

Документ подписан простой электронной подписью Информация о владельце: ФИО: Таскаев Сергей Валерьевич Должность: Ректор Дата подписания: 12.09.2025 09:55:52 Уникальный программный ключ: 04c19ed8bfb98f3b6cb77a486b9a8788b8322323	МИНОБРАЗОВАНИЯ РОССИИ Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Челябинский государственный университет» (ФГБОУ ВО «ЧелГУ»)	Фонд оценочных средств по дисциплине «Генетика развития» по направлению подготовки 06.04.01 «Биология» ФГБОУ ВО «ЧелГУ»	стр. 1
--	---	--	--------

**Фонд оценочных средств
для промежуточной аттестации
по дисциплине (модулю)**

Генетика развития

Направление подготовки (специальность)
06.04.01 Биология

Направленность (профиль)
Генетика

Присваиваемая квалификация
Магистр

Форма обучения
очная

Год (ы) набора: 2025

Челябинск, 2025 г.

1. ПАСПОРТ ФОНДА ОЦЕНОЧНЫХ СРЕДСТВ

Направление подготовки: **06.04.01 Биология**

Направленность (профили): Генетика

Дисциплина: **Генетика развития**

Семестры изучения: 3

Форма промежуточной аттестации: зачет

2. ПЕРЕЧЕНЬ ФОРМИРУЕМЫХ КОМПЕТЕНЦИЙ

2.1. Компетенции, закреплённые за дисциплиной

Изучение дисциплины «Генетика развития» направлено на формирование следующих компетенций:

Коды компетенции (по ФГОС)	Содержание компетенций согласно ФГОС	Коды и содержание индикаторов	Перечень планируемых результатов обучения по дисциплине
1	2	3	4
ПК-2	Способен использовать в научной и производственно-технологической деятельности знания фундаментальных и прикладных разделов генетических дисциплин	ПК-2.1 Имеет представление об основных методах генетики и молекулярной биологии.	Знать: Для достижения индикатора ПК-2.1: современные методы, используемые для решения теоретических и прикладных задач генетики; терминологию, используемую в дисциплине, генетические механизмы развития растений. Для достижения индикатора ПК-2.2: правила организации самостоятельной работы при сборе и анализе генетической информации; применяемые в исследовании генетики развития растений приборы и аппаратуру. Уметь: Для достижения индикатора ПК-2.3: использовать знания о методах исследований при планировании научно-
		ПК-2.2 Рассматривает принципы устройства и работы современных лабораторий	
		ПК-2.3 Анализирует основные методы исследования, применяемые в современной генетике	

		ПК-2.4 Использует принципы методов лабораторной диагностики.	исследовательских работ. Для достижения индикатора ПК-2.4: пользоваться справочной и научной литературой, а также каталогами оборудования и реактивов. Владеть: Для достижения индикатора ПК-2.3: навыками поиска необходимой информации по генетике в литературных источниках и сети интернет; навыками планирования научных исследований и производственных задач. Для достижения индикатора ПК-2.4: навыками работы с базами данных по генетике при сборе информации; навыками работы с исследовательскими методиками.
--	--	--	--

3. СОДЕРЖАНИЕ ОЦЕНОЧНЫХ СРЕДСТВ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

3.1 Виды оценочных средств

№ п/п	Код компетенции/планируемые результаты обучения	Контролируемые темы/разделы	Наименование оценочного средства для текущего контроля	Наименование оценочного средства на промежуточной аттестации № задания
1	ПК-2 Знать: Для достижения индикатора ПК-2.1: современные методы, используемые для решения теоретических и прикладных задач генетики терминологию,	1. Введение в генетику развития растений. Методы генетики развития. 2. Общие принципы регуляции развития растений. 4. Эпигенетическая регуляция у растений.	Устный опрос, реферат	Вопросы к зачету № 1 – 21.

<p>используемую в дисциплине, генетические механизмы развития растений.</p> <p>Для достижения индикатора ПК-2.2: правила организации самостоятельной работы при сборе и анализе генетической информации; применяемые в исследовании генетики развития растений приборы и аппаратуру.</p> <p>Уметь: Для достижения индикатора ПК-2.3: использовать знания о методах исследований при планировании научно-исследовательских работ. Для достижения индикатора ПК-2.4: пользоваться справочной и научной литературой, а также каталогами оборудования и реактивов.</p> <p>Владеть: Для достижения индикатора ПК-2.3: навыками поиска необходимой информации по генетике в литературных источниках и сети интернет; навыками планирования научных исследований и производственных задач. Для достижения индикатора ПК-2.4: навыками работы с базами данных по генетике при сборе информации; навыками работы с исследовательскими методиками.</p>	<p>6. Развитие апикальной меристемы побега. 7. Развитие листа. 8. Развитие корня. 9. Развитие органов цветка, инициация цветения.</p>		
--	---	--	--

Примечание: типовые задания, критерии и показатели оценивания в рамках текущего контроля представлены в рабочей программе дисциплины (модуля). Полные комплекты оценочных средств и контрольно-измерительных материалов хранятся на кафедре.

3.2 Содержание оценочных средств

Оценочные средства промежуточной аттестации представлены перечнем вопросов для зачета.

Теоретические вопросы к зачету «Генетика развития»

1. Предмет и задачи генетики развития растений. Достоинства и особенности растений как объектов генетических исследований. Модельные объекты.

Предмет генетики развития растений - процесс реализации генетической информации в ходе индивидуального развития, т. е. путь от гена к признаку.

Основная задача генетики развития – расшифровка программ развития, т. е. изучение молекулярно-генетических механизмов, лежащих в основе принципов управления онтогенезом. Задачи:

- изучение генетического контроля онтогенеза;
- изучение генетического контроля сигнальных путей, т. е. механизмов восприятия и передачи внешних и внутренних сигналов;
- изучение генетических механизмов дифференциальной регуляции действия генов в онтогенезе;
- изучение генетических механизмов, контролирующих взаимодействие клеток и тканей (клональный анализ);
- изучение генетических основ регуляции развития растений фитогормонами;
- изучение генетических основ эволюции онтогенеза.

Достоинства и особенности растений как объектов генетических исследований:

- высокая плодовитость;
- самоопыление, способность к перекрестному опылению, вегетативному размножению;
- прикрепленный образ жизни, пассивность;
- простота организации (у животных описано более 100 типов клеток, а у растений – не более 40; у животных 4 основных типа тканей, а у растений – 3);
- открытый тип развития;
- небольшое число типов дифференцированных клеток и тканей;
- модульное строение (многократное повторение одних и тех же структур).

Модельные объекты генетики развития растений: арабидопсис (первый расшифрованный геном среди растений), рис, горох, томат, люцерна, львиный зев.

2. Методы обратной генетики: дизрупция гена путем гомологичной рекомбинации, Т-ДНК инсерционный мутагенез, РНК-интерференция, TILLING.

Обратная генетика: от гена к фенотипу. Гомологичная рекомбинация (замещение гена) осуществима для бактериальных, дрожжевых клеток, клеток млекопитающих, но трудноосуществима для высших растений, т.к. частота встраивания по гомологии у растений очень низкая. Увеличение частоты гомологичной рекомбинации у трансгенных растений, трансформированных генами, которые кодируют белки, вовлеченные в рекомбинацию: RecA, RAD54. Мох *Physcomitrella patens* – объект для получения высокой частоты рекомбинации.

Т-ДНК-инсерционный мутагенез – изменение генов за счет внедрения в клетку агробактериальных векторов на основе Ti-плазмиды *Agrobacterium tumefaciens*. Т-ДНК (transferred DNA, переносимая ДНК) содержит как правило только селективные маркеры для опознавания трансформированных мутантов, встраивается случайным образом в геном растения и вызывает нарушение работы того гена, в который эта

последовательность встроилась. Позволяет идентифицировать кодирующие и регуляторные области. Также векторы для Т-ДНК-мутагенеза могут содержать энхансеры или другие регуляторные элементы для изучения регуляции исследуемых генов, могут содержать репортерные белки, дающие при трансляции измененного гена гибридные белковые продукты, позволяющие идентифицировать мутантные клетки (компаратменты клетки, органы растения, в которых активен данный ген и т.д.)

РНК-интерференция – метод генного сайленсинга. Основные типы замолкания гена: пост-транскрипционный сайленсинг (регуляция экспрессии гена на уровне трансляции за счет специфического нарезания мРНК или репрессии трансляции) и транскрипционный сайленсинг (регуляция экспрессии гена на уровне транскрипции, метилирование гистонов). Регулируемое замолкание (индуцибельный сайленсинг), например, с помощью дексаметазона как индуктора транскрипционного фактора, необходимого для экспрессии ингибирующей РНК.

TILLING (Target Induced Local Lesions IN Genomes) позволяет выявить мутантов, содержащих точечную мутацию в гене интереса. Первый этап – индуцированный мутагенез, второй этап – выявление мутантных генов путем амплификации исследуемых генов с мечеными праймерами. При наличии мутаций образуются неспаренные гетеродуплексы, опознаваемые специфическими рестриктазами. Образцы с разрезанными рестриктазами последовательностями выявляют путем жидкостной хроматографии или денатурирующего электрофореза.

3. Методы изучения экспрессии генов: на уровне мРНК (Нозерн-блот анализ, ОТ-ПЦР, микрочипы, анализ активности генов с помощью репортерных конструкций), на уровне белка (Вестерн-блот анализ, иммуногистохимический анализ).

Нозерн-блот анализ: выделение РНК из образца, разделение молекул РНК путем гель-электрофореза, перенос молекул РНК из геля на нейлоновую мембрану (блоттинг), детекция исследуемых молекул с помощью меченных зондов (РНК, кДНК). Позволяет определять размер РНК.

ОТ-ПЦР – полимеразная цепная реакция, сопряженная с обратной транскрипцией. Включает: выделение РНК, обратная транскрипция и проведение ПЦР на матрице кДНК (фермент ревертаза – РНК-зависимая ДНК-полимераза). При сравнении экспрессии генов в разных образцах нужно определять также референсный ген, уровень экспрессии которого примерно одинаков во всех образцах (конститутивно экспрессирующийся ген). Количественная оценка – ОТ-ПЦР в реальном времени.

Микрочипы – анализ экспрессии тысяч генов одновременно. Принцип параллельной гибридизации смеси меченных нуклеиновых кислот (мРНК) со специфическими зондами, иммобилизованными на подложке в определенном порядке. Зонды синтезируют непосредственно *in situ* или отдельно.

Анализ активности генов с помощью репортерных конструкций, содержащих репортерный ген, «слитый» с промотором изучаемого гена, позволяет выявить экспрессирующиеся гены, поскольку активность репортерных генов легко детектируется. Кодирующая часть репортерного гена, включающая сайт инициации трансляции ATG, сливается с промоторной и регулирующей областью исследуемого растительного гена. Транскрипционные слияния приводят к образованию химерного транскрипта, но не химерного белка. Основные гены-репортеры: зеленый флюоресцентный белок GFP, люцифераза LUC, бета-глюкуронидаза GUS.

Вестерн-блот анализ выявляет изучаемый белок в образце путем разделения денатурированных белков в геле при электрофорезе с последующим переносом белков на мембрану из нитроцеллюлозы и детекции исследуемых белков с

помощью антител.

Иммуногистохимический анализ – выявление исследуемых белков на препаратах тканей или органов растений с помощью специфических антител с флюоресцентными метками.

4. Особенности эпигенетической регуляции у растений. Метилирование ДНК у растений. Модификация гистонов у растений. Белки группы Polycomb.

У растений метилирование ДНК имеет ряд уникальных черт: отличный профиль метилирования ДНК в специфических последовательностях, ферменты ДНК-метилтрансферазы и возможность обратимости метилирования в неделящихся клетках.

Регуляторы метилирования ДНК у растений – ДНК-метилтрансферазы, выделяют ферменты, метилирующие *de novo* и поддерживающее метилирование. Возможна пассивная утрата метильных меток, когда метилирование невозможно в течение нескольких раундов репликации. Активное деметилирование может осуществляться под действием ДНК-гликозилаз, которые обычно участвуют в эксцизионной репарации ДНК путем выстригания оснований. Метил-ДНК связывающие белки, МBD белки с метил-ДНК связывающим доменом, участвуют в изменении транскрипционной активности метилированных последовательностей.

Ферменты модификации гистонов посттрансляционно модифицируют аминоконцевые хвосты гистонов путем метилирования или ацетилирования. Гистоновые деацетилазы и ацетилтрансферазы осуществляют ацетилирование/деацетилирование. Метилтрансферазы гистонов метилируют лизиновые остатки в гистонах. Обе модификации обратимы.

Белки группы Polycomb (комплекс белков PRC2) осуществляют метилирование 27-го лизинового остатка у гистона H3. У растений арабидопсиса эти гены содержатся по крайней мере в составе трех PRC2 комплексов, все они различаются по специфичности мишеней их воздействия. Комплекс EMF контролирует баланс вегетативного и генеративного развития, VRN участвует в одном из путей индукции цветения, FIS необходим для координированного развития зародыша и эндосперма в семенах.

Эпигенетические метки необходимы для яровизации – выхода семян из состояния покоя под воздействием холода.

5. Особенности РНК-интерференции у растений. Пути РНКi сайленсинга.

Интефицирующие РНК (РНКi) у растений вносят особенно большой вклад в замалчивание генов по сравнению с другими организмами. Ключевой компонент этого эффекторного комплекса сайленсинга — белок Argonaute, который связывает маленькие РНК с помощью своего PAZ домена. РНК-направляемое замалчивание генов участвует в защите от вирусов, контролирует транспозоны и играет существенную роль в развитии растений.

Продемонстрированы разные пути РНКi-направляемого замалчивания генов:

Путь 1: связанное с трансгенами посттранскрипционное и индуцированное вирусами замалчивание генов (PTGS/VICS). Направляемое РНКi замалчивание генов, индуцированное трансгенами и вирусами, изначально функционировало как защитная система хозяина от чужих и инвазивных нуклеиновых кислот в виде соответствующих вирусных компонентов, транспозонов и трансгенов. Образованные различными способами дуплетные РНК (dsРНК) подвергаются процессингу. Антисмысловые транскрипты могут комплементарно спариваться с информационными РНК-мишенями с образованием дуплетных РНК. Транскрипция инвертированных повторов ДНК может приводить к образованию шпилечных РНК. Вирусные РНК, кодирующие собственную

РНК-зависимую РНК-полимеразу и реплицирующиеся с образованием двуязыковых интермедиатов РНК, включаются в процесс прямо на уровне двуязыковых РНК. Дуплекс siРНК раскручивается и антисмысловая цепочка взаимодействует с одним из белков из семейства аргонатов с образованием комплекса индуцированного РНК сайлесинга (RISC). Путь 2: регуляция развития растений miРНК и транс-действующими siРНК. miРНК замалчивают экспрессию генов путем комплементарного спаривания с информационными РНК-мишенями и индукции расщепления мРНК или ингибирования трансляции. МикроРНК закодированы в таких зонах генома, которые расположены между генами, кодирующими белки, или в интронах. Высокая комплементарность растительных микроРНК к кодирующим участкам мРНК-мишеней способствует расщеплению мРНК, подобно siРНК. Эндогенные транс-действующие siРНК (ta-siРНК) — тип маленьких РНК, гидролизующих свои мРНК-мишени.

Путь 3: связанный с трансгенами транскрипционный сайленсинг, направляемое РНК метилирование ДНК и образование гетерохроматина. Для направляемого РНК метилирования ДНК необходимы двуязыковые РНК, которые процессируются с возникновением маленьких РНК, способных проникать в ядро и индуцировать в нем эпигенетические изменения.

6. Принципы регуляции развития у растений. Основные группы рецепторов у растений, компоненты передачи сигнала, основные группы транскрипционных факторов у растений.

Регуляция экспрессии генов в каждой отдельной клетке в зависимости от разнообразных сигналов внешней и внутренней среды. Передача практически любого сигнала в клетке включает в себя три основных этапа: рецепция сигнала, передача и усиление сигнала, и изменение экспрессии генов.

На первом этапе сигнал специфически взаимодействует с белком-рецептором, который должен специфически и с высокой аффинностью связывать сигнальные молекулы, не меняя ее структуры, и при рецепции сигнальной молекулы запускать работу нижележащей системы передачи сигнала. Локализованы рецепторы на мембранах, в цитоплазме, в ядре, в хлоропластах. У растений нет рецепторов, выполняющих функцию транскрипционных факторов. Необходима система передачи сигнала, вторичные мессенджеры, усиливающие сигнальный каскад. Возможность взаимодействия и перекрестной активации нескольких сигнальных путей, что важно для координированного развития растений в зависимости от различных сигналов. На последнем этапе передачи сигнала – изменение активности транскрипционных факторов и изменение уровней экспрессии генов.

Основные группы рецепторов растений: рецепторные протеинкиназы (тирозинкиназы (Туг-киназы), серин/треонин-киназы (Ser/Thr-киназы) и гистидин-киназы (His-киназы), рецепторы, ассоциированные с G-белками, и рецепторы, взаимодействующие с системой убиквитинирования белков (система убиквитинирования белков регулирует протеосомную деградацию определенных белков).

Рецепторные гистидинкиназы — элементы двукомпонентных сигнальных систем, организованных по принципу фосфореле: включают сенсорную гистидин-киназу, гистидин-фосфотрансферазный белок, переносящий фосфатную группу, и регулятор ответа (транскрипционный фактор).

Транскрипционные факторы объединяют в группы (семейства) на основании сходства ДНК-связывающих доменов, а также наличия других консервативных доменов: содержащие MADS-домен (регуляция перехода к цветению, развитие органов цветка, развитие эндосперма), содержащие гомеодомен, содержащие GRAS-домен.

7. Регуляция растений фитогормонами. Основные свойства фитогормонов. «Классическая пятерка».

Фитогормоны – основные эндогенные сигналы, регулирующие развитие растений. Небольшие мобильные молекулы, представляют собой разнообразную группу веществ. Основными свойствами фитогормонов являются:

1. Способность влиять на процессы жизнедеятельности и развитие растений в очень низких концентрациях.

2. Наличие собственного рецептора, специфически связывающего данный фитогормон. Возможно несколько рецепторов для одного фитогормона. Природа рецепторов разнообразна.

3. Наличие собственной системы передачи сигнала, работа которой активируется при связывании гормона с рецептором. Последним звеном этой цепи является транскрипционный фактор. Характерно наличие длинных многокомпонентных путей передачи сигнала.

4. Способность специфически влиять на экспрессию определенных генов транскрипционными факторами, которые активируются при передаче сигнала фитогормонов. В промоторах гормон-регулируемых генов имеется несколько последовательностей для связывания транскрипционных факторов, зависящих от разных фитогормонов, что дает возможность для взаимодействия гормонов в регуляции их экспрессии и контроле развития. Гормоны могут напрямую регулировать экспрессию генов, участвующих в передаче своего сигнала, по принципу петли отрицательной обратной связи.

Среди фитогормонов — регуляторов роста растений, отвечающих четырем вышеперечисленным требованиям, выделяют «классическую пятерку»: ауксины, цитокинины, гиббереллины, абсцизовая кислота и этилен. В контроле большинства морфогенетических процессов фитогормоны взаимодействуют между собой, при этом они могут быть как синергистами, так и антагонистами, антагонистические взаимодействия между двумя фитогормонами являются основным механизмом регуляции того или иного процесса в зависимости от меняющихся условий среды

8. Ауксины. ПАТ. PIN белки. Функции.

Индолилуксусная кислота (ИУК) — основной натуральный ауксин, биосинтез в основном в молодых листьях и их примордиях.

Два вида транспорта ауксинов: быстрый транспорт по флоэме и полярный транспорт ауксинов (ПАТ) по клеткам перидермы и молодым (живым) сосудистым элементам. При полярном транспорте имеет место вход ИУК в клетку с одной стороны и выход из нее с противоположной. Строго выраженная направленность транспорта: в побеге он направлен базипетально, от апикальной меристемы и молодых листьев к корню; в кончике корня происходит разворот ПАТ, и дальше ИУК движется акропетально до зоны образования боковых корней.

Белки AUX1/LAX - входной канал полярного транспорта ауксинов, для них не выявлена полярная локализация, входной канал ПАТ может располагаться на всех поверхностях клеток.

Белки PIN - выходной канал полярного транспорта ауксинов. Четкая полярная локализация определяет направление полярного транспорта ауксинов. Основу каждого выходного канала ПАТ составляет белок PIN. Белки PIN – трансмембранные белки, обладают тканеспецифичностью и разными механизмами контроля локализации на полюсах клетки. PIN1 является основным PIN-белком в растении и участвует в контроле

развития всех его органов на всех этапах. В кончике корня, где происходит разворот полярного транспорта ИУК, имеет место локализация PIN1, PIN2 и PIN3 — на различно ориентированных поверхностях клеток.

Контролируют направленные ростовые движения растений (тропизмы), асимметричность деления клеток в эмбриогенезе и полярность развития всех органов растений благодаря наличию ПАТ, клеточный цикл (влияют на циклин-зависимые протеинкиназы), стимулируют активность ионных каналов, рост клеток растяжением и дифференцировку специфических типов клеток (сосудов, корневых волосков), играют ключевую роль в развитии корневой системы и закладке примордиев латеральных органов побега.

9. Цитокинины. Путь передачи сигнала. Функции.

Цитокинины — группа фитогормонов, способных стимулировать пролиферацию растительных клеток. С этой способностью цитокининов связаны их основные функции в развитии растений — поддержание апикальной меристемы побега, стимуляция транспорта питательных веществ в клетку, ингибирование апикальной меристемы корня, замедление старения листьев. В контроле большинства онтогенетических процессов цитокинины являются антагонистами ауксинов и гиббереллинов.

По своей химической природе все натуральные цитокинины являются N6-замещенными производными аденина. Основным местом биосинтеза цитокининов является корень, а основным местом активации — апекс побега, наибольшее значение в дальнем транспорте цитокининов между органами растения имеет ксилемный транспорт, который действует в акропетальном направлении (от корня к надземной части растения). Путь передачи сигнала при ответе на цитокинины у растений организован по принципу фосфореле и имеет сходство с двукомпонентными сигнальными системами бактерий. Основные компоненты пути передачи сигнала: рецепторы – гибридные сенсорные гистидин-киназы (семейство АНК), гистидин-фосфопереносящие белки (семейство АНР), транскрипционные факторы ARR-B, репрессоры ответа на цитокинин ARR-A (гомологи ARR-B).

Гены, экспрессия которых напрямую регулируется цитокининами:

1. Гены, контролирующие метаболизм и передачу сигнала различных фитогормонов.
2. Гены, участвующие в световом сигналинге (ген фитохрома A PHYA и взаимодействующего с ним белка PKS1).
3. Гены некоторых хлоропластных белков.
4. Гены, контролирующие клеточный цикл (гены циклинов класса D).
5. Гены, контролирующие метаболизм и транспорт сахаров и неорганических солей.

10. Этилен. Этилен-зависимые транскрипционные факторы. Функции.

Этилен (C₂H₄) — первый из обнаруженных газообразных гормонов растений. Функции: контроль развития проростка на ранних этапах (тройной ответ), регуляция созревания плодов, старения и опадения цветков и листьев, контроль старения и программируемой клеточной смерти. Этилен участвует в реакции растений на биотический и абиотический стресс, и синтез его в органах растений усиливается в ответ на разного рода повреждения. Являясь летучим газообразным веществом, этилен осуществляет быструю коммуникацию между разными органами растений и между растениями в популяции, что важно при развитии стресс-устойчивости.

Большинство этих функций связано с регуляцией экспрессии генов, играющих

центральную роль в обеспечении вышеперечисленных процессов, этилен-зависимыми транскрипционными факторами ERF. ERF белки связываются со специфической последовательностью ERE в промоторах этилен-регулируемых генов. ERF-регулируемые гены – гены глутатион-S-трансфераз, участвующих в защите растений от стресса и старении тканей, гены DREB1A/2A, участвующие в ответе на высыхание, гены PR белков (pathogene-related): хитиназы, бета-1,3-глюканазы, отвечающие на биотический стресс.

Биосинтез этилена на низком уровне имеет место во всех органах и тканях растений на всех стадиях жизненного цикла и усиливается на некоторых стадиях (ранние стадии развития проростка, старение) и при стрессовых воздействиях (поранение, атака патогена). Биосинтