

Министерство просвещения Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
«Ульяновский государственный педагогический университет  
имени И.Н. Ульянова»  
(ФГБОУ ВО «УлГПУ им. И.Н. Ульянова»)

Факультет естественно-географический  
Кафедра биологии и химии

УТВЕРЖДАЮ  
Проректор по учебно-методической  
работе С.Н. Титов

## **БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ**

Программа учебной дисциплины физиологического модуля  
основной профессиональной образовательной программы высшего образования  
– программы бакалавриата по направлению подготовки  
06.03.01. Биология

направленность (профиль) образовательной программы  
Биоэкология

(очная форма обучения)

Составитель: Антонова Е.И., профессор  
кафедры биологии и химии

Рассмотрено и одобрено на заседании ученого совета естественно –  
географического факультета, протокол от 15 мая 2024 г. №4

Ульяновск, 2024

## Место дисциплины в структуре образовательной программы

Дисциплина «Биология размножения и развития» относится к обязательной части Блока 1. Дисциплины (модули) Физиологического модуля учебного плана основной профессиональной образовательной программы высшего образования – программы бакалавриата по направлению подготовки 06.03.01 Биология, направленность (профиль) образовательной программы «Биоэкология», очной формы обучения

Дисциплина опирается на результаты обучения, сформированные в рамках курса «Биоэтика», «Зоология», «Биология человека», «Цитология», «Гистология».

Результаты изучения дисциплины являются основой для изучения дисциплин и прохождения практик: Учебная практика (научно-исследовательская работа (получение первичных навыков научно- исследовательской работы), «Теория эволюции», «Молекулярная биология», «Генетика».

### 1. Перечень планируемых результатов обучения (образовательных результатов) по дисциплине

**Целью** освоения дисциплины «Биология развития и размножения» является изучить: общие и частные закономерности биологии индивидуального развития животных и человека в сравнительном и филогенетическом аспекте.

**Задачей** освоения дисциплины является сформировать целостное представление о закономерностях онтогенеза в эволюционном ряду животных и человека, развить навыки работы с гистологическими препаратами, способствуя практическому изучению объектов с определением составляющих компонентов тканевых систем и эмбриональных зачатков с позиции эволюционной динамики, заложить основы научного структурно-функционального подхода в анализе жизнедеятельности организма, выявить связь с другими дисциплинами, формировать творческий мышление, исследовательский подход к профессиональной деятельности, развивать способность к самообразованию и постоянному самоусовершенствованию а также способствовать трансформации первичных профессиональных знаний и умений в навыки.

Компетенция и индикаторы ее достижения в дисциплине	Образовательные результаты дисциплины (этапы формирования дисциплины)		
	Теоретический (знать)	Модельный (уметь)	Практический (владеть)
<b>ОПК-2.</b> Способен применять принципы структурно-функциональной организации, использовать физиологические, цитологические, биохимические, биофизические методы анализа для оценки и коррекции состояния живых объектов и мониторинга среды их обитания			
<b>ОПК-2.1.</b> Понимает принципы структурно-функциональной организации живых организмов	<b>ОР-1</b> знает структурно-функциональную организацию тканевых структур в онто- и филогенезе;		
<b>ОПК-2.2.</b> Умеет интерпретировать результаты различных методов анализа для оценки и коррекции состояния живых объектов		<b>ОР-2</b> умеет анализировать современные научные достижения в области образования и профиля подготовки, выделять и систематизировать основные идеи в научных текстах, рефератах;	

<b>ОПК-2.3.</b> Демонстрирует умение грамотно и эффективно применять различные лабораторные биологические методы для мониторинга и контроля за состоянием живых объектов		<b>ОР-3</b> умеет выявлять закономерности жизнедеятельности на тканевом, клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях организации биологических систем;	<b>ОР-4</b> владеет навыками сбора, обработки, анализа и систематизации информации, а также навыками выбора методов и средств решения задач;
<b>ОПК-2.4.</b> Оценивает влияние воздействия человека на живые объекты и на среду их обитания			<b>ОР-5</b> потенциальные угрозы для природы и человека цитологических опытов и экспериментов.

**2. Объем дисциплины в зачетных единицах с указанием количества академических часов, выделенных на контактную работу обучающихся с преподавателем (по видам учебных занятий) и на самостоятельную работу обучающихся**

Номер семестра	Учебные занятия						Форма промежуточной аттестации
	Всего		Лекции, час	Практические занятия, час	Лабораторные занятия, час	Самостоят. работа, час	
	Трудоемк.						
	Зач. ед.	Часы					
5	3	108	18	-	30	33	Экзамен (27)

**3. Содержание дисциплины, структурированное по темам (разделам) с указанием отведенного на них количества академических часов и видов учебных занятий**

**3.1. Указание тем (разделов) и отведенного на них количества академических часов и видов учебных занятий**

Наименование раздела и тем	Количество часов по формам организации обучения			
	Лекции	Лабораторные занятия	Самостоятельная работа	Экзамен
<b>Модуль 1.</b> Общая биология размножения и развития Эмбриология - предмет, задачи, цель. Исторические этапы. Методы исследования. Мейоз. Гаметогенез. Оплодотворение: возникновение нового организма.	14	24	25	

Дробление: создание многоклеточности. Гастрюляция. Осевые комплексы зачатков. Гистогенез. Генетическая программа развития. Морфогенетические процессы.				
<b>Модуль 2.</b> Частная биология размножения и развития Ранние этапы развития ланцетника, амфибий, рыб, птиц и высших млекопитающих. Ранние этапы развития высших млекопитающих (человека).	4	6	8	
<b>Итого:</b>	<b>18</b>	<b>30</b>	<b>33</b>	<b>27</b>

### 3.2. Краткое описание содержания тем (разделов) дисциплины

#### Краткое содержание курса

##### Модуль I

#### ИСТОРИЯ, БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Предмет и история становления биологии размножения и развития (эмбриология). Определение биологии развития. Связь эмбриологии с другими биологическими дисциплинами. Понятие о формообразовании (морфогенез), клеточной дифференцировки (дифференциация, цитодифференцировка), рост.

Античная эмбриология (VI в. до н.э.) – Китай, Индия, Египет, Греция (Фалес, Гераклит, Эмпедокл, Анаксагор, Гиппократ, Аристотель).

От описательной эмбриологии к биологии развития (XVII-XVIII вв). Преформизм (овисты, партеногенез, анималькулисты, теория вложений) и эпигенез – Боннэ, Сент-Илер, В. Гарвей, К.Ф. Вольф, Блюменбах, Л.В. Белоусов.

Причины развития (принципы). Финалистический принцип (Аристотель, Бэкон). Типологический принцип (К.Ф. Бэр, закон эмбриональной дивергенции, закон зародышевого сходства). Исторический принцип (сравнительно-эволюционная эмбриология) – рекапитуляция филогенеза, биогенетический закон, палин- и ценогенетические признаки, гетерохрония, ретардация, акселерация, гетеротопия, теория зародышевых листков, карты презумптивных зачатков (Ч. Дарвин, Мюллер, Геккель, Ковалевский, Мечников, Давыдов, Северцов, Иванов, Фогт).

Каузально-аналитический принцип – кариокинез и его описание (Шнейдер, Бюкли, Флемминг, ванн-Бенедета, Гертвиг, Вильсон). Мозаичная теория дифференцировки (Вейсман, В. Ру). Принцип органообразующих областей зародыша (В. Гис). Теория зародышевой плазмы (А. Вейсман). Формирование экспериментальной эмбриологии (В. Ру) – механика развития, трансплантация (гомо- и гетеро), эксплантация *in vitro*, экстирпация, диссоциация зародыша, агрегация. Опыты Дриша – эмбриональная регуляция, эквипотенциальность, проспективная потенция, витализм. Открытие эмбриональной индукции (Г. Шпеман). Дифференциальная активность генов (Т. Морган), Вейсман, Бовери, Гольдшмидт).

Принцип ведущей роли ядерно-цитоплазматических соотношений в регионализации зародыша. Ведущая роль ядра в развитии – опыты Г. Хеммеринга, Б.Л. Астаурова о ведущей роли ядра в формообразовательных процессах. Работы Л. Гильена по применению метода трансплантации ядер в яйцеклетки разработанного Г.В. Лопашовым. Факторы, которые влияют на функционирование ядра в процессе развития. Полярность цитоплазм и индукция различного функционального состояния ядра (Б. Эффруссси, 1960; Дж. Гердон). «Чудесные» свойства полярной цитоплазмы – автономность, специфичность (индукция развития только половых клеток), видоспецифичность. Морфогенетическая активность ядер и ее периодичность (А.А. Нейфах). Характеристика программы индивидуального развития.

Признание роли взаимодействия генов в процессе онтогенеза – экспрессивность, пенетрантность, специфичность действия генов (Фохт, Тимофеев-Ресовский, Рокитский), время активации, направленность действия генов. Роль нуклеиновых кислот в развитии – молекулярная догма биологии, изоферменты (Браше, Кедровский, Маркерт, Л.И. Корочкин,

Серов, Алтухов). Пути и реализации наследственной информации, открытие регуляторных систем, на транскрипционном, посттрансляционном, тканевом и организменном уровне.

Проблема клонирования животных. Пути решения, сложности. Первые эксперименты по клонированию (К. Иллменси). Работы Дж. Мак-Грата и Д. Солтера (1984), Л.М. Чайлахяна (1987), С. Уилладсен (1989), Я. Вильмут – клонирование овечки Долли (1997). Р. Янагимачи (1998) клонирование мышей. Сложности практического применения клонирования в создании точных копий организмов-доноров.

Методы исследования.

### КЛЕТочный ЦИКЛ. МЕЙОЗ. ГАМЕТОГЕНЕЗ.

Общая характеристика и периодизация онтогенеза (индивидуального развития). Биологический смысл полового размножения. Гаметогенез – определение, общая характеристика. Периодизация гаметогенеза. Способы спецификации клеток половой линии – эпигенетический и преформационный.

Мейоз – биологическое значение, определение, этапы.

Этап размножения гаметогенеза. ППК (первичные половые клетки) - клетки родоначальницы (примордиальные, гоноциты), их происхождение на примере различных животных, миграция, митотическое размножение и гибель. Преобразование соматических клеток в ППК по пути диминуции хроматина (Бовери). Р-гранулы нематод, и другие маркеры половых клеток (полярная плазма, эктосомы, перинуклеарные тельца). Ранние и позднее обособление половых клеток. Гонии как стволовые половые клетки (стереотипные, популяционные). Неполный цитокинез и синцитиальная структура сперматогоний.

Характеристика этапа роста/коммитации гаметогенеза. Соотношение этапов большого и малого роста со стадиями профазы мейоза I (лепто-, зего-, пахи-, диплома и диакинез). Дифференциальная активность генов рРНК (хромосомы типа ламповых щеток) и этапы большого роста. Вителлогенез. Морфофункциональная характеристика ооцитов и сперматоцитов I порядка.

Характеристика этапа созревания гаметогенеза. Завершение мейоза I и характеристика ооцитов и сперматоцитов II. Особенность интерфазы между двумя мейотическими делениями. Мейоз II и оотида, редукционные тельца, сперматиды. Поляризация яйцеклеток.

Влияние положения ооцита в материнском организме на полярность ооцита (анимально/вегетативная, дорсо/вентральная), различие в кровоснабжении полюсов ооцита (артериальное/венозное), положение полюсов относительно трофических клеток.

Характеристика этапа формирования сперматогенеза. Этапы спермиогенеза – формирование акросомы, «сбрасывание» цитоплазмы и органелл. Значение клеток Лейдига и Сертоли в спермиогенезе, митохондрии, центросома и ее значение в формировании жгутика. Генетический контроль.

Гормональная регуляция оогенеза и сперматогенеза.

Функциональная морфология гамет. Яйцеклетка – яйцевые оболочки (первичная перивителиновая, вторичная, третичная), лучистый венец (zona radiate), блестящая зона (zona pellucid). Рецепторный аппарат первичной оболочки (плазматическая мембрана). Пути формирования энергетических запасов – внутренний (эндогенный), внешний (экзогенный). Различное функционирование ядер у регуляторных и мозаичных типов яйцеклеток.

Эволюционные типы оогенезов с позиции преодоления ограниченных возможностей матричной активности генома диплоидных клеток по принципу кооперативности - солитарный, диффузный, фагоцитарный, нутриментарный, фолликулярный, гипертранскрипционный. Классификация яйцеклеток по количеству и расположению желтка в цитоплазме – а-, олиго-, мезо- и полилецитальные. А также центр-, изо- гомо- и телолецитальные. Особенности в организации цитоплазмы яйцеклеток (органеллы, белки, рибосомы, транспортную РНК (тРНК), матричную РНК и морфогенетические факторы). Функциональная морфология сперматозоида. Структурные части – головка, шейка, связующий отдел и хвостовой отдел. Особенности организации скэффолда ядра - хроматин и протоамины. Акросома – ферменты и их функции в процессе оплодотворения. Строение жгутика. Классификация сперматозоидов. Эуиренные и апиренные формы сперматозоидов. Сходство и

различия оогенеза и сперматогенеза. Отличия половых и соматических клеток. Морфофункциональная организация яичника и семенника.

#### ОПЛОДОТВОРЕНИЕ: ВОЗНИКНОВЕНИЕ НОВОГО ОРГАНИЗМА.

Оплодотворение – определение, значение и функции (репродуктивная, половая). Типы: моно- и полиспермия, наружное и внутреннее. Партеногенез, гино- и андрогенез. Формирование представление об оплодотворении в работах Л. Спалланцани (1729-1799), О. Гертвига (1849-1922), Т. Бовери (1862-1915). Теория оплодотворения (Ф. Лилли, 1862-1915). Дистантное взаимодействия гамет. Хемо- рео- и стереотаксис. Представление о гомонах - андрогамоны и гиногамоны (I и II порядка). Аттрактанты и сперакт, резакт. Контактные взаимодействия гамет. Акросомная реакция (активация сперматозоида). Два типа акросомной реакции. Первичное связывание гамет – рецептор мембраны яйцеклетки и белок SPE-9. Капацитация – изменение липидного состава плазматической мембраны сперматозоида, разблокировка молекул адгезии для соединения с мембраной яйцеклетки (галактозилтрансфераза – ГалТаз). Триггеры акросомной реакции – сульфатированный гликопротеин (ARIS). Значение концентрации ионов кальция в цитоплазме сперматозоида. Экзоцитоз акросомального пузырька и слияние с мембраной яйцеклетки. Формирование акросомальной нити (кроме млекопитающих), экспозиция биндина. Акросомальная реакция у млекопитающих – функции zona pellucid (zp) и белки ее формирующие, разрушение zp,  $\beta$ -N-ацетилглюкозаминидазы. Работа инозитолфосфатной системы. Слияние мембран гамет – конус оплодотворения, фузогенные белки. Регуляция проникновения спермия в яйцо.

Кортикальная реакция (активация яйцеклетки). Быстрый блок полиспермии – деполяризация и увеличение показателей потенциала покоя плазматической мембраны. Медленный блок полиспермии и увеличение концентрации ионов кальция, вследствие работы инозитолфосфатной системы (IPCR) и/или активации рецептора к рианодину (CICR), индукция кортикальной реакции ионами кальция. Содержимое кортикальных гранул и их высвобождение в перивителлиновое пространство (вителлиновая деламиназа, сперморецепторная гидролаза, сульфомукополисахарид, протеазы, карбогидразы). Образование оболочки оплодотворения. Активация метаболизма яйца для его вступления на путь развития.

Сперматозоид внутри яйца. Неравнозначность пронуклеусов у млекопитающих. Слияние генетического материала гамет. «Танец» пронуклеусов, дорожка копуляции. Формирование мужского пронуклеуса - изменение уровня компактизации хроматина, смена гистонов, транскрипция, репликация, сборка ламинов и формирование новой мембраны ядра. Центриольный аппарат и его положение, формирование микротрубочек, образование звезды – спермастер. Сингамия. Синкарион. Зигота.

Преобразование цитоплазмы яйцеклетки. Морфогенетические детерминанты. Желтый/серый серп. Ооплазматическая сегрегация – яйцеклетка гетерогенная, химически преформированная, высокоспецифическая система.

Дифференциальная активность генов – политенные хромосомы, трансдетерминация, трансдифференцировка, гетерокарион, блоттинг ДНК, Теория дифференциальной активности генов (Т. Морган). Главенствующие, эффекторные гены. Программа развития. Селекторные гены, Паттерн экспрессии – региональная спецификация зародыша: предопределение положения будущих органов – морфогенетические поля.

Автономная детерминация. Два способа управления дифференциальной активностью генов в онтогенезе – автономный и зависимый тип дифференциации. Материнские факторы формирования осей зародыша (эмбриональные поля):

А) Анимально/вегетативную – гены (морфогены) bicoid, exuperantia, swallow, nanos, pumilio, hunchback.

В) Вторая система генов – torpedo, pipe, nudel, windbeutel, snake, easter, spatzle, toll, pelle, cactus, dorsal.

С) Третья система генов которая формирует градиент в онтогенезе. Гены формирующие терминальные структуры - переднее/задняя (акрон/тельсон) ось зародыша – torso, torsoless, tailless, huckebein.

Оотипическая сегрегация и формирование клеточных клонов у *Spiralia*, *Caenorhabditis*

*elegans*. Автономные факторы спецификации энтодермального зачатка у иглокожих и асцидий. Факторы автономной спецификации хордомезодермы у позвоночных. Факторы автономной спецификации мышечных клеток у асцидий.

