

Онтогенез

Лекция №10

Строение половых клеток

- Половые клетки имеют специальные приспособления:

сперматозоид имеет акросому (для проникновения через оболочки я/к) и мощный двигательный аппарат – хвостик;

яйцеклетка имеет желток (запас питательных веществ и строительных материалов) и оболочки (I, II, а у некоторых видов и III).

Строение половых клеток

- У половых клеток особое ядерно-цитоплазматическое отношение: у мужских - очень высокое (преобладает ядро над цитоплазмой), в женских - очень низкое (преобладает цитоплазма над ядром).
- Обмен веществ в зрелых половых клетках до оплодотворения находится на очень низком уровне (почти до анабиоза).
- Биологическое назначение: если из соматической клетки может образоваться лишь такая же дочерняя клетка, то из половых клеток формируется целый новый организм.

Для объяснения течения начальных этапов эмбриогенеза большое значение имеет знание особенностей строения яйцеклетки (я/к), поэтому

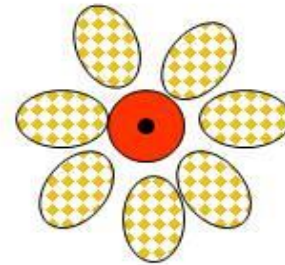
По количеству желтка различают следующие виды я/к:

- 1. *Алецитальные (безжелтковые) – у видов, развитие которых протекает с метаморфозами и эмбриональный период очень короткий или у некоторых паразитарных червей.*
 2. *Олиголецитальный (маложелтковый) – у видов развивающихся вне организма матери в относительно благоприятной водной среде, эмбриональный период относительно короткий (пример: ланцетник). А также у видов развивающихся внутриутробно и питающихся за счет матери (пр.: млекопитающие).*
 3. *Мезолецитальные (среднее количество желтка) – развитие вне организма матери в водной среде (пр.: лягушка).*
 4. *Полилецитальные (многожелтковые) – развитие идет вне организма матери, причем на суше (пр.: птицы, пресмыкающиеся).*

количество желтка в я/к зависит от условий где развивается зародыш, а также в какой то степени от длительности эмбрионального развития.

Типы яйцеклеток

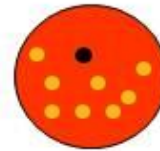
- **Алецитальная** – желтка нет – он в желточных клетках
- **Олиголецитальная** – желтка мало
- **Мезолецитальная** – желтка среднее количество
- **Полилецитальная** – очень много желтка



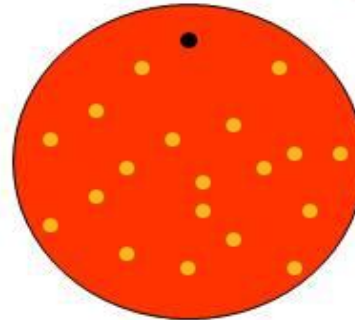
плоские черви



ланцетник, плацентарные млекопитающие



амфибии, некоторые рыбы



некоторые рыбы, рептилии, птицы, яйцекладущие млекопитающие

классификация по распределению желтка по цитоплазме:

1. Изолецитальная (равномерное распределение) – характерно для олиголецитальных я/к. Различают I изолецитальную (ланцетник) и II изолецитальную я/к (млекопитающие)
2. Телолецитальные я/к – желток распределяется по цитоплазме неравномерно, полярно – на одном полюсе (вегетативный) желток, а на другом полюсе (анимальный) ядро и органоиды. Характерно для мезо- и полилецитальных я/к; Среди телолецитальных различают 2 подгруппы
 - а) умеренно телолецитальные – полярность выражено умеренно, нерезко (пр.: мезолецитальная я/к лягушки)
 - б) резко телолецитальные – полярность ярко выражена (пр.: птицы).
3. Центролецитальные – желток в виде узкого пояса сосредоточен вокруг ядра. И так у ланцетника я/к олиголецитальная I изолецитальная, у лягушки – мезолецитальная умеренно телолецитальная, у птиц – полилецитальная резко телолецитальная, у млекопитающих – олиголецитальная II изолецитальная. Оболочки я/к: I оболочка – собственная оболочка (оолемма), II оболочка – продукт деятельности самой я/к и соседних вспомогательных клеток (например фолликулярных клеток); III оболочка имеется у видов развивающихся вне организма матери на суше, и является продуктом деятельности слизистой яйцевыводящих путей.

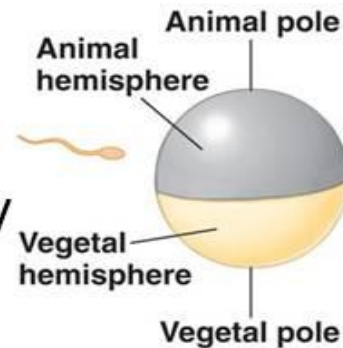
По расположению желтка яйцеклетки бывают

- **Изо- (гомо-) лецитальные** – желток распределен равномерно



ланцетник,
человек

- **Телолецитальные** – желток смещен к вегетативному полюсу

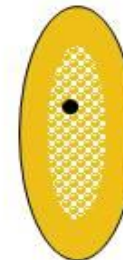


умеренно
телолецитальные
- лягушка

резко
телолецитальные
- птица

- **Центролецитальные** – желток в центре

насекомые



Оплодотворение

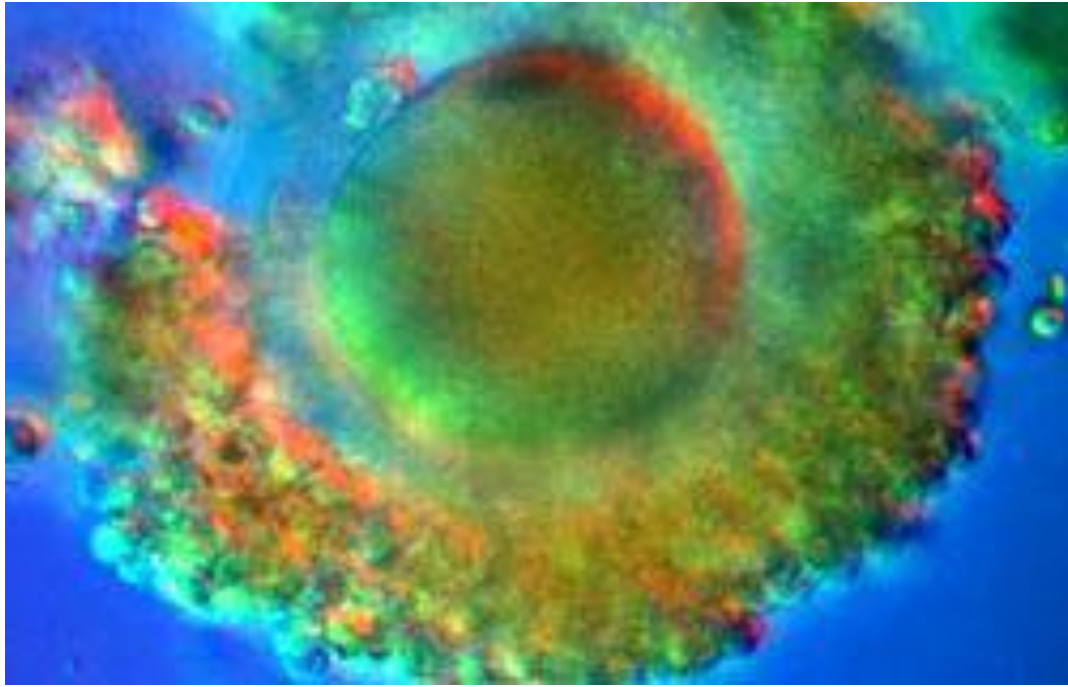
- - слияние мужской и женской половых клеток
- восстанавливается диплоидный набор хромосом
- возникает качественно новая клетка - *зигота*

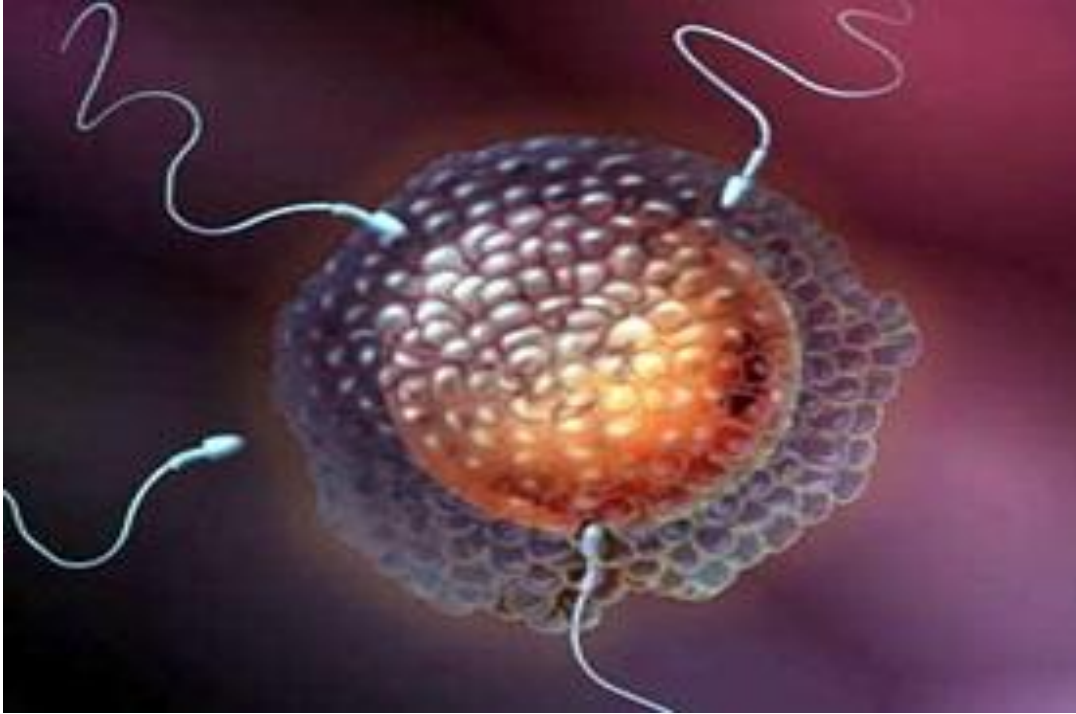
три фазы оплодотворения

- 1) дистантное взаимодействие и сближение гамет
- 2) контактное взаимодействие и активизация яйцеклетки
- 3) входение сперматозоида в яйцо и последующее слияние - сингамия.

Первая фаза

- - дистантное взаимодействие - обеспечивается хемотаксисом
- *Важную роль в этом играют гамоны - химические вещества, вырабатываемые половыми клетками*





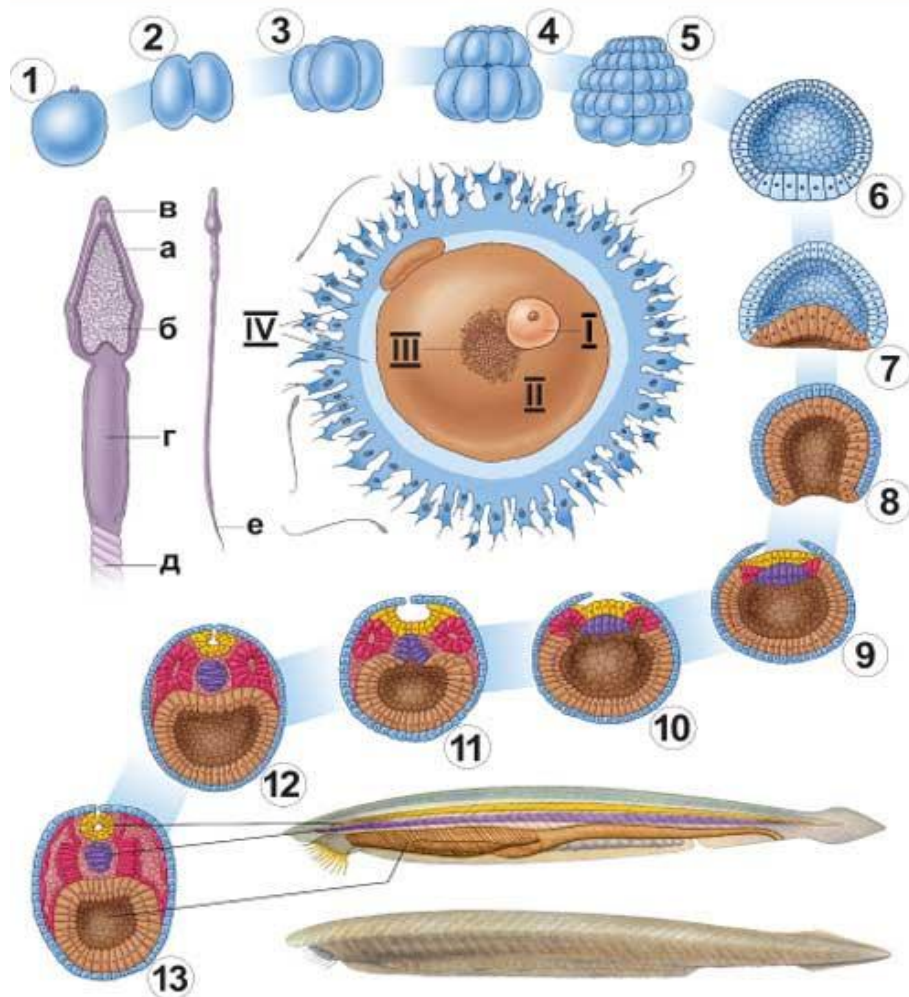
- *Сразу после эякуляции спермии неспособны к проникновению в яйцеклетки до тех пор, пока не произойдет капацитация - приобретение спермиями оплодотворяющей способности под действием секрета женских половых путей, которое длится 7 ч. В процессе капацитации с плазмолеммы спермия в области акросомы удаляются гликопротеины и протеины семенной плазмы, что способствует акросомальной реакции.*
- *В механизме капацитации большое значение принадлежит гормональным факторам, прежде всего прогестерону (гормон желтого тела), активизирующему секрецию железистых клеток яйцеводов. Во время капацитации происходят связывание холестерина цитолеммы спермия альбуминами женских половых путей и обнажение рецепторов половых клеток.*

Вторая фаза

- контактное взаимодействие
- сперматозоиды вращают яйцеклетку.
- *Многочисленные спермин приближаются к яйцеклетке и вступают в контакт с ее оболочкой. Яйцеклетка начинает совершать вращательные движения вокруг своей оси со скоростью 4 вращения в минуту. Эти движения обусловлены влиянием биения жгутиков сперматозоидов и продолжаются около 12 ч.*
- В процессе взаимодействия мужской и женской половых клеток в спермиях происходит акросомальная реакция
- ферменты акросомы выходят в окружающую среду

- Онтогенез делится на два периода:
- эмбриональный — от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек;
- постэмбриональный — от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭМБРИОГЕНЕЗА ХОРДОВЫХ ЖИВОТНЫХ



Эмбриогенез

1. Дробление

- Дробление — ряд митотических делений оплодотворенного или инициированного к развитию яйца.
- Дробление - образование однослойного зародыша, - бластулы
- масса зародыша и объем - как у зиготы
- мелкие клетки — бластомеры.
- меняются ядерно-плазменные отношения: ядро остается таким же, а объем цитоплазмы уменьшается.

- Вследствие фактического отсутствия G-периода, во время которого происходит рост клеток, образовавшихся в результате деления, клетки гораздо меньше материнской, поэтому и величина зародыша в целом в этот период независимо от числа составляющих его клеток не превышает величину исходной клетки - зиготы.

- *Процесс протекает до тех пор, пока эти показатели не достигнут значений, характерных для соматических клеток. Тип дробления зависит от количества желтка и его расположения в яйце. Если желтка мало и он равномерно распределен в цитоплазме (изолецитальные яйца: иглокожие, плоские черви, млекопитающие), то дробление протекает по типу **полного равномерного**: бластомеры одинаковы по размерам, дробится все яйцо. Если желток распределен неравномерно (телолецитальные яйца: амфибии), то дробление протекает по типу **полного неравномерного**: бластомеры — разной величины, те, которые содержат желток — крупнее, яйцо дробится целиком. При неполном дроблении желтка в яйцах настолько много, что борозды дробления не могут разделить его целиком. Дробление яйца, у которого дробится только сконцентрированная на анимальном полюсе «шапочка» цитоплазмы, где находится ядро зиготы, называется **неполным дискоидальным** (телолецитальные яйца: пресмыкающиеся, птицы). При **неполном поверхностном дроблении** в глубине желтка происходят первые синхронные ядерные деления, не сопровождающиеся образованием межклеточных границ. Ядра, окруженные небольшим количеством цитоплазмы, равномерно распределяются в желтке. Когда их становится достаточно много, они мигрируют в цитоплазму, где затем после образования межклеточных границ возникает бластодерма (центролецитальные яйца: насекомые).*

Полное (голобластическое) или неполное (меробластическое) дробление.

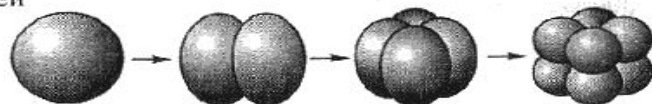
Полное дробление – когда в дроблении участвуют все участки зародыша; характерно для олигоизолецитальных (ланцетник, млекопитающие), а также мезо-умеренно телолецитальных я/к (лягушка).
Неполное дробление – когда дробление идет только на анимальном полюсе, вегетативный полюс перегружен желтком и в дроблении не участвует. Характерно для поли- и резко телолецитальных я/к (птицы).

.

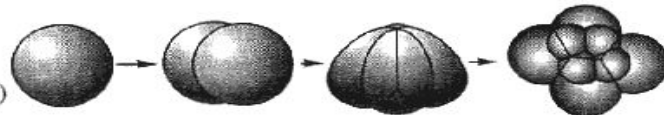
I. Голобластическое (полное) дробление

А. Изолецитальные яйцеклетки
(желтка мало, рассеян по всей
цитоплазме)

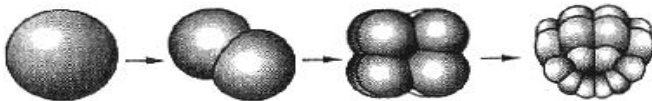
1. Радиальное
(иглокожие, ланцетник)



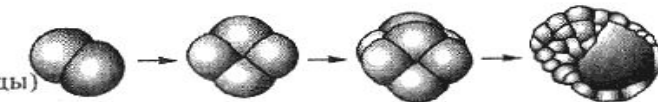
2. Спиральное
(кольчатые черви,
моллюски, плоские черви)



3. Билатеральное
(оболочники)

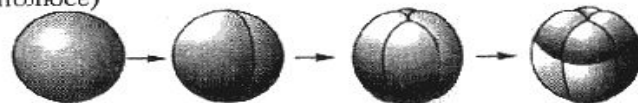


4. Вращательное —
чередующееся
(млекопитающие, нематоды)



Б. Мезолецитальные яйцеклетки
(умеренное количество желтка,
собранный на вегетативном полюсе)

Радиальное (амфибии)



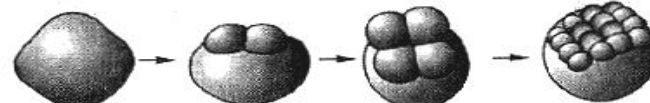
II. Меробластическое (неполное) дробление

А. Телolecитальные
(желтка много во всей яйцеклетке)

1. Билатеральное
(головногие моллюски)



2. Дискoidalное
(рыбы, рептилии, птицы)



Б. Центролецитальные яйцеклетки
(желток в центре яйцеклетки)

Поверхностное
(большинство насекомых)



Рис. 43. Основные типы дробления

Равномерное или неравномерное дробление

- Равномерное дробление – образовавшиеся бластомеры равные, одинаковые; хар-но для олиго- и I изолецитальных я/к (ланцетник).
- Неравномерное дробление – образовавшиеся бластомеры неравные, разные: одни крупные, другие мелкие; одни дифференцируются в тело зародыша, другие – для питания; хар-но для мезо- и полилецитальных (лягушка, птица), а также для олигоIизолецитальных я/к (млекопитающие).

Синхронное или асинхронное дробление

- Синхронное дробление – когда все бластомеры дробятся одинаковой скоростью и поэтому количество их увеличивается по правильной прогрессии, т.е. кратное увеличение; как-то: $1^{\circ} 2^{\circ} 4^{\circ} 8$ и т.д.
- Асинхронное дробление – кол-во бластомеров увеличивается по неправильной прогрессии; как-то: $1^{\circ} 2^{\circ} 3^{\circ} 5$ – и т.д.

Виды дробления

- У ланцетника дробление полное, равномерное, синхронное. В результате такого др-ия у ланцетника образуется целобластула – полый пузырек, заполненный жидкостью. Стенка целобластулы (бластодерма) образована одним слоем бластомеров и в ней различают крышу, дно и краевую зону.
У лягушки дробление полное, неравномерное, асинхронное; в результате образуется амфибластула, состоящая из анимального и вегетативного полюса и бластоцели с жидкостью. Бластомеры анимального полюса мелкие, дифференцируются в последующем в тело зародыша, а бл-меры вегетативного полюса крупные, перегружены желтком и обеспечивают питание зародыша.
У птиц дробление неполное (дискоидальное), неравномерное и асинхронное; в рез-те обра- зуется дискобластула. Желток в др-ии не участвует, остается как одно целое; дроб-ие идет только на анимальном полюсе. т.е. где ядро и органоиды я/к. Образовавшиеся бл-меры распластываются на желтке и наз-ся зародышевым щитком; между зародыш. щитком и желт- ком имеется узкая щель – бластоцель.
У млекопитающих дробление полное, неравномерное, асинхронное; в рез-те образуются бл-меры 2-х типов: в центре крупные темные бл-меры – это эмбриобласт, дифф-ся в тело; по периферии мелкие светлые бл-меры – это трофобласт, участвующий при формировании хориона и плаценты. Вначале образуется морула (полости еще нет), впоследствии трофобласт всасывает жидкость слизистой яйцевыводящих путей, поэтому морула превращается в полый пузырек – эпибластула (синоним – стерробластула): стенка пузырька из одного слоя бластомеров трофобласта; полость (бластоцель) пузырька заполнена жидкостью; на одном полюсе к трофобласту изнутри прикреплен эмбриобласт

Млекопитающие (человек)

