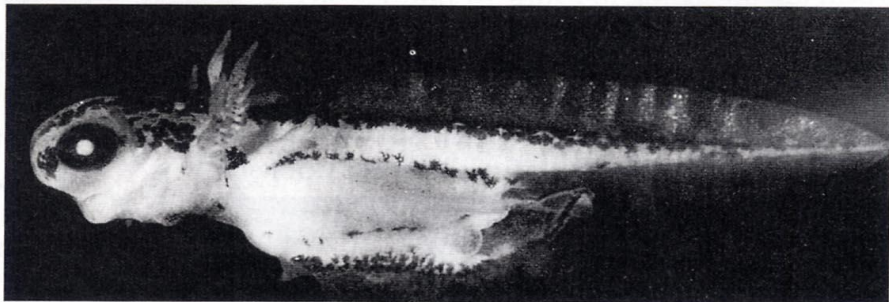
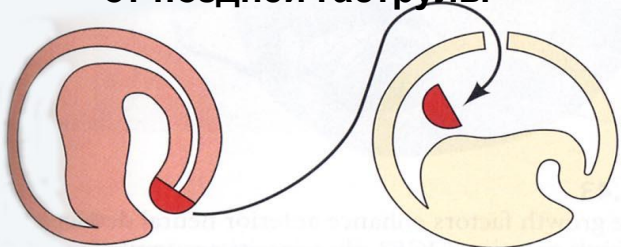


# ОПЫТЫ ШПЕМАНА

(A) Пересадка дорсальной губы  
от ранней гастролы

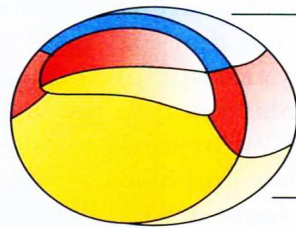


(B) Пересадка дорсальной губы  
от поздней гастролы



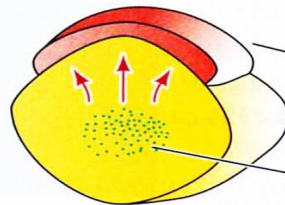
# НЬЮКУПОВСКАЯ ИНДУКЦИЯ

(A) Изолированные в культуре части бластулы дают начало разным типам тканей



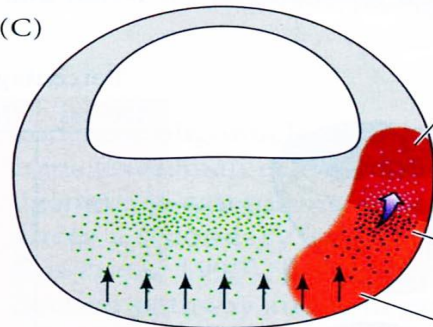
Клетки анимального полюса → **эктодерма**  
Клетки маргинальной зоны → **мезодерма**  
Клетки вегетативного полюса → **энтодерма**

(B)



Анимальная область (презупптивная эктодерма) превращается в **мезодерму** под влиянием факторов, выделяемых клетками вегетативного полюса

(C)



организатор

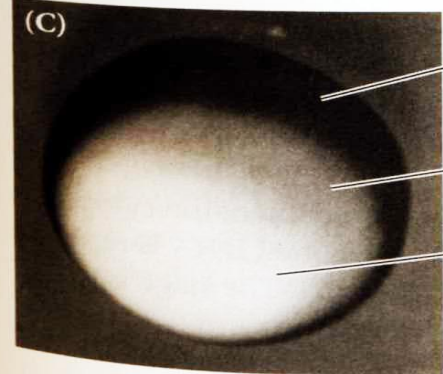
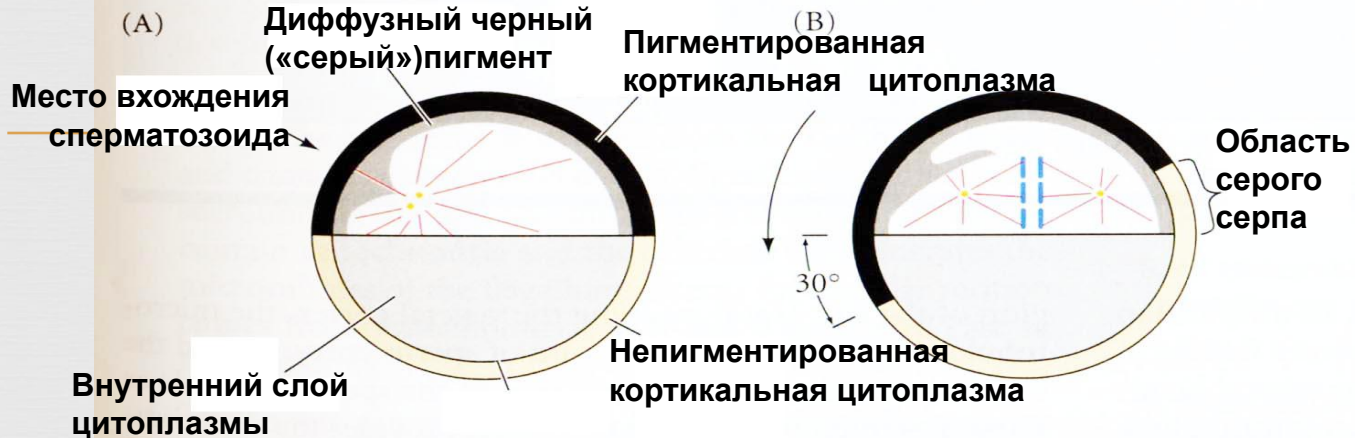
дорсальные мезодермализирующие сигналы