#### ДРОБЛЕНИЕ – СОЗДАНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ.

Определение. Биологические функции дробления: становление многоклеточности, нормализация ядерно-цитоплазматических отношений, ооплазматическая сегрегация; точка перехода на средней бластуле –midblastula transition (МВТР – mid blastula transition point) и гипотеза «истощения» репрессора и «титрирования» цитоплазмы, синтез мяРНК (снурпы, snurp – small nuclear RNA), тРНК. Значение кортикального слоя. Факторы, определяющие пространственную организацию делений дробления. Роль цитоскелета в процессах поляризации ооцита, кортикальной ротации, дробления.

Характеристика бластомеров. Общая организация бластулы. Гипотезы формирования бластоцели (Дан, 1960; Волперт, 1961-1963). Функции бластоцели (опыты Ньюкупа, 1973). Особенности репликации ДНК и межклеточных контактов бластомеров (Wolmor C. De Mello, 1980).

Особенности клеточного цикла в период дробления. Ритмика, скорость регуляции клеточных делений. Факторы, индуцирующие/ингибирующие деление - MPF (maturation promoting factor), CSF (cytostatic factor) и циклины. Клеточные циклы монотомического и палинтотомического типа. Кариомеры. Гипотеза автономного осциллятора (Newport, Kirschner, 1984).

Механизм формирования борозд дробления - гипотезы образования борозд дробления (рост звезд, удлинение веретена, амебоидное движение, сократимое кольцо, расширяющаяся мембрана). Работы С. Герстадиуса (1898-1996) – счетчик времени дробления и процессы, контролируемые кариокинез, детерминация ориентации веретен деления. Правило Гертвига-Сакса. Закономерности закладки первых борозд дробления. Три гипотезы координации карио- и цитокинеза. Закон Дриша и два способа его толкования. Регуляция дробления путем сортировки клеток (недришовская регуляция).

Характеристика типов дробления в зависимости от количества желтка в яйцеклетке (голо- меро- и абластическое - централециальное), по объему бластомеров (микро- и мегамеры, гомо- и гетероквандрантные) и по продолжительности карио- и цитотомии (а- и синхронное). Характеристика типов голобластического дробления в зависимости от взаиморасположения бластомеров – радиальное, спиральное (дексиотропное, леотропное), билатеральное, ротационное (чередующееся) и анархическое.

Характеристика типов меробластического дробления – дискоидальное. Характеристика абластического типа дробления. Характеристика типов голобластического дробления.

Цитоплазматическая локализация морфогенетических факторов в раннем эмбриональном развитии (А.О. Ковалевский, 1840-1901) – телобласты, трохобласты, маркер D.

#### ГАСТРУЛЯЦИЯ. ОСЕВЫЕ КОМПЛЕКСЫ ЗАЧАТКОВ. ГИСТОГЕНЕЗ

Гастрюляция – определение, биологическое значение. Понятие о зародышевых листках (К. Бэр, А.О. Ковалевский). Принцип специфичности, «тропы дифференциации».

Основа формирования зародышевых листков – морфогенетические процессы: аполярные (мультиполярная иммиграция/ингрессия, клеточная и морулярная деламинация), полярные (эпиболия, униполярная иммиграция, инвагинация, полярное вращение). Характер движения бластомеров – дивергентный, конвергентный, инволютивный. Способы закладки мезодермы – телобластический, энтероцельный, деламинационный, пролиферативный, ингрессивный. Карта презумптивных зачатков. Экспрессия генов зиготы и появление активных клеток.

Понятие «эмбриональной индукции». История и сущность явления. Организатор Шпемана – первичная эмбриональная индукция (G. Spemann, 1921, 1924). Свойства, строение и функции первичного организатора. «Организирующие» свойства организатора Шпемана в гастрюляции и последующем морфогенезе с образованием передне/задней оси.

Гетерогенные индукторы – варианты первичной эмбриональной индукции: архенцефалическая, дейтеренцефалическая, мезодермально-энтодермальная (спино-

каудальная, туловищно-мезодермальная, энтодермальная). Прехордальная пластинка (энтомезодерма), хордо-мезодермальный комплекс – индуктор нервной трубки (головного и туловищного отделов). Роль желточной (глочной) энтодермы и прехордальной пластинки в формировании структур головы (мозга). Региональная специфичность индукции. Транскрипционные факторы: *gooseoid*, *Lim-1*, *Xanf1*, *Otx-2*, HNF- $\beta$ - родственные белки. Секретируемые белки: *Cerberus*, *Dickkopf*, *Frzb*, *Nodal*-родственные белки (головной отдел), *Chordin*, *Noggin*, *Follistatin*, *Sonic Hedgehog* (преимущественно, туловищный отдел). *eFGF*, *Wnt3a*, а также ретиноевая кислота (хвостовой отдел). Работы П. Ньюкупа по эмбриональной индукции.

Определение индуктора и компетентной ткани, а также их взаимодействие. Образование индуцирующих генов, двухградиентная гипотеза (M-N- гипотеза) Саксен, Тайвонен. Самоорганизация (Дж. Гольтфретер, 1948). Автономность созревания индуктора. Компетентная ткань (реагирующая система) – компетенция, автономность созревания, эффект минимальной массы. Взаимодействия индуктора и компетентной ткани – проникновение индуцирующих агентов в компетентную ткань (пути), пространственная закономерность взаимодействия индуктор/компетентная ткань (кранио-каудальный и медио/латеральный градиент), временные закономерности взаимодействия индуктора и компетентной ткани (Г. Эйял-Гилади).

Молекулярная организация индуктора. Эвокация и индивидуализация – образование пространственного порядка (К. Уоддингтон). Мезодермальная индукция – *Vg-1*, *Bone morphogenetic protein (BMP)*, *Fibroblast growth factor (FGF)*, *Wnt*, *Noggin*, активин. Нейральная индукция – AP-паттерн (Монгольд). Молекулярная природа нейроиндукторных факторов (*Noggin*, *Wnt*, *dorsalin*, *Hedgehog*-гены). Гены контролирующие особенности взаимодействия молекулярных индуктивных факторов. Работы М. Асашима. Три изоформы активина – А, АВ, В (функционирующие с опережением).

Межклеточная (контактная) индукция. А) Межклеточная индукция с помощью паракринных факторов на примере спецификации фоторецепторов глаза дрозофилы (гены *sine oculis – so*, *eyes absent – eye*, *dachshund – dac*, *atonal – ato*, *hairy*, *hedgehog*, *decapentaplegic*, *notch and rough – ro*, *senseless – sens*, *spitz – spi*, белок *Boss (bride of sevenless)*). Спецификация энтодермы у *C. elegans*.

Б) Межклеточные взаимодействия с помощью юкстакринных факторов.

Нейруляция (нейрогенез) – начало образования осевых структур. Генетический контроль нейруляции (раннего развития) – *noggin*, *follistatin*, *chordin*, *Cerberus*, *Xnr3*, *FGF3*, *FGF4*, *Xlin1*, *saimois*. Спецификация нейроэктодермальных клеток у зародышей позвоночных “по умолчанию” (паракринный фактор *BMP4*). Роль производных организатора Шпемана в образовании нервной трубки.

Дальнейшая дифференцировка нейроэпителиальных клеток на нейрональные и глиальные линии. Сигналинг с участием *Notch*, *Delta*, *Serrate*.

Формирование передне/заднего и дорсо-вентрального паттернов нервной трубки (*Nox*-гены, паракринные факторы *Shh*, *Wnt*, *BMP*, *GAP*, *Pair-ruli*, *hunchback – hb*, *kruppel – kr*, *knirps – kni*, *fushi tarazuftz*). Характеристика генов, «отношения» между генами. Роль *basicHLH*- и *HTH*- транскрипционных факторов (*Mash1*, *Math1*, *neurogenin*; *Lim*-факторы), Участие транскрипционных факторов семейства *Pax* (*Pax 3,7*; *Pax 6*). Гомологичные пути спецификации нейральной ткани у позвоночных и членистоногих. Гомологии *BMP/Dpp*; *chordin/Sog*; *achaete*, *scute/Mash1*; *Delta*, *Notch*. Гены *Otx1* и *Otx2* у позвоночных и *ortodenticle* у *Drosophila*). Гены *Pax 6* (позвоночные) и *eyeless (Drosophila)*.

Нервный гребень и его производные. Образование нервного гребня и его производных (отделы – черепной, туловищный, пояснично-крестцовый). Дифференцировка клеток нервного гребня в симпатические нейроны (роль *NGF*) и хромафинные клетки мозгового слоя надпочечников (роль глюкокортикоидов). Нервный гребень (НГ) и его производные в разных отделах зародыша. Участие молекул клеточной адгезии и отталкивания (*ephrin*, *Ephr*) в миграции клеток НГ. Роль паракринных факторов в выборе пути дифференцировки клеток НГ.

Роль паракринных (нейротрофины), хемотропных (нетрины) и репеллентных (семафорины, эфрины) факторов в выборе направления конуса роста аксонов нервных клеток.

Морфогенетические процессы, включенные в органогенез. Местное утолщение эпителия. Разделение эпителиальных слоев. Образование складок – сворачивание эпителиальных слоев, выпячивание с образованием трубочек и пузырьков, смещение разделенных масс клеток, дезинтеграция эпителиальных слоев с образованием мезенхимы. Морфогенетические процессы в мезенхиме – агрегация, локализация мезенхимы вокруг не мезенхимных структур, образование эпителиев из мезенхимы, дегенерация, миграция и избирательная адгезивность клеток.

Мезодерма и ее производные в ходе спецификации зачатков вдоль осей зародыша. Эпителиально-мезенхимные взаимодействия и миграции клеток определяют формообразовательные процессы в органах и тканях мезодермального происхождения. Хорда (новая роль гена *Brachyury*). Параксиальная мезодерма и её производные

Сомитогенез у позвоночных гены транскрипционных факторов *Rax* 1,3,7; *basicHLH: hairy, paraxis/scleraxis* (активность гена *hairy* и молекулярные часы сомитогенеза *Delta-Notch, Serrate* – сигналинг, *brachyury*-семейство генов). Роль сигналинга *Ephrin-Ephrin receptor (Eph)* в сегментации. Индуцирующие сигналы от хорды, нервной трубки и мезодермы боковой пластинки (*Shh, Wnt1,3, NT-3, BMP4, FGF*).

Склеротом, дерматом, миотом. Транскрипционные факторы семейства *Rax* (*Rax1-склеротом, Rax 3,7 – дермамиотом*) и транскрипционные факторы *bHLH* семейства *MyoD*.

Миогенез. Образование скелетной мускулатуры под действием транскрипционных факторов *MyoD, Myf5*. Обратимая и необратимая стадии коммитирования клеток в программе мышечной дифференцировки. Факторы, принимающие участие в мышечной дифференцировке (*Shh, Wnt, фибронектин, CAM, интегрины, Meltrin*). Мышечная дифференцировка *in vitro* (клетки *C3H10T1/2*), характеристика клонированного гена *MyoD*. Гены *MyoD, myogenin, Mrf4*. Свойства и структура транскрипционных факторов *bHLH*: *E-белки* и *Id* – белки. Суперсемейство белков *basic Helix-Loop-Helix* и их роль в программах дифференцировки клеток различных типов тканей. Гены- кофакторов белков семейства *MyoD (MEF2)*.

Промежуточная мезодерма. Механизмы формирования почки (пронефрос, мезонефрос, метанефрос). Эпителиально-мезенхимные взаимодействия. Участие паракринных факторов. Каскадная взаимоактивация паракринных факторов метанефрогенной мезенхимы и эпителиальных клеток зачатка мочеточника. Образование нефронов из почечных канальцев, артериол, ветвящегося эпителия зачатка мочеточника. Морфогенез путём ветвления, роль металлопротеиназ и паракринных факторов. Развитие различных типов почек.

Мезодерма боковой пластинки. Закладка и образование сердца. Кардиогенная мезодерма, типы клеток, участвующие в формировании парных сердечных трубок. Сплавление сердечных трубок в единую трубку и образование путём выпетливания четырёхкамерного сердца. *Sinus venosus* и *Trunkus arteriosus*. Лево-правая асимметрия сердца. Молекулы клеточной адгезии, факторы транскрипции *Nkx2-5, MEF2C, Pitx2, Hand1, Hand2*, паракринные факторы: *Xin, Nodal-related, Lefty-2*.

Кишечная трубка и ее производные – жаберные карманы, евстахиевы трубы, тимус, пара- и щитовидная железа, стомодеум, гипофиз, зубы. Морфологическая дифференцировка легких, печени, поджелудочной железы. Развитие производных эктодермы – развитие кожи и ее придатков. Развитие органов слуха, обоняния. Часы сегментации.

Развитие конечности. Оси конечности. Механизмы развития конечности. Морфогенез конечностей у позвоночных – закладка плавников у рыб (Нох-гены). Закладка стилоподия, зигоподия, аутоподий, базиподий, метаподий и акроподий. Морфогенетическое поле конечности (Нох-гены, *tbx, tbx5, tbx4, pitx1, Fgf, fgf10, wnt8c*). Регионализация поля. Почка конечности (апикальный эктодермальный гребень – гены *wnt7a, engrailed1, msx2, 1, polydactylous, eudiplopodia, limbless*), транзитная зона (*progress zone*) и модель ранней спецификации и растяжения зачатков, зона поляризующей активности (гены *sonic, hedgehog*,

hoxd). Три фазы в развитии конечностей – первая с экспрессией генов *hoxd9*, *hoxd10*; вторая фаза и экспрессия генов (гнездовой паттерн) *hoxd9*, *hoxd11*, *hoxd12*, *hoxd13*; третья фаза – *hoxd13*, *hoxd10*, *hoxd11*. Экспрессия белков *cadherin-11*, *pd-cadherin*.

Позиционная информация – определение. Значение позиционной информации в сегментации и развитии конечностей. Работы Г. Шпемана и О. Шотте по ксенопластической трансплантации. Градиенты морфогенов. Теория позиционной информации Л. Волперта. Позиционная информация и моделирование морфогенетических процессов. Модель полярных координат (French, 1976; Bryant, 1978).

#### ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПРОГРАММА РАЗВИТИЯ. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ.

Генетические программы развития. Гены материнского эффекта и сегментации (*gap*-гены, *pair-rule* -гены и гены полярности сегментов) (Нюслайн-Вольхард и Вишаус). Сегменты и парасегменты. Гомеозисные (селекторные гены) и гены-реализаторы (Льюис).

Два комплекса гомеозисных генов – ANT-C (*antennapedia-complex*), BX-C (*bithorax complex*). Субкомплекс ВХС-Ubx и его кластеры (*bithorax* – *bx*, *contrabithorax* – *cbx*, *ultrabithorax* – *ubx*, *bithoraxoid* – *bxd*, *postbithorax* – *pbx*). Гомеобокс и гомеодомен (В. Геринг) – строение, «кластирование» на 6 классов, гомеобокс содержащие гены и их роль в развитии млекопитающих. Принцип коллинеарности и гомеобокс-содержащие гены. Гомеозисные гены и морфогенетические процессы (Ф. Крик, П. Лауренс). Гены контролирующие функционирование гомеозисных генов – *polycomb* (PC), *trx*. «Гены - господа» и «гены - рабы» - опыты В. Геринга, Я.Э. Эдстрем. Поэтапное включение генов в период сегментации.

Становление лево-правой асимметрии у позвоночных. Нарушения лево-правой асимметрии - зеркальное расположение висцеральных органов, билатеральная симметрия, (изолированная гетеротаксия), изомеризм. Молекулярные механизмы становления лево-правой асимметрии – гены *iu*, *lrd*, *inu*), модель «потока в узелке» (*nodal-flow model*), лево-правый координатор гензеновского узелка – LRC (левая зона узелка и гены *sonic hedgehog* – *shh*; правая зона – *activin*) и экспрессия гена *caronte* – *car*, *fgf8*, *bmp*, *nodal*, *lefty2*, *snail*, *pitx2*.

Развитие глаза позвоночных – гены *Rax6*, *Rx1*, *Six3*, *Shh*, *Rax6*, *ey*, *Six3*, *Eya*, *eya*, *Otx1*, *optix*, *Otx2*, *otx2*. Глазные пузыри, циклопия, Сигнальные молекулы индуктора, формирование плакоды, кристаллинов и гены, контролирующие эти процессы. Спецификация нейральной сетчатки, пигментной сетчатки, глазной бокал.

Апоптоз как фактор морфогенеза.

Регенерация - история открытия и основные понятия. Способы восстановления утраченных частей – регенерационная бластема, эпиморфоз, морфолаксисы, физиологическая регенерация и генетическая программа коммитированных клеток, эндоморфозы, гипер- и гипоморфозы, гетероморфозы. Регуляторное воздействие на регенерацию нервной системы – нейротрофическая теория (Singer, 1965). Регенерация за счет источников обеспечения тканевого гомеостаза, регенерация и стволовые клетки, формирование регенерационной бластемы.

Регенерация у стрекаательных – интерстициальные клетки энто- и эктодермы, три независимых самоподдерживающих клеточной линии со стволовыми клетками. Популяция *i*-клеток. Компенсация прироста числа клеток, сигнальные пептиды (морфогены) – нейро- и эпителиальные активаторы/ингибиторы головы, ноги, гены HA – *head activator*, *Heady*, *Hum-301*. Три типа стволовых клеток. «Сигнал тревоги» и секреция морфогенов *Hum-323*, *redibim/Hum-346*, *CnNK2*, *Farm1*, гены *Wnt*-сигналинга.

Регенерация у планарий – стволовые клетки (необласты), гены, регулирующие регенерацию – *rax6*, *sine oculis*.

Регенерация конечностей у позвоночных. Эпиморфная регенерация и ее фазы – короткая деструктивная, длительная конструктивная. Заживление и эпителиализация тканей, дедифференциация, апикальная эпидермальная шапочка (АЭШ), образование стволовых клеток мезодермальных производных, регенерационная бластема, дифференциация бластемы.

Влияние АЭШ на синтез факторов роста и пролиферативную активность регенерационной бластемы, активность гена *Fgf-8*, *Dlx3*.

Регенерационная бластема – ключевой этап эпиморфоза. Два источника формирования бластемы, приобретение свойств целостной самоорганизующей системы, концепция

позиционной памяти (Carlson, 1983).

Позиционная память и позиционные значения – фибробласты дермы и формирование бластемы. Позиционное значение клеточных молекулярных факторов, которые создают позиционные значения – молекулы клеточной адгезии. Аффинофорез, проксимализация. Модель самоорганизации бластемы – модель интеркалярной самоорганизации бластемы (Stocuem, 1996, 2003).

Молекулярно-биологические механизмы дифференциации регенерата – экспрессия генов *Mxz-2*, *Mmp-9*, *Нох*. Проксимодистальный паттерн экспрессии *Нох*-генов, (*НохА*, *В*, *Д*). Аутоподия. Экспрессия проксимальных и дистальных *Нох*-генов.

Роль нервной системы в процессах регенерации (Тодд, 1823). Количественная теория нервной регуляции (Singer, 1952). Трофические факторы регенерации – FGF, GGF (glial growth factor). Работы Т. Моргана (1902). Влияние нервной системы на регенерацию у червей. Работы В. Киортсиса и М. Морету (1965).

Рост – типы ростовых процессов (прирост массы, ауксетический, пролиферационный, аккреционный, рекуррентный). Скорость роста. Линейный, не связанный с клеточным размножением, рост. Аллометрический и конформный рост

Детерминация пола. История вопроса – представления Аристотеля, идеи Галена и Пергама, учение о хромосомах, мужская дигаметия, гетеро- и гомогаметный пол, гетерохромосомы, аутосомы. Работы Л. Донкастера (1908) и Т. Моргана (1909) по изучению наследования сцепленного с полом. Генетическая и фенотипическая детерминация пола.

Формы репродукции. Сексуальность, первичная детерминация пола, гермофродитизм и гонохоризм, феромоны, диморфизм.

Механизмы детерминации пола с помощью половых хромосом. Молекулярно-генетические аспекты детерминации пола у дрозофилы (*X:A* – механизм). Балансовая теория К. Бриджеса (1920). Гинандроморфизм, гены-нумераторы, гены-деноминаторы, гены-числители – *sisterlis-a* (*sis-a*), *sisterless-b* (*sis-b*), *runt*, *sexlethal*, *daughterless* (*da*). Факторы знаменателя – гены *deadpan*, *her*, *emc*, *gro*, *sexlethal*.

Альтернативный сплайсинг трех генов – *sexlethal*, *transformer*, *doublesex*, белок *Tra1, 2*, «мужской» белок *DsxM*, «женский» белок *DsxF*.

Молекулярно-генетические аспекты детерминации пола у нематод *C. Elegans* (*X, O* – механизм). Виды-гонохористы и гермафродитные формы. Шести ступенчатый каскад генов (*hol-1*, *sdc*, *her-1*, *tra-2*, *fem*, *tra-1*). Распределение генов по половым хромосомам. Взаимодействие генов с белками *Fem*, *Tra1, 2*, *Sex-1*, *Xil-1*. Чередующаяся активность генов. Модель ретроградного становления (Wilkins, 2002).

Молекулярно-генетические аспекты детерминации пола у млекопитающих (*X, Y*). Возникновение половых хромосом в эволюции. Расшифровка молекулярных механизмов детерминации пола у млекопитающих. Ген *TDF* (testis-determining factor). Вольфовы и Мюллеровы протоки – развитие, дифференцировка и влияние на детерминацию пола. Три этапа детерминации мужского пола – активность генов *WT1*, *SF1*, *SRY*, *DAX1*, *TDF*, *HMG-бокс*, *SRY*, *Sox-9*, *Tas*.

Детерминация женского пола – *DSS*, *DAX1*, *Sox9*, *Anh*, *Wnt4a*, *Sry*. Отличие в механизме детерминации пола у сумчатых.

Детерминация пола у птиц (*ZW*-механизм), у бабочек (*ZW*-механизм).

Детерминация пола без участия половых хромосом. Амфогения, арреногения, телигения. Амфогенные пары, семителигенные и арреногенные пары. Гаплоидная детерминация пола – трутни, рабочие, матки. Арренотоксический и телитоксический вид партеногенеза. Хромосома *PSR*. Диплоидный женский партеногенез (амейотический, амфимиктический партеногенез). М. Бейе (2003). Ген *csd*. Детерминация пола у ос.

Модель сохраняемого коренного пути. Детерминация пола у разных насекомых. Р. Нётингер, М. Штейнман-Цвикк (1985) о путях формирования разнообразных способов детерминации пола – коренной путь детерминации пола (каскад генов *Sxl*, *Dsx*, *R/r*).

Прогамное определение пола. Фенотипическое определение пола – полифакториальная детерминация пола (*F*, *M* гены).

Определение, как устроен и функционирует ген – экзон, интрон, коровый (базовый)

промотор, регуляторные районы (энхансер, сайленсор, инсулятор MAR/SAR-последовательности, цис-регуляторные элементы), транскрипция – механизм перекодирования генетической информации.

Многоуровневый принцип регуляции экспрессии генов – *транскрипционный* (метилирование, импринтинг, ацетилирование, белки, эффект положения, дифференциальная активность генов, инактивация X-хромосом, дозовая компенсация, дифференциальная активность гомологичных генов, феномен аллельного исключения, амплификация и магнификация генов, диминуции хроматина, МГЭ); *посттранскрипционный* (процессинг и стабилизация мРНК, транспорт мРНК в цитоплазму, ранняя и поздняя мРНК); *трансляционный и посттрансляционный*. Системы проведения внешнего сигнала к гену – сигналинг.

Особенности функционирования тканеспецифичных генов – генные ансамбли («сети»). Тканевой уровень экспрессии генов – структурно- и функционо-генетический мозаицизм, «химеризация» (Дж. Хотт, С. Бензер, А. Стертевант, Дрей). Гипотезы о механизме супрессивного действия антиаллотипических антител.

Клеточная дифференцировка. Определение. Надмолекулярные структуры дифференцированных клеток и их функции. Уровни регуляции клеточной дифференцировки – транскрипционный, сплайсинг и транспорт мРНК в цитоплазму, трансляционный, посттранскрипционный, соматические мутации.

Регуляция клеточной дифференцировки в целом зародыше – «внутриклеточное расписание», дифференциация и «квантальные» клеточные деления, роль межклеточных взаимодействий и их роль в «запуске» и поддержании дифференцировок, молекулярные механизмы межклеточных взаимодействий, механические факторы клеточной дифференцировки. Гипотеза «паутиной» сигнализации. Динамическая архитектура цитоплазмы и клеточного ядра. Гены, управляющие клетками или клетки управляют генами – «контекст-зависимость» и клеточная дифференцировка. Динамическая устойчивость дифференцированного состояния.

Эволюционная биология развития. Диверсификация, дупликация генов – механизмы возникновения (инверсия, делеция, инсерции). Генетические изменения в цис-контролирующих районах генов. Эволюционное древо генов T-box (Tbx4, 5).

Кооптация генов как фактор эволюции многоклеточных животных. Эволюция генных путей кооптации. Модель Дэвидсона. Ретроградное формирование регуляторных путей. Модель Уилкинса.

Эволюция онтогенеза и филогения животных – эпителиальные и мезенхимные рудиментарные ткани, внеклеточный матрикс, личиночная стадия, взрослая форма (имаго), половой процесс, молекулярные механизмы, контролирующие клеточные морфогенетические движения, теория фоцителлы, билатеральные животные, возникновение хордовых, «радиальная модель головы». Гены – Нох, ParaNox (кластер генов), NK-гены, otd/otd2, Pax6, tinman, Mx2-5, Otx-1,2.

Значение времени экспрессии генов в эволюционном процессе. Роль гетерохроматина в эволюции. Гено- и морфоцентрический подход в сравнительно-эволюционной эмбриологии. Эволюционные инварианты – архетипы, узлы, сходства.

Роль макромутаций в эволюции - Е. Рабо, 1908; Е. Гийено, 1921; А. Далько, Р. Гольдшмидт и теория макроэволюции; О.Г. Шиндевольф и теория типострофизма «теория прерывистого равновесия».

Теория филэмбриогенеза (гетерохрония, анаболии, девиации, архалаксисы). Закон зародышевого сходства - филотипиче–кая и зоотипическая стадия. Зародыш с «длинной закладкой» (long-germ), «зародыш с короткой закладкой» (short-germ). Биогенетический закон и его современная трактовка.

## Модуль II

### РАННИЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЛАНЦЕТНИКА, РЫБ, АМФИБИЙ, ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Развитие ланцетника. Строение яйцеклетки. Оплодотворение, дробление, гастрюляция. Формирование осевого комплекса зачатков.

Развитие амфибий. Строение яйцеклетки. Оплодотворение, дробление, гастрюляция. Формирование осевого комплекса зачатков.

Развитие рыб. Строение яйцеклетки. Оплодотворение, дробление, гастрюляция. Формирование осевого комплекса зачатков. Образование провизорного органа - желточного мешка, его функции.

Ценогенетические и палингенетические признаки в развитии ланцетника, амфибий и рыб.

Яйцеклетка птиц: структура и ее особенности. Тип оплодотворения и развития. Эволюция биохимического состава яиц. Дробление и его особенности. Тип бластулы. Гастрюляция у птиц, ее двухфазность. Эпибласт и гипобласт. Зародышевый щиток. Первичная полоска. Карта презумптивных зачатков зародыша птиц. Формирование осевого комплекса зачатков. Внезародышевые органы. Аллантаис. Желточный мешок. Амнион. Серозная оболочка. Источники образования и функции. Ценогенетические признаки развития птиц.

Яйцеклетка млекопитающих: функциональная морфология. Тип оплодотворения и развития. Дробление. Тип бластулы. Гастрюляция, ее способы. Формирование осевого комплекса зачатков. Внезародышевые органы: желточный мешок, аллантаис. Амнион. Плацента. Типы плацент. Плацента как временная железа внутренней секреции.

Понятие о системе "мать - внезародышевые органы - плод". Иммунологические взаимоотношения организма матери и плода.

#### **4. Перечень учебно-методического обеспечения для самостоятельной работы обучающихся по дисциплине**

Самостоятельная работа студентов является особой формой организации учебного процесса, представляющая собой планируемую, познавательную, организационно и методически направляемую деятельность студентов, ориентированную на достижение конкретного результата, осуществляемую без прямой помощи преподавателя. Самостоятельная работа студентов является составной частью учебной работы и имеет целью закрепление и углубление полученных знаний и навыков, поиск и приобретение новых знаний, а также выполнение учебных заданий, подготовку к предстоящим занятиям и экзамену. Она предусматривает, как правило, разработку рефератов, написание докладов, выполнение творческих, индивидуальных заданий в соответствии с учебной программой (тематическим планом изучения дисциплины). Тема для такого выступления может быть предложена преподавателем или избрана самим студентом, но материал выступления не должен дублировать лекционный материал. Реферативный материал служит дополнительной информацией для работы на практических занятиях. Основная цель данного вида работы состоит в обучении студентов методам самостоятельной работы с учебным материалом. Для полноты усвоения тем, вынесенных в практические занятия, требуется работа с первоисточниками. Курс предусматривает самостоятельную работу студентов со специальной литературой. Следует отметить, что самостоятельная работа студентов результативна лишь тогда, когда она выполняется систематически, планомерно и целенаправленно.

Задания для самостоятельной работы предусматривают использование необходимых терминов и понятий по проблематике курса. Они нацеливают на практическую работу по применению изучаемого материала, поиск библиографического материала и электронных источников информации, иллюстративных материалов. Задания по самостоятельной работе даются по темам, которые требуют дополнительной проработки.

Общий объем самостоятельной работы студентов по дисциплине включает аудиторную и внеаудиторную самостоятельную работу студентов в течение семестра.

Аудиторная самостоятельная работа осуществляется в форме выполнения тестовых заданий, кейс-задач, письменных проверочных работ по дисциплине. Аудиторная самостоятельная работа обеспечена базой тестовых материалов, кейс-задач по разделам дисциплины.

Внеаудиторная самостоятельная работа осуществляется в формах:

- тестирование. Вопросы по самостоятельным работам включены в лабораторные занятия и в блоки тестирования.

Режим тестирования – компьютерное тестирование проводится в группе в течение 45 минут. Каждый блок теста включает в себя 50 тестовых заданий. Программа формирует варианты (каждый раз новые) позволяет исправить выбранный вариант ответа, прерывает работу студентов по окончании времени тестирования. После чего выводит полученный студентом балл. Программа позволяет сделать распечатки вариантов и полученные баллы тестируемой группы студентов. Тестовые задания закрытого типа, на соответствие, с рисунком, дополнить выражение, закончить определение. Варианты ответа – 1. Ниже прилагается некоторый перечень тестовых заданий из различных блоков данного курса.

#### Тестовые задания:

- открытого типа,
- закрытого типа,
- на соответствие,
- на последовательность процессов,
- с рисунками.

#### Режим тестирования:

- время – 45 мин
- заданий - 50
- навигация по заданиям с возможностью редактирования ответов
- автоматическое отключение программы тестирования по истечении времени тестирования
- выведение результатов тестирования в баллах
- конвертация баллов в оценку – 0 - 30- неудовлетворительно; 31 - 38 – удовлетворительно; 39 - 45 – хорошо; более 45 – отлично.

#### *Примерный перечень тестовых заданий*

**В ходе контактного взаимодействия гамет осуществляется...**

- 1) сиагамия, акросомальная реакция
- 2) акросомальная реакция, танец пронуклеусов
- 3) плазмогамия, моноспермия
- 4) кортикальная и акросомальная реакция

**В какой этап гаметогенеза происходит профза мейоза 1**

- 1) рост
- 2) размножение
- 3) созревание
- 4) формирование

**Какая стадия профазы мейоза 1 протекает не в стадию роста, как остальные, а в стадию созревания**

- 1) диплонема
- 2) диакинез
- 3) зигонема
- 4) пахинема
- 5) лептонема

**В момент I этапа нидации – адгезии трофобласт дифференцируется на 2 слоя**

- 1). цитотрофобласт, симпластотрофобласт
- 2). цитотрофобласт, трофоэктодерма
- 3). трофоэктодерма, симпластотрофобласт
- 4). симпластотрофобласт, ворсинки (хорион)

#### **Темы рефератов:**

- История науки
- Методы исследования

- Гормональная регуляция оо- и сперматогенеза. Морфофункциональная организация семенников и яичников
- Апоптоз как форма морфогенеза
- Понятие о системе "мать - внезародышевые органы - плод". Иммунологические взаимоотношения организма матери и плода
- Регенерация - история открытия и основные понятия.
- Рост
- Детерминация пола.
- Клеточная дифференцировка.
- Теория филэмбриогенеза.

#### **На самостоятельное изучение вынесен материал по темам:**

- Античная эмбриология.
- Эмбриология на современном этапе. Клеточная инженерия.
- Вспомогательные методы репродукции.
- Эволюция размножения в животном и растительном мире.
- Учение о регенерации: история, современные ученые и проблемы.
- Генетический контроль регуляции индивидуального развития.
- Открытие гомеозисных генов, их роль в развитии.
- Эмбриональная индукция и гены ее контролирующие.
- Клонирование животных: успехи, проблемы, технологии.

#### *Для студентов создано:*

- электронная почта, где находится информация по тематикам самостоятельных работ, методические разработки к курсу, перечень схематического материала, перечень вопросов к зачету, блоки тестирования, задачи по молекулярной биологии;

- на портале УлГПУ сайта НИЦ ФППББ <http://brs.ulsru.ru>, существует закладка Учебно-методическая работа, где также находится информация по тематикам самостоятельных работ, методические разработки к курсу, перечень схематического материала, перечень вопросов к зачету, блоки тестирования, задачи по молекулярной биологии;

- на сайте <http://biocell.omgru.ru/> студентам предлагается в формате PDF учебно-методические пособия;

- в аудитории 334 студенты имеют возможность самостоятельно пройти тестирование с использованием компьютерной программы SCHOOL.

Также студентам для лучшего усвоения курса предлагается решение задач. Общее количество – 100 (примерный перечень приводится ниже).

#### *Список литературы для самостоятельной работы студентов*

1. Александровская О.В., Радостина Т.Н., Козлов Б.А. Цитология, гистология и эмбриология. – М., 1987.
2. Корочкин Л.И. Биология индивидуального развития - М.: МГУ, 2002.-264 с.
3. Новиков А.И., Святенко Е.С. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии. - М., 1984.
4. Кузнецов С.Л. Атлас по гистологии, цитологии, эмбриологии / С.Л. Кузнецов, Н.И. Мушкамбаров, В.Л. Горячкина – М: Мед. информационное агентство, 2002 – 374 с.:ил.
5. Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии - М.: МГУ, 1993.-301 с.
6. Голиченков В.А., Иванов Е.А., Никерясова Е.Н. Эмбриология. Учебное пособие. М.: «Академия», 2004 - 224с.
7. Голиченков В.А., Семенова М.Л. Практикум по эмбриологии: Учебное пособие для студ. университетов - М.: «Академия», 2004.- 208 с.

**Электронные учебные пособия, рекомендуемые для самостоятельной работы**

1. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии/С.Л. Кузнецов, Н.Н. Мушкамбаров, В.Л. Горячкина - М.ЗАО «Диаморф».
2. Тестовые задания по курсу гистологии, цитологии и эмбриологии/М.: ММА им. И.М. Сеченова. – 2003.
3. Световая микроскопия. Атлас-справочник/ М.Я. Корн. – ЗАО «Диаморф».

## 5. Примерные оценочные материалы для проведения текущего контроля успеваемости и промежуточной аттестации обучающихся по дисциплине

### Организация и проведение аттестации бакалавра

ФГОС ВО ориентированы на формирование у бакалавра компетенций – динамического набора знаний, умений, навыков и личностных качеств, которые позволят выпускнику стать конкурентоспособным на рынке труда и успешно профессионально реализовываться.

В процессе оценки бакалавров необходимо используются как традиционные, так и инновационные типы, виды и формы контроля. При этом постепенно традиционные средства совершенствуются в русле компетентного подхода, а инновационные средства адаптированы для повсеместного применения в российской вузовской практике.

**Цель проведения аттестации** – проверка освоения образовательной программы дисциплины-практикума через сформированность образовательных результатов.

**Промежуточная аттестация** осуществляется в конце семестра и завершает изучение дисциплины; помогает оценить крупные совокупности знаний и умений, формирование определенных компетенций.

Оценочными средствами текущего оценивания являются: доклад, тесты по теоретическим вопросам дисциплины, защита практических работ и т.п. Контроль усвоения материала ведется регулярно в течение всего семестра на практических (семинарских, лабораторных) занятиях.

<b>СРЕДСТВА ОЦЕНИВАНИЯ,</b> используемые для текущего оценивания показателя формирования компетенции	Образовательные результаты дисциплины
<b>Оценочные средства для текущей аттестации</b>	
ОС-1 Реферат ОС-2 Устный ответ (лабораторные занятия) с учетом вопросов, выведенных на самостоятельное обучение, экзамен ОС-3 Тестирование ОС-4 Решение ситуационно-логических задач ОС-5. Работа с информационно-схематическим материалом и гистологическими препаратами	ОР-1 знает структурно-функциональную организацию тканевых структур в онто- и филогенезе; ОР-2 умеет анализировать современные научные достижения в области образования и профиля подготовки, выделять и систематизировать основные идеи в научных текстах, рефератах; ОР-3 умеет выявлять закономерности жизнедеятельности на тканевом, клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях организации биологических систем;
<b>Оценочные средства для промежуточной аттестации зачет (экзамен)</b> ОС-6 Экзамен в форме устного собеседования по вопросам	ОР-4 владеет навыками сбора, обработки, анализа и систематизации информации, а также навыками выбора методов и средств решения задач; ОР-5 потенциальные угрозы для природы и человека цитологических опытов и экспериментов.

Описание оценочных средств и необходимого оборудования (демонстрационного материала), а также процедуры и критерии оценивания индикаторов достижения компетенций на различных этапах их формирования в процессе освоения образовательной программы представлены в Фонде оценочных средств для текущего контроля успеваемости и промежуточной аттестации по дисциплине «Защита растений».

***Материалы, используемые для текущего контроля успеваемости обучающихся по дисциплине***

Материалы для организации текущей аттестации представлены в п.5 программы.

***Материалы, используемые для промежуточного контроля успеваемости обучающихся по дисциплине***

**ОС-6 ПРИМЕРНЫЙ ПЕРЕЧЕНЬ ВОПРОСОВ К ЭКЗАМЕНУ**

1. История эмбриологии. Этапы развития, разделы, методы изучения.
2. Теория А. Вейсмана о зародышевой плазме.
3. Половое размножение как результат эволюционного процесса.
4. Первичные половые клетки. Отличия соматических и зрелых половых клеток.
5. Оогенез и его регуляция. Яйцеклетка: классификация, строение.
6. Сперматогенез и его регуляция. Сперматозоид: строение.
7. Оплодотворение. Дистантные и контактные взаимодействия гамет.
8. Быстрый и медленный блок полиспермии: молекулярные механизмы.
9. Биологический смысл дробления. Особенности структурной организации бластомеров.
10. Типы дробления.
11. Митотические циклы бластомеров. Правила Сакса - Гертвига. Морфогенетическая активность ядер при дроблении. Образование новых мембран.
12. Факторы регуляции дробления. Активация перехода от оплодотворения к дроблению.
13. Классификация бластул.
14. Гастрюляция: биологический смысл и механизмы морфогенетических процессов.
15. Типы гастрюляции.
16. Биохимические признаки гастрюляции. Последовательность в инициации синтезов различных ДНК.
17. Основной биогенетический закон Геккеля – Мюллера и его современное состояние. Гены, онтогенез и эволюция.
18. Закон зародышевого сходства Г.М. Бэра.
19. Реализация плана строения зародыша. Регуляторы раннего эмбриогенеза – гены гомеобокса. Нейруляция. Осевой комплекс зачатков.
20. Способы образования мезодермы.
21. Генетика развития и филогенез. Типы отклонений: ценогенез, филэмбриогенез, гетерохрония, гетеротопия.
22. Ранние этапы развития ланцетника.
23. Ранние этапы развития амфибий.
24. Ранние этапы развития рыб. Желточный мешок – I провизорный орган.
25. Ранние этапы развития птиц. Провизорные органы птиц.
26. Ранние этапы развития млекопитающих и человека.
27. Типы плацент. Функции плаценты. Критические периоды развития человека. Понятие о критических периодах развития.
28. Регуляция репродуктивных циклов.
29. Функциональная морфология молочной железы, уровни регуляции.
30. Эволюционная динамика гаметогенеза.
31. Биогенетический закон Геккеля – Мюллера и его современная интерпретация. Законы филэмбриогенезов (А.Н. Северцов).

32. Рост как часть проблемы биологии развития. Типы ростовых процессов. Уравнения скорости роста. Регуляция и генетический контроль ростовых процессов.
33. Эмбриональная индукция. Первые работы школы Шпемана.
34. Понятие о первичном организаторе. Экспериментальные работы по изучению индуктивных свойств тканей в эмбриогенезе и постнатальном развитии.
35. Регенерация. Понятие, классификация. Источники, масштабы и способы регенерации. Регуляция процессов физиологической и репаративной регенерации.

### **Перечень гистологических препаратов и информосхем к экзамену по дисциплине**

- Гистологический препарат. Яйцеклетка кошки. Яичник.
- Гистологический препарат. Сперматозоиды морской свинки.
- Рисунок. Схема оогенеза (самостоятельно)
- Рисунок. Схема сперматогенеза (самостоятельно).
- Схема. Типы оогенеза и питания яйцеклетки.
- Схема. Синаптонемальный комплекс и фазы мейоза.
- Схема. Гормональная регуляция оогенеза.
- Схема. Гормональная регуляция сперматогенеза.
- Гистологический препарат. Оплодотворение яйцеклетки аскариды.
- Схема. Акросомная реакция спермия морского ежа.
- Схема. Формирование оболочки оплодотворения.
- Схема. Акросомальная реакция сперматозоида.
- Схема. Последовательность акросомальной реакции морского ежа.
- Схема. Активация фосфолипазыС, протеинкиназы и изменение рН оплодотворенной яйцеклетки.
- Схема. Распределение встроенной в мембрану галактозилтрансферазы – GalTаз.
- Схема. Оплодотворение у млекопитающих.
- Схема. Кортикальная реакция ооцита морского ежа.
- Гистологический препарат. Дробление яйцеклетки аскариды.
- Гистологический препарат. Бластула лягушки.
- Схема. Классификация дробления.
- Схема. классификация бластул. Амфибластула. Целобластула.
- Схема. Дискобластула. Перибласт.
- Схема. Бластоциста.
- Схема. Основные типы дробления.
- Схема. Спиральный тип дробления.
- Схема. Гомоквадратное и гетероквадратное дробление.
- Схема. Билатеральный тип дробления у асцидии.
- Схема. Схема эксперимента Герстадиуса по задержке делений дробления у морского ежа.
- Гистологический препарат Первичная полоска.
- Гистологический препарат. Нейрула лягушки (поздняя гастрюла).
- Схема. Инвагинация у морского ежа.
- Схема. Гастрюляция у птиц.
- Схема. Общая схема строения осевого комплекса зачатков.
- Схема. Составные процессы гастрюляции у амфибий.
- Схема. Карты презумптивных зачатков на бластуле хвостатых амфибий.
- Схема. Карта презумптивных зачатков на бластуле амфибий по новейшим данным.
- Схема. Схема строения яйцеклетки шпорцевой лягушки на стадии 32 бластомеров.
- Схема. Последовательные стадии нейруляции у амфибий.
- Схема. Типы гастрюляции.
- Схема. Формирование мужского пронуклеуса.
- Гистологический препарат. Поперечный разрез зародыша ланцетника.
- Схема. Презумптивные зачатки зародыша лягушки.
- Гистологический препарат. Зародыш форели.

Схема. Миграция энтодермальных и мезодермальных клеток через первичную полосу. Схематическое изображение зародыша на стадии 17 часов.

Гистологический препарат Сомиты, хорда, нервная трубка. Поперечный разрез зародыша цыпленка.

Гистологический препарат. Туловищная и амниотическая складки. Поперечный разрез зародыша цыпленка.

Гистологический препарат. Зародыш курицы. 40 часов инкубации.

Гистологический препарат. Пуловина зародыша свиньи.

Схема. Первая фаза гастрюляции млекопитающих.

Схема. Дробление, гастрюляция, имплантация зародыша человека.

Схема. Различных типы плацент по степени сближения с кровеносным руслом матери.

Схема. Анатомическая классификация плацент.

Схема. Схематическое изображение зародыша млекопитающего с эмбриональной плацентой.

Схема. Строение гематоплацентарного барьера.

Схема. Гормональная функция плаценты.

Схема. Обменная функция плаценты.

Схема. Система «мать-внезародышевые органы (плацента) - плод»

Схема. Эмбриональные источники формирования провизорных органов.

В конце изучения дисциплины подводятся итоги работы студентов на лекционных и практических занятиях путем суммирования заработанных баллов в течение семестра.

### Критерии оценивания знаний обучающихся по дисциплине

#### Формирование балльно-рейтинговой оценки работы обучающихся

Семестр	Показатель	Посещение лекций	Посещение практических занятий	Работа на практических занятиях	Экзамен
5 семестр	Разбалловка по видам работ	9 x 1=9 баллов	15 x 1=15 баллов	212 баллов	64 балла
	Суммарный макс. балл	9 баллов max	24 балла max	236 баллов max	300 баллов max

#### Критерии оценивания работы обучающегося по итогам семестра

По итогам изучения дисциплины «Биология размножения и развития», трудоёмкость которой составляет 3 ЗЕ и изучается в 5 семестре, обучающийся набирает определённое количество баллов, которое соответствует оценке согласно следующей таблице:

Оценка	Баллы (3 ЗЕ)
«отлично»	271-300
«хорошо»	211-270
«удовлетворительно»	151-210
«неудовлетворительно»	менее 150

### 6. Методические указания для обучающихся по освоению дисциплины

Успешное изучение курса требует от обучающихся посещения лекций, активной работы на лабораторных занятиях, выполнения всех учебных заданий преподавателя, ознакомления с основной и дополнительной литературой.

Запись **лекции** – одна из форм активной самостоятельной работы обучающихся, требующая навыков и умения кратко, схематично, последовательно и логично фиксировать основные положения, выводы, обобщения, формулировки. В конце лекции преподаватель оставляет время (5 минут) для того, чтобы обучающиеся имели возможность задать уточняющие вопросы по изучаемому материалу. Из-за недостаточного количества аудиторных часов некоторые темы не удастся осветить в полном объеме, поэтому

преподаватель, по своему усмотрению, некоторые вопросы выносит на самостоятельную работу студентов, рекомендуя ту или иную литературу. Кроме этого, для лучшего освоения материала и систематизации знаний по дисциплине, необходимо постоянно разбирать материалы лекций по конспектам и учебным пособиям. В случае необходимости обращаться к преподавателю за консультацией.

#### **Подготовка к лабораторным занятиям.**

При подготовке к лабораторным занятиям студент должен изучить теоретический материал по теме занятия (использовать конспект лекций, изучить основную литературу, ознакомиться с дополнительной литературой, при необходимости дополнить конспект, делая в нем соответствующие записи из литературных источников). В случае затруднений, возникающих при освоении теоретического материала, студенту следует обращаться за консультацией к преподавателю. Идя на консультацию, необходимо хорошо продумать вопросы, которые требуют разъяснения.

В начале лабораторного занятия преподаватель знакомит студентов с темой, оглашает план проведения занятия, выдает задание. В ходе выполнения лабораторной работы студент может обратиться к преподавателю за консультацией или разъяснениями. При выполнении работ студент оформляет альбом (тетрадь) по лабораторному практикуму, который сдается на проверку в конце семестра.

Результаты выполнения лабораторных работ оцениваются в баллах, в соответствии с балльно-рейтинговой системой университета.

#### **Перечень лабораторных работ**

Лабораторная работа: Введение в биологию развития. Гаметогенез.

Лабораторная работа: Оплодотворение

Лабораторная работа: Дробление (палинтомический процесс). Гастрюляция

Лабораторная работа: Ранние этапы развития бес- и позвоночных животных

#### **Подготовка к устному опросу.**

При подготовке к устному опросу необходимо изучить теоретический материал по дисциплине. С целью оказания помощи студентам при подготовке к занятиям преподавателем проводится групповая консультация с целью разъяснения наиболее сложных вопросов теоретического материала.

#### **Подготовка к докладу с презентацией.**

Доклады делаются с целью проверки теоретических знаний обучающегося, его способности самостоятельно приобретать новые знания, работать с информационными ресурсами и извлекать нужную информацию.

Продолжительность доклада не должна превышать 5 минут. Тему доклада студент выбирает по желанию из предложенного списка.

При подготовке доклада студент должен изучить теоретический материал, используя основную и дополнительную литературу, обязательно составить план доклада (перечень рассматриваемых им вопросов, отражающих структуру и последовательность материала), подготовить презентацию.

Выступление должно строиться свободно, убедительно и аргументировано. Преподаватель следит, чтобы выступление не сводилось к простому воспроизведению текста, не допускается простое чтение составленного конспекта доклада. Выступающий также должен быть готовым к вопросам аудитории и дискуссии.

### **7. Перечень основной и дополнительной учебной литературы, Интернет-ресурсов, необходимых для освоения дисциплины**

#### **Основная литература**

1. Дондуа, А.К. Биология развития: учебник / А.К. Дондуа. - 2-е изд., испр. и доп. — СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2018. — 812 с. - ISBN 978-5-288-05827-1. - Текст: электронный. - URL: <https://znanium.com/catalog/product/1020205>.
2. Биология размножения и развития: курс лекций: учебное пособие / составитель О. А. Абросимова; под редакцией В. Ю. Горбуновой. — Уфа: БГПУ имени М. Акмуллы, 2006. — 140 с. — ISBN 5-87978-288-3. — Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. — URL: <https://e.lanbook.com/book/42232>.

### Дополнительная литература

1. Гистология, цитология и эмбриология: учебное пособие / Т. М. Студеникина, Т. А. Вылегжанина, Т. И. Островская, И. А. Стельмах; под ред. Т. М. Студеникиной. — Москва: ИНФРА-М, 2020. — 574 с. — (Высшее образование: Бакалавриат). - ISBN 978-5-16-006767-4. - Текст: электронный. - URL: <https://znanium.com/catalog/product/1117787>.
2. Методы исследования в биологии и медицине: учебник / В. Канюков; А. Стадников; О. Трубина; А. Стрекаловская. - Оренбург: ОГУ, 2013. - 192 с. URL: <http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=259268>.
3. Васильев, Ю. Г. Расширенный конспект лекций по цитологии, гистологии и эмбриологии: учебное пособие / Ю. Г. Васильев. — Ижевск: Ижевская ГСХА, 2019. — 185 с. — Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. — URL: <https://e.lanbook.com/book/133934>.
4. Перерядкина, С. П. Биология размножения: учебное пособие / С. П. Перерядкина, М. А. Ушаков, К. А. Баканова. — Волгоград: Волгоградский ГАУ, 2016. — 88 с. — Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. — URL: <https://e.lanbook.com/book/100802>.

### Internet – ресурсы

1. <http://rrc.bsu.edu.ru/download.php.view.17>.
2. <http://rrc.bsu.edu.ru/download.php.view.18>.
3. <http://hist.yma.ac.ru>.
4. Сайт морфологов [www.alexmorph.narod.ru](http://www.alexmorph.narod.ru).

Лист согласования рабочей программы  
учебной дисциплины (практики)

**Направление подготовки:** 06.03.01.Биология

**Профиль:** Биоэкология

**Рабочая программа:** Биология размножения и развития

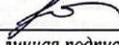
**Составитель:** Е.И. Антонова – Ульяновск: УлГПУ, 2024.

Программа составлена с учетом федерального государственного образовательного стандарта высшего образования по направлению подготовки 06.03.01. Биология утвержденного Министерством образования и науки Российской Федерации, и в соответствии с учебным планом.

Составители  Е.И. Антонова  
(подпись)

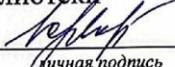
Рабочая программа учебной дисциплины (практики) одобрена на заседании кафедры биологии и химии 4.05. 2024 г., протокол № 10

Заведующий кафедрой

 Н.А. Ленгесова 8.05.2024  
личная подпись      расшифровка подписи      дата

Рабочая программа учебной дисциплины (практики) согласована с библиотекой

Сотрудник библиотеки

 Ю.Б. Марсакова 13.05.24г.  
личная подпись      расшифровка подписи      дата

Программа рассмотрена и одобрена на заседании ученого совета естественно-географического факультета 15.05. 2024 г., протокол № 4

Председатель ученого совета естественно-географического факультета

 Д.А. Фролов 24.04.24г.  
личная подпись      расшифровка подписи      дата