- Дробление зиготы человека начинается к концу первых суток и характеризуется как полное неравномерное асинхронное. В течение первых суток оно происходит медленно. Первое дробление (деление) зиготы завершается через 30 ч, в результате образуется 2 бластомера, покрытых *оболочкой оплодотворения*. За стадией двух бластомеров следует стадия трех бластомеров.
- С первых же дроблений зиготы формируются два вида бластомеров - "темные" и "светлые". "Светлые", более мелкие, бластомеры дробятся быстрее и располагаются одним слоем вокруг крупных "темных", которые оказываются в середине зародыша. Из поверхностных "светлых" бластомеров в дальнейшем возникает *трофобласт*, связывающий зародыш с материнским организмом и обеспечивающий его питание. Внутренние, "темные", бластомеры формируют *эмбриобласт*, из которого образуются тело зародыша и некоторые внезародышевые органы (амнион, желточный мешок, аллантоис).
- Начиная с трех суток, дробление идет быстрее, и на 4-е сутки зародыш состоит из 7-12 бластомеров. Уже через 50-60 ч образуется плотное скопление клеток - *морула*, а на 3-4-е сутки начинается формирование *бластоцисты* - полового пузырька, заполненного жидкостью

Млекопитающие (человек)

- Бластоциста в течение 3 сут перемещается по яйцеводу к матке и через 4 сут попадает в матку. Бластоциста находится в полости матки в свободном виде в течение 2 дней (5-е и 6-е сутки), и эта стадия обозначается как *свободная бластоциста*. К этому времени бластоциста увеличивается благодаря росту числа бластомеров - клеток эмбриобласта и трофобласта - до 100 и более вследствие усиленного всасывания трофобластом секрета маточных желез, а также вследствие активной выработки жидкости самим трофобластом (см. рис. 37).
- Эмбриобласт располагается в виде узелка зародышевых клеток ("зародышевый узелок"), который прикрепляется изнутри к трофобласту на одном из полюсов бластоцисты и начинается имплантация.

Гастрюляция

- размножение, рост, направленное перемещение и дифференцировка клеток, в результате чего образуются зародышевые листки (эктодерма, мезодерма и энтодерма) — источники зачатков тканей и органов.
- При гастрюляции происходит перемещение клеточных масс с образованием из бластулы двухслойного или трёхслойного зародыша — гастрюлы.
- Тип бластулы определяет способ гастрюляции.

- Зародыш на этой стадии состоит из явно разделенных пластов клеток — зародышевых листков: наружного (эктодерма) и внутреннего (энтодерма).
- У многоклеточных животных, кроме кишечнополостных, параллельно с гастрულიцей или, как у ланцетника, вслед за ней возникает и третий зародышевый листок — мезодерма, который представляет собой совокупности клеток и их элементов

- У многих групп животных именно на стадии гаструляции появляются первые признаки дифференциации.
- дифференциация — возникновение структурных и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша.
- Из эктодермы образуется нервная система, органы чувств, эпителий кожи, эмаль зубов; из энтодермы — эпителий средней кишки, пищеварительные железы, эпителий жабр и легких; из мезодермы — мышечная ткань, соединительная ткань, кровеносная система, почки, половые железы и др.

- Инвагинация — происходит путем впячивания стенки бластулы в бластоцель; характерна для большинства групп животных.
- Деляминация (характерна для кишечнополостных) — клетки, находящиеся снаружи, преобразуются в эпителиальный пласт эктодермы, а из оставшихся клеток формируется энтодерма. Обычно деляминация сопровождается делениями клеток бластулы, плоскость которых проходит «по касательной» к поверхности.
- Иммиграция — миграция отдельных клеток стенки бластулы внутрь бластоцеля.
 - Униполярная — на одном участке стенки бластулы, обычно на вегетативном полюсе;
 - Мультиполярная — на нескольких участках стенки бластулы.
- Эпиболия — обрастание одних клеток быстро делящимися другими клетками или обрастание клетками внутренней массы желтка (при неполном дроблении).
- Инволюция — вворачивание внутрь зародыша увеличивающегося в размерах наружного пласта клеток, который распространяется по внутренней поверхности остающихся снаружи клеток.

Гастрюляция

У ланцетника гастрюляция происходит способом инвагинации (впячивание): дно бластулы постепенно впячивается под крышу и формируется эктодерма и энтодерма; при этом образуется гастроцель и гастропора. Мезодерма образуется путем выпячивания энтодермы.

У лягушки гастрюляция происходит способом эпиболии (обрастание): бластомеры анимального полюса делятся быстрее и начинают обрастать вегетативный полюс.

У птиц идет в 2 этапа:

I этап деламинация (расщепление), II этап – иммиграция (выселение).

На I этапе зародышевый щиток расщепляется на 2 листка: верхний – эпибласт, нижний – гипобласт.

II этап -иммиграция, состоит из 2-х фаз: I фаза – подготовка к иммиграции, в результате образуются на поверхности эпибласта прехордальная пластинка, I узелок и I полоска:

Оставшаяся часть эпибласта после выселения клеток прехордальной пластинки, I узелка и I полоски называется эктодермой. Гипобласт после присоединения к нему клеток прехордальной пластинки называется энтодермой. Клетки I узелка выселяясь образуют первый осевой орган – хорду, а I полоска выселяясь образует мезодерму.

дифференцировка зародышевых ЛИСТКОВ

- После гаструляции начинается следующий этап эмбрионального развития – дальнейшая дифференцировка зародышевых листков с образованием из них тканей, органов и систем органов (гистогенез, органогенез, системогенез).
Мезодерма подразделяется на 3 части:
- *дорсальная часть – сомиты, которые в свою очередь состоят из дерматомов, миотомов и склеротомов;*
- *вентральная часть мезодермы – спланхнотомы, состоящие из париетальных и висцеральных листков;*
- *часть мезодермы соединяющая сомиты со спланхнотомами в передней части туловища сегментируется и называется нефрогонотомами (синоним: сегментные ножки),*
- *а в задней части туловища не сегментируется и называется нефрогенной тканью.*
Пространство между 3-мя зародышевыми листками заполняется мезенхимой (образуется путем выселения из всех 3-х листков, но преимущественно из мезодермы).
Из эктодермы в дорсальной части путем впячивания образуется еще один осевой орган – нервная трубка, из которой потом образуется вся нервная система.

- Гастрюляция у млекопитающих протекает в принципе аналогично у птиц, хотя имеются некоторые особенности. На I стадии путем деляминации из эмбриобласта образуются также эпибласт и гипобласт. Дальше эпибласт и гипобласт начинают прогибаться в противоположных направлениях и образуют соответственно 2 пузырька: из эпибласта – амниотический, из гипобласта – желточный. Лишь только после этого начинается II этап гастрюляции – иммиграция, протекающая практически также как у птиц.

II этап гастрюляции – иммиграция начинается на части эпибласта, являющейся дном амниотического пузырька: I фаза – подготовка к выселению с образованием на поверхности дна амниотического пузырька прехордальной пластинки, I узелка, I полоски. А дальше идет II фаза иммиграции – собственно выселение клеток этих 3-х структур: клетки прехордальной пластинки включаются в состав гипобласта и образуется энтодерма; из I узелка образуется хорда, а из клеток I полоски после выселения образуется средний зародышевый листок – мезодерма.

дифференцировка зародышевых ЛИСТКОВ

- После гаструляции начинается дальнейшая дифференцировка зародышевых листков – гистогенез, органогенез, системогенез. Из зародышевых листков образуется:
 - I. ЭКТОДЕРМА:
 - 1) эпидермис кожи и его производные (сальные, потовые, молочные железы, ногти, волосы), нервная ткань, нейросенсорные и сензоэпителиальные клетки органов чувств, эпителий ротовой полости и его производные (слюнные железы, эмаль зуба, эпителий аденогипофиза), эпителий и железы анального отдела прямой кишки;
 - II. МЕЗОДЕРМА:
 - 1) дерматомы – собственно кожа (дерма кожи);
 - 2) миотомы – скелетная мускулатура;
 - 3) склеротомы – осевой скелет (кости, хрящи);
 - 4) нефрогонотомы (сегментные ножки) – эпителий мочеполовой системы;
 - 5) спланхнотомы – эпителий серозных покровов (плевра, брюшина, окологердечная сумка), гонады, миокард, корковая часть надпочечников;
 - 6) нефрогенная ткань – эпителий нефронов почек.

дифференцировка зародышевых ЛИСТКОВ

- III. ЭНТОДЕРМА:

- 1) часть энтодермы, образованная из прехордальной пластинки – эпителий и железы пищевода и дыхательной системы;

- 2) часть энтодермы, образованная из гипобласта – эпителий и железы всей пищеварительной трубки (включая печень и поджелудочную железу); участвует при образовании переходного эпителия мочевого пузыря (аллантаис).

- IV. МЕЗЕНХИМА:

- 1) все виды соединительной ткани (кровь и лимфа, рыхлая и плотная волокнистая соединительная ткань, соединительная ткань со специальными свойствами, костные и хрящевые ткани);

- 2) гладкая мышечная ткань;

- 3) эндокард.

ПЛАЦЕНТА

- При формировании плаценты участвуют со стороны плода трофобласт и внезародышевая мезенхима. А со стороны матери – функциональный слой слизистой матки. Трофобласт и внезародышевая мезенхима образуют хорион. Это происходит следующим образом: вначале трофобласт представляет собой полый пузырек из одного слоя клеток, в последующем клетки трофобласта начинают усиленно размножаться и поэтому трофобласт становится многослойным. Причем клетки наружных слоев сливаются друг с другом и образуют симпласт – этот слой называется симпластическим трофобластом; самый внутренний слой трофобласта сохраняет клеточное строение и называется клеточным трофобластом (цитотрофобласт). Параллельно с этим из эмбриобласта выселяются клетки – внезародышевая мезенхима и она покрывает внутреннюю поверхность цитотрофобласта. Эти 3 слоя вместе (симпластический и клеточный трофобласт, внезародышевая мезенхима) называются хорионом или сосудистой оболочкой.

ПЛАЦЕНТА

- В дальнейшем симпластический трофобласт по всему периметру хориона образует выросты – I ворсинки хориона; I ворсинки хориона начинают выделять протеолитические ферменты, которые разрушают эпителий матки и через образовавшуюся брешь зародыш внедряется в толщу слизистой матки, т.е. происходит имплантация; эпителий матки за зародышем восстанавливается и поэтому зародыш оказывается замурованным в толще слизистой матки.
Все 3 слоя хориона вместе образуют II ворсинки хориона, которые проникают через стенки кровеносных сосудов слизистой матки и плавают в крови матери, т.е. начинается плацентация. В дальнейшем во II ворсинки хориона вырастают сосуды плода и II ворсинки превращаются в III ворсинки. Кровь плода в сосудах плода в III ворсинках и кровь матери не смешиваются, между ними находится плацентарный барьер, который состоит из следующих слоев:
 1. Эндотелий капилляров плода в III ворсинках.
 2. Базальная мембрана капилляров плода.
 3. Внезародышевая мезенхима.
 4. Цитотрофобласт.
 5. Симпластический трофобласт.

ПЛАЦЕНТА

- **Типы плацент у млекопитающих:**
 1. Эпителиохориальная – ворсинки хориона проникают в просвет маточных желез, эпителий не разрушается (пример: у свиньи).
 2. Десмохориальная – ворсинки хориона проникают через эпителий матки и контактируют с рыхлой соединительной тканью эндометрия (пример: у жвачных).
 3. Эндотелиохориальная – ворсинки хориона проникают через эпителий матки и прорастают в стенку сосудов матери до эндотелия, но в просвет сосуда не проникают (пример: у хищников).
 4. Гемахориальная – ворсинки хориона проходят через эпителий матки, прорастают через стенки сосудов матери и плавают в крови матери, т.е. ворсинки контактируют непосредственно с кровью матери (пр.: человек).

ПЛАЦЕНТА

- **ПРОВИЗОРНЫЕ ОРГАНЫ** – это временные органы, функционируют только в эмбриональном периоде. К ним относятся: хорион, амнион, желточный мешок, аллантаис и серозная оболочка.
 1. Хорион – орган клеточного строения, а первая – продукт выделения окружающих яйцо в яичнике фолликулярных клеток. Оболочка эта может быть студенистой или, наоборот, очень твердой, ибо пропитывается веществом, близким к хитину, – хорионином. Иногда хорион пронизан многочисленными порами, иногда – имеет одно отверстие, служащее для вхождения живчика, или микропиле (*micropyle*). Через это же отверстие возможен и газовый обмен, если хорион не является пористым. Оболочка яйца млекопитающих (к человека), получившая за свою исчерченность канальцами название *corona (s. zona) radiata* – вероятно, представляет собой хорион..
 2. Амнион – образуется из внезародышевой эктодермы и мезенхимы (у птиц еще и париетальный листок спланхнотомов). Функция – создает благоприятную защитную водную среду вокруг зародыша.
 3. Желточный мешок – образуется из внезародышевой энтодермы и мезенхимы (у птиц еще и висцеральный листок спланхнотомов). Функции: обеспечивает питание зародыша; там образуются первые кровеносные сосуды, первые клетки крови и половые клетки – гонобласты.

- 4. Аллантоис («мочевой мешок») – это слепое выпячивание энтодермы в заднем отделе первичной кишки; в нем накапливаются шлаки обмена плода, т.е. выделительная функция; у млекопитающих является проводником пупочных сосудов плода и участвует при формировании эпителия мочевого пузыря.
- 5. Серозная оболочка – имеется только у птиц, образуется из внезародышевой эктодермы и париетального листка спланхнотомов; основная функция – обеспечение дыхания зародыша, кроме того выполняет защитную функцию. У млекопитающих, и в том числе у человека, хорошо выражены и активно функционируют хорион и амнион, а желточный мешок и аллантоис плохо выражены (рудиментарны); серозная оболочка у млекопитающих отсутствует.