мезодермализирующие сигналы

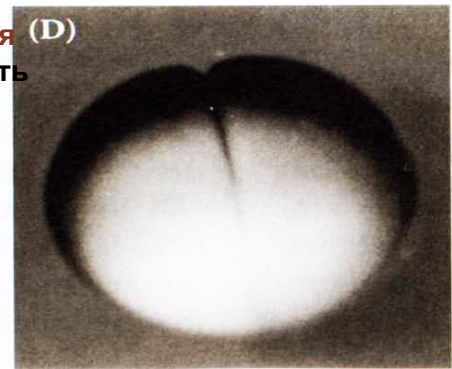
Ньюкуповский центр



# ПОВОРОТ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ: ОБРАЗОВАНИЕ СЕРОГО СЕРПА



Пигментированная анимальная область  
Серый серп  
Вегетативная область





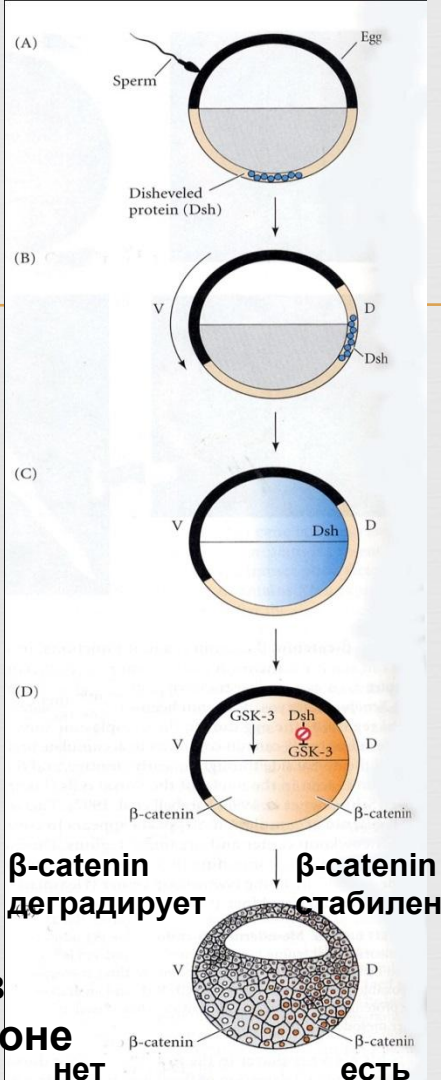
Оплодотворение

Поворот  
оплодотворения

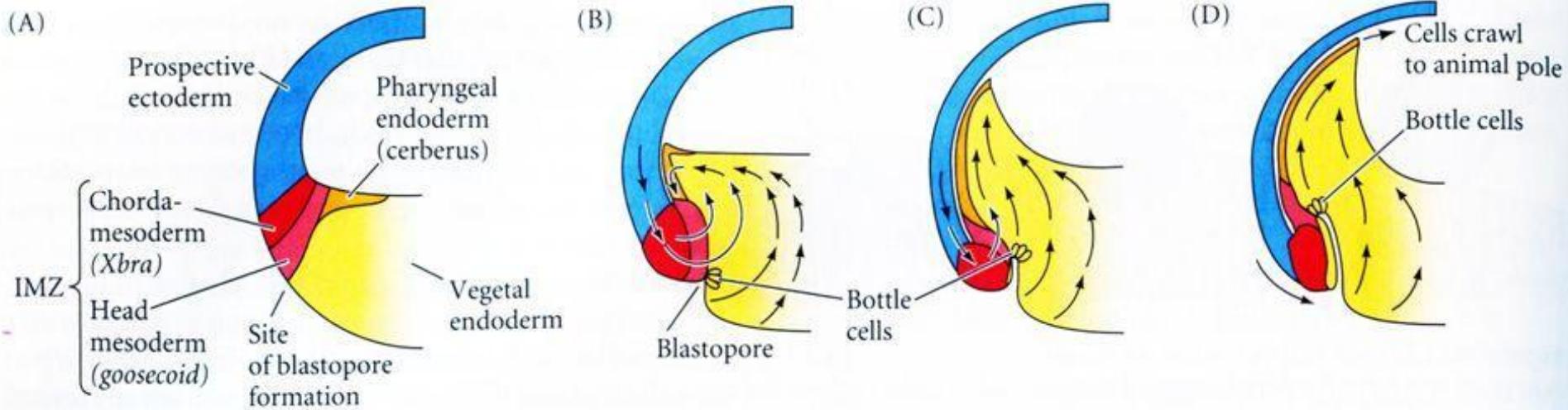
Dsh смещается на  
дорсальную сторону

На дорсальной стороне  
ингибируется GSK-3

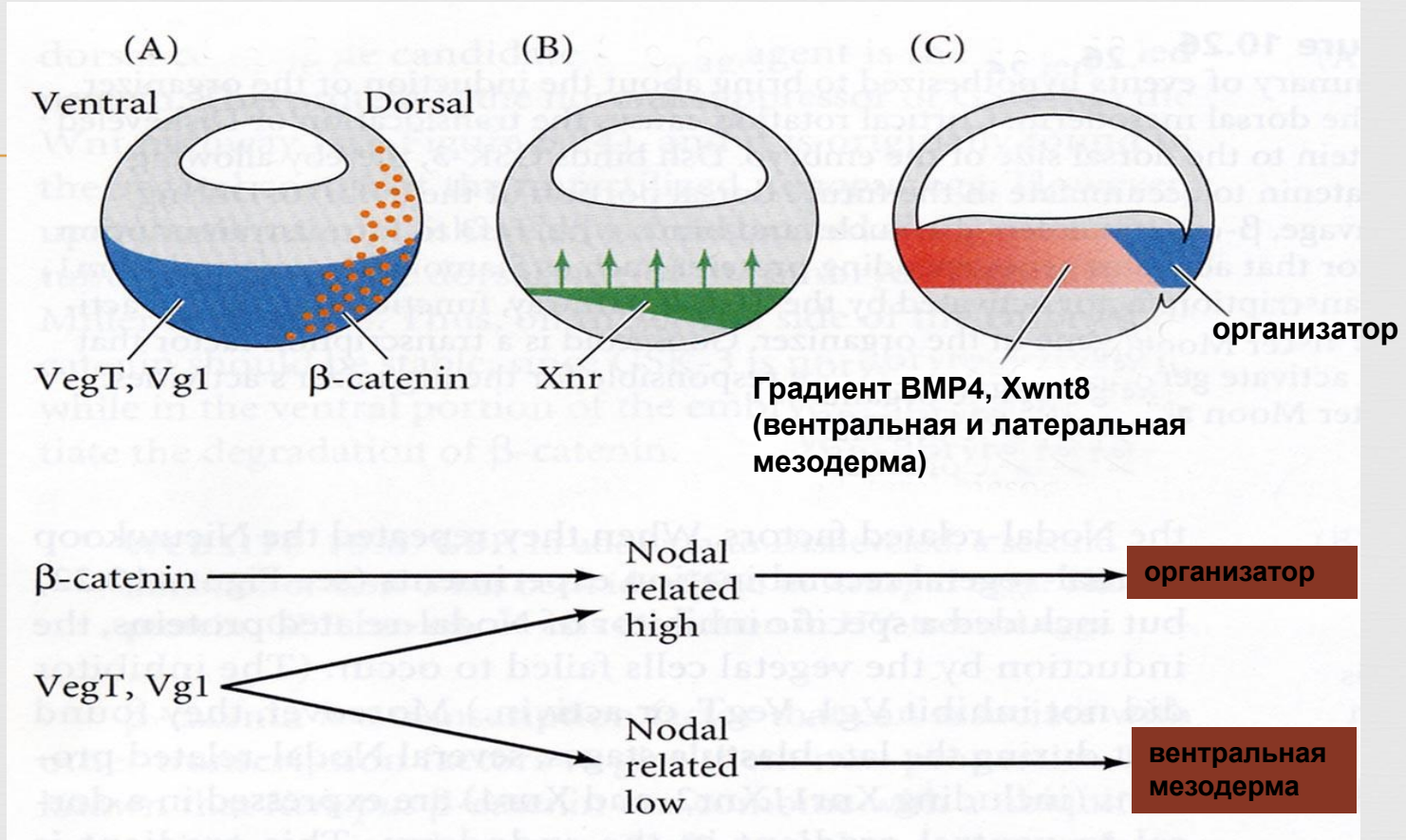
$\beta$ -катенин накапливается в  
ядрах на дорсальной стороне



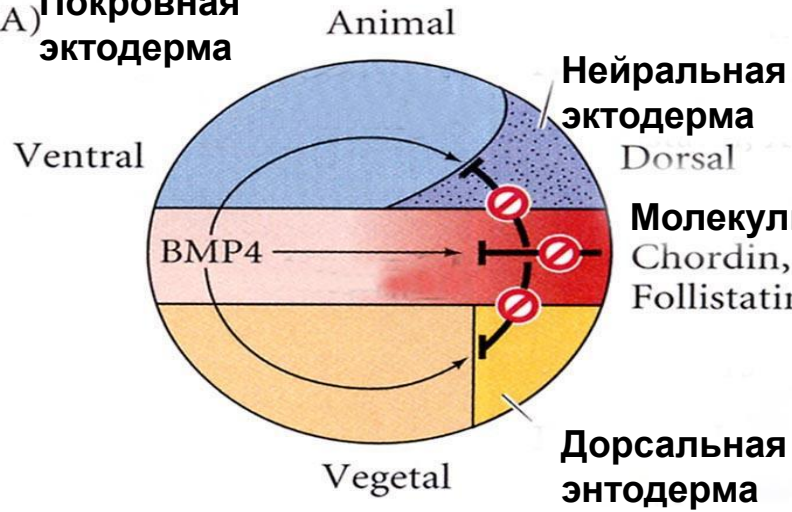
# Вегетативный поворот у *Xenopus laevis*



# ИНДУКЦИЯ. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ФАКТОРОВ



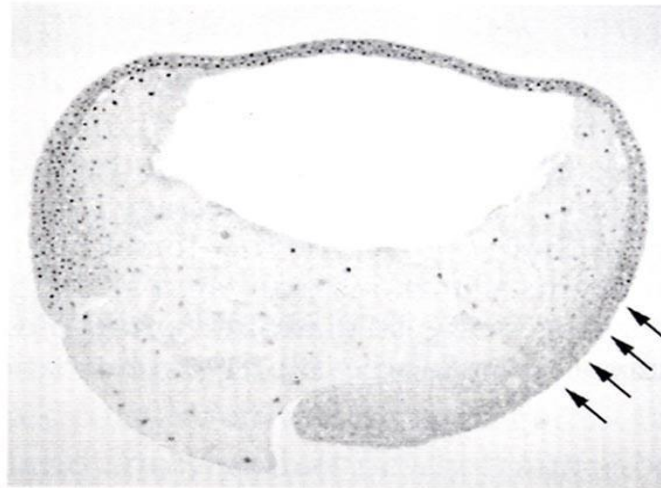
(A) Покровная эктодерма



Молекулы организатора:

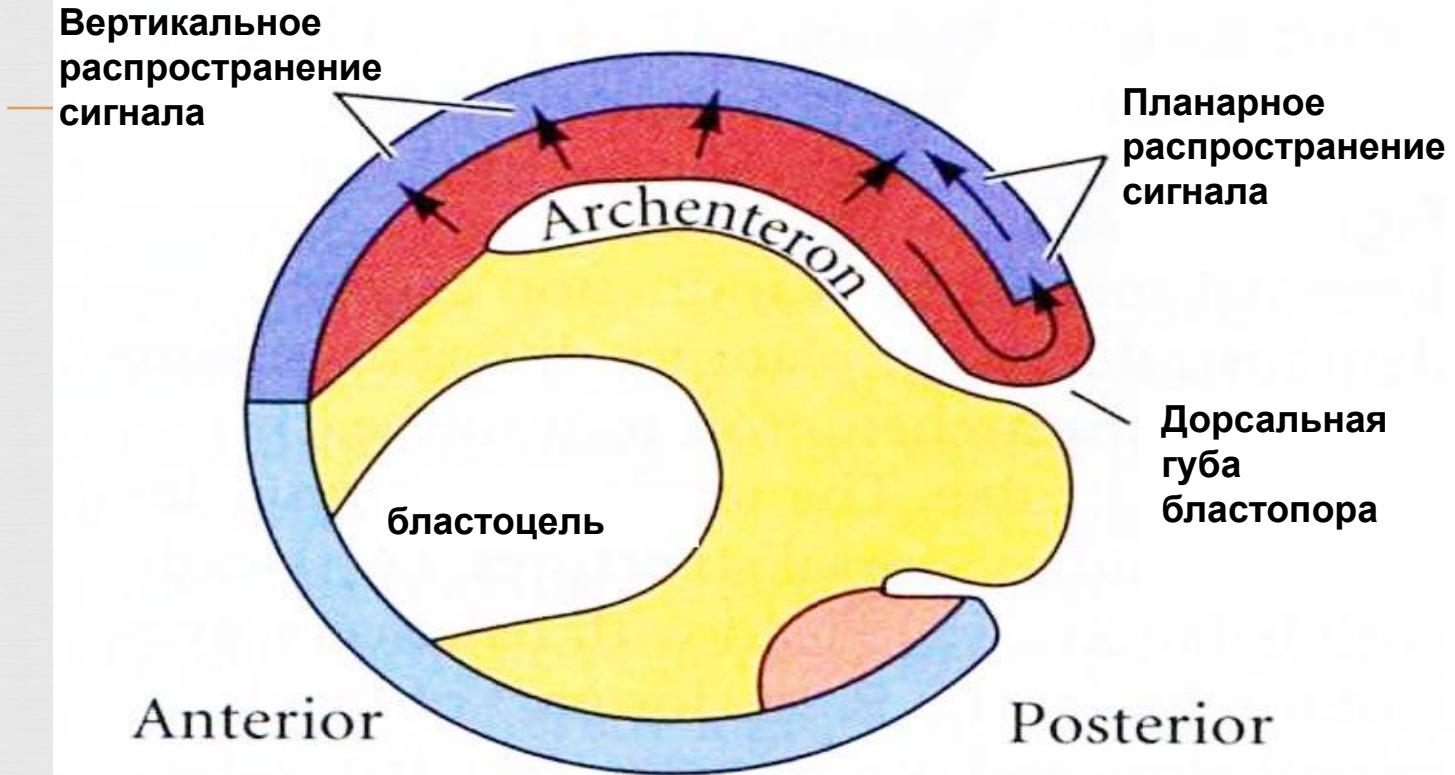
Chordin, Noggin,  
Follistatin, Xnr3

(B)

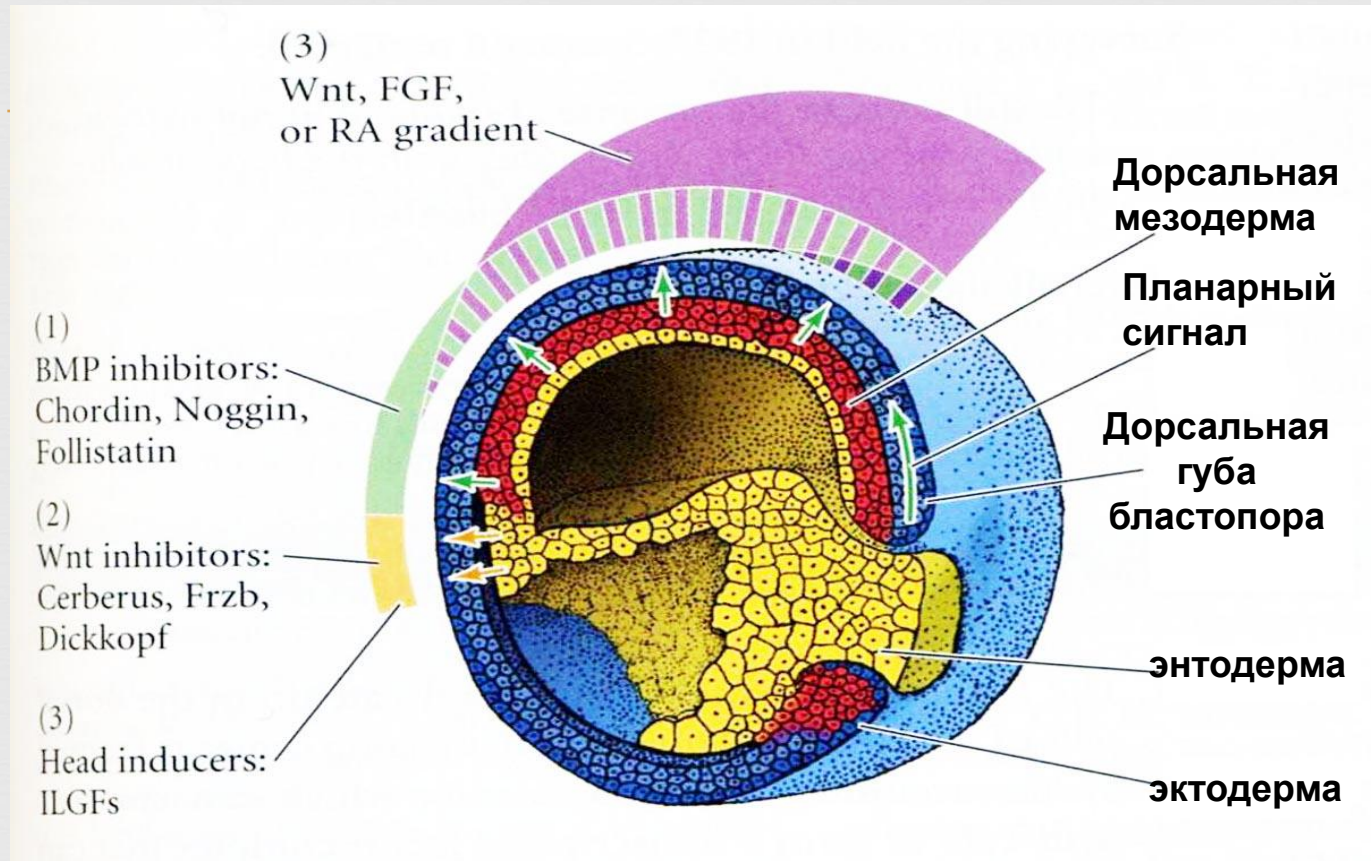




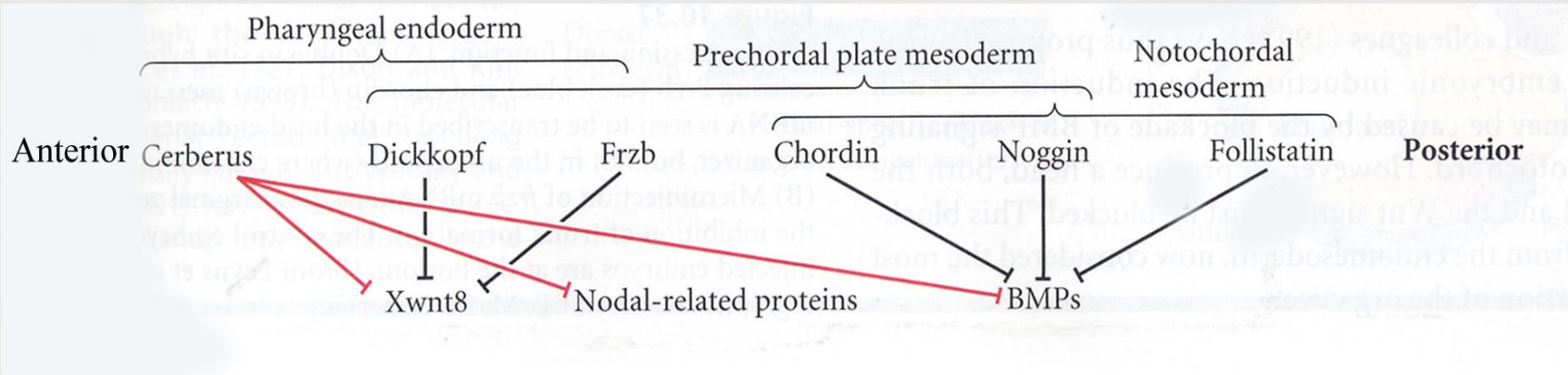
# РАСПРОСТРАНЕНИЕ СИГНАЛА ПРИ ЭМБРИОНАЛЬНОЙ ИНДУКЦИИ



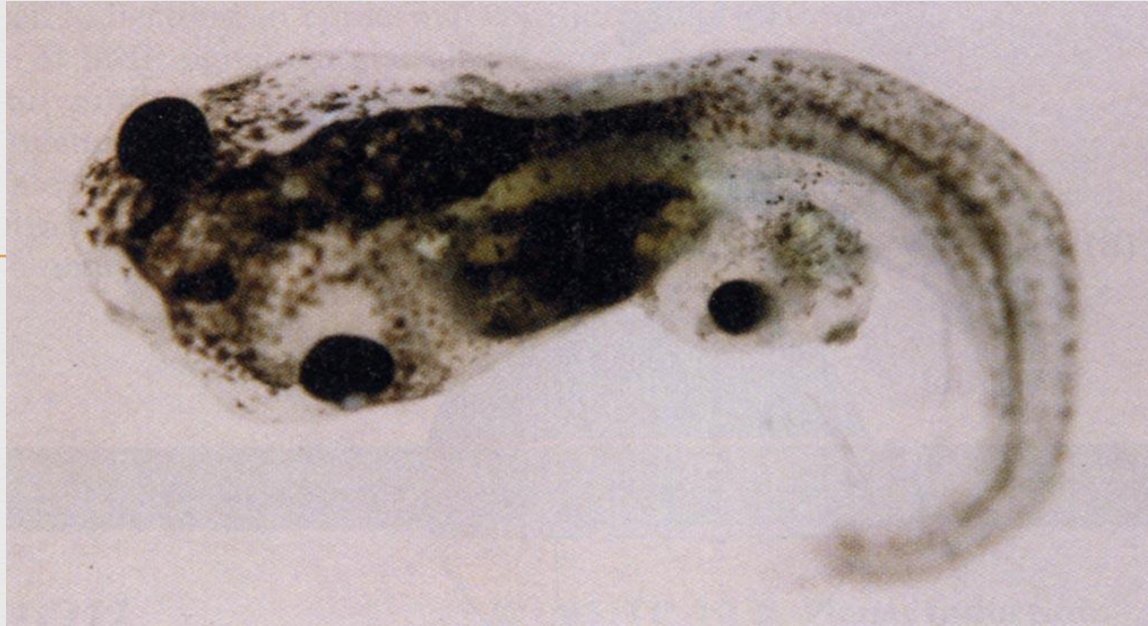
# МОДЕЛЬ ФУНКЦИИ ОРГАНИЗАТОРА И СПЕЦИФИКАЦИИ ОСИ В ГАСТРУЛЕ *Xenopus laevis*



# Отношение между факторами ИНДУКЦИИ





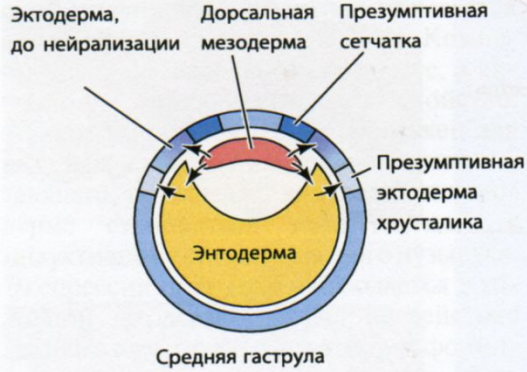


Инъекция мРНК гена *Cerberus* в один из вентральных бластомеров 32-клеточного зародыша *Xenopus laevis* приводит к образованию дополнительных головных структур (видны зачаток глаза и обонятельная плакода), печени и сердца (из Bouwmeester et al., 1996)



# Индукция

(Б)



## Глаза

Ген *Otx2* экспрессируется в презумптивной эктодерме хрусталика

Дорсальная мезодерма



Гены *Otx2*, *Pax6* экспрессируются в презумптивной эктодерме хрусталика



Гены *Otx2*, *Pax6*, *Sox3* экспрессируются в презумптивной эктодерме хрусталика



(А)



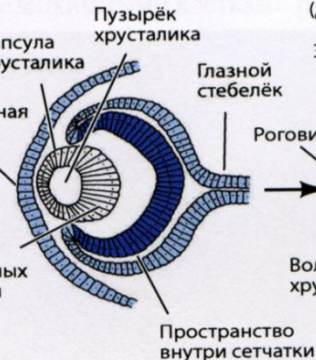
(Б)



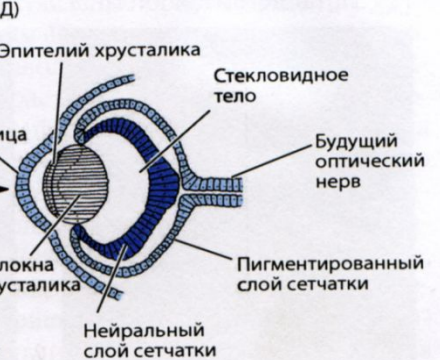
(В)



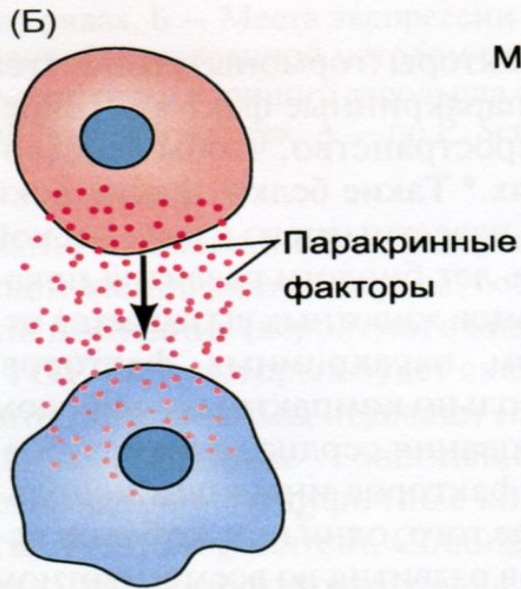
(Г)



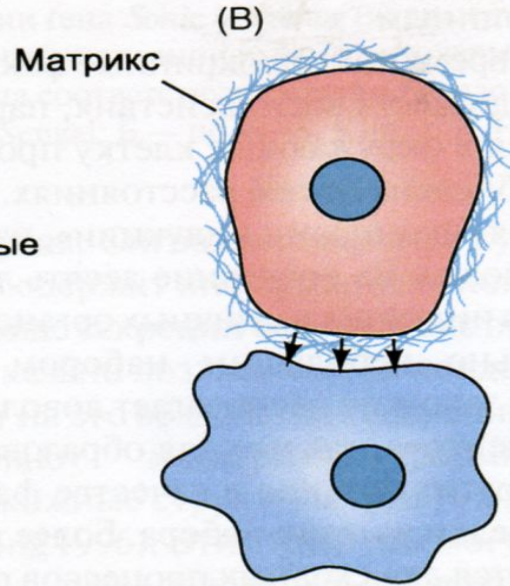
(Д)



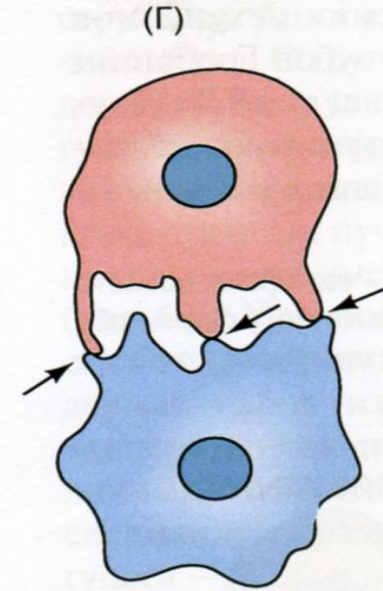
# ИНДУКЦИЯ. ТИПЫ МЕЖКЛЕТОЧНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ



Диффузия индукторов из одной клетки в другую



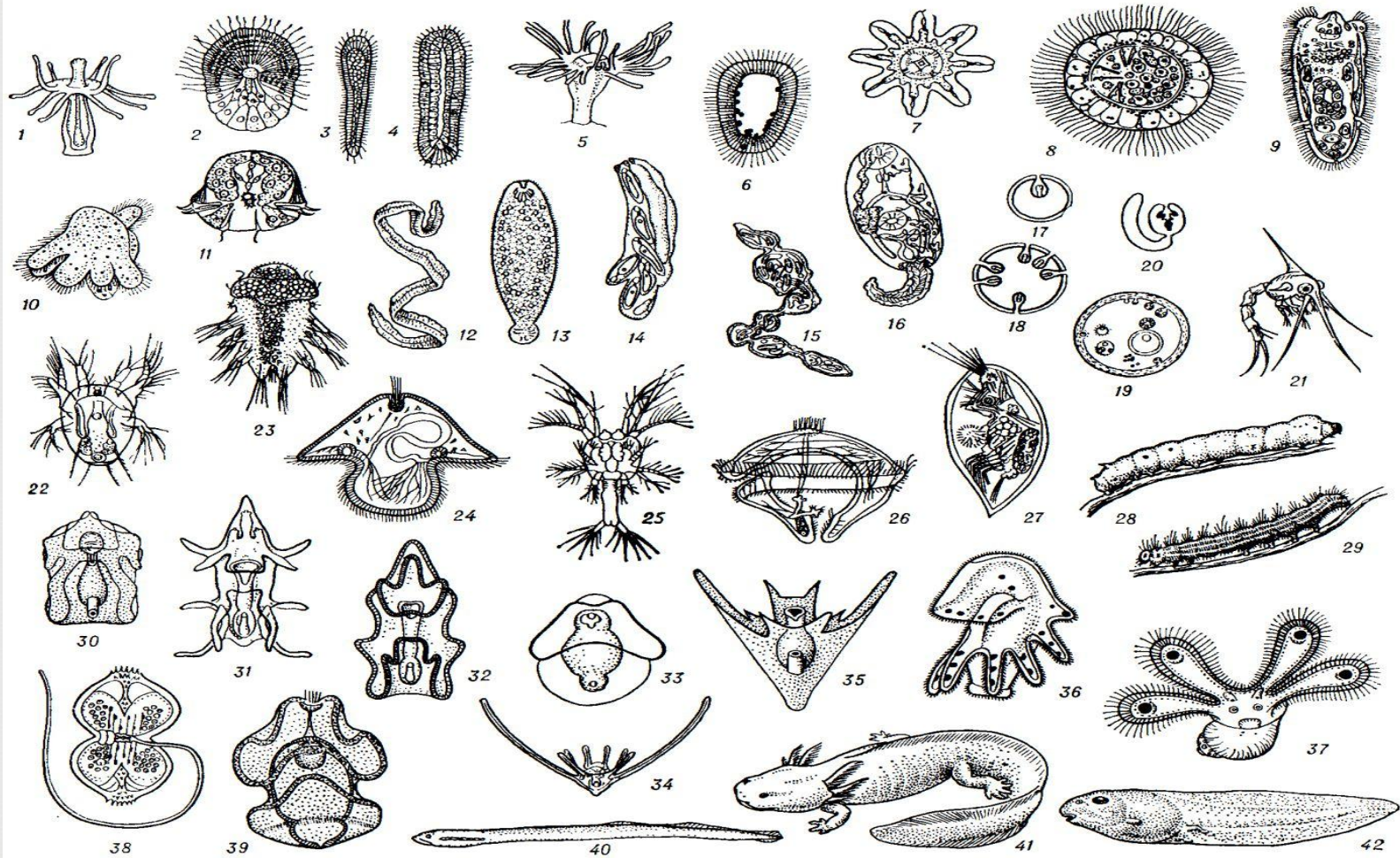
Внеклеточный матрикс одной клетки индуцирует изменения в другой клетки



Контакт (стрелки) между индуцирующей и отвечающей клетками




□ Личинка (larva), постэмбриональная стадия индивидуального развития мн. беспозвоночных и нек-рых позвоночных животных (рыб и земноводных), у к-рых запасы питат. веществ в яйце недостаточны для завершения морфогенеза. Л. ведёт самостоят. жизнь, активно питается, растёт и развивается, периодически претерпевая характерную для этой стадии (у членистоногих и нек-рых др. беспозвоночных) линьку, т. е. смену затвердевающей кутикулы, к-рая препятствует росту. Л. обычно имеет провизорные органы, не свойственные взрослой форме, и лишена мн. органов, присущих последней. У мн. животных стадия Л. обусловлена разл. образом жизни на ранних этапах развития и во взрослом состоянии; часто наличие стадии Л. связано со сменой условий обитания во время развития. У морских сидячих или малоподвижных животных плавающая Л. обеспечивает расселение вида (напр., паренхимула, амфибластула губок и планула кишечнополостных, трохофора многощетинковых червей). Превращение Л. во взрослое животное (метаморфоз) заключается в перестройке организации, тем более глубокой, чем сильнее Л. отличается от взрослого организма. Особенно резкие изменения происходят при метаморфозе Л. ряда беспозвоночных (немертин, иглокожих, насекомых). Напр., у высших насекомых на стадии куколки, следующей за стадией Л., почти все личиночные органы разрушаются, а органы взрослого животного формируются заново из особых зачатков — имагинальных дисков. Длительность активной личиночной стадии, напр., у мух и бабочек обычно в пределах 1 мес, у майских жуков 3—4 года, а Л. амбистомы (аксолотль) в обычных условиях вообще не развивается во взрослую форму и способна к размножению (см. [неотения](#)). Л. нек-рых групп совр. животных сохраняют черты строения предковых форм.





Личинки и другие стадии индивидуального развития животных: 1 – ползающая актинула гидроида (*Tubularia indirisa*); 2 – амфибластула губки (*Leucosolenia variabilis*); 3 – паренхимула гидромедузы (*Metrosoma annae*); 4 – планула гидроидных; 5 – сцифистома рода (*Aurelia*); 6 – целобластула известковой губки рода *Clathrina*; 7 – эфира сцифомедузы; 8 – корацидий рода (*Bothriosephalic*); 9 – мирацидий трематод; 10 – мюллеровская личинка турбеллярий; 11 – онкосфера ленточных червей; 12 – плероцеркоид ремнеца (*Ligula intestinalis*); 13 – процеркоид широкого лентеца; 14 – редия трематод; 15 – спороциста трематод с развивающимися в ней редиями; 16 – церкария трематод; 17 – цистицерк; 18 – ценур; 19 – эхинококк; 20 – цистицеркоид; 21 – зоеа краба рода *Rhithropanopeus*; 22 – науплиус рачка циклопа; 23 – нектохета многощетинкового червя рода (*Nereis*); 24 – пилидий гетеронемертин; 25 – протозоеа креветки рода (*Penaeus*); 26 – троходора многощетинкового червя рода (*Polygordius*); 27 – циприсовидная личинка морской уточки; 28 – гусеница тутового шелкопряда (*Bombix mori*); 29 – гусеница кольчатого коконопряда (*Malacosoma neustria*); 30 – аурикулярия голотурий; 31 – бипиннария морской звезды рода (*Asterias*); 32 – брахиолярия её же; 33 – диплеурула; 34 – офиоплутеус; 35 – эхиноплутеус; 36 – актинотроха форонид; 37 – велигер; 38 – глохидий; 39 – торнария (*Balanoglossus clavigerus*); 40 – пескоройка ручьевой миноги; 41 – аксолотль (личинка тигровой амбистомы); 42 – головастик остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на стадии появления задних конечностей.

# ВОПРОСЫ

- 
- 
1. Какая часть зародыша выступает в качестве индуктора при Ньюкуповской индукции?
  2. Какая часть зародыша выступает в качестве индуктора при Шпемановской (первичной эмбриональной) индукции?

# ССЫЛКИ



- <https://bigenc.ru/biology/text/1873031>
- <http://sdamzavas.net/4-46138.html>
- <http://bioword.ru/G/G061.htm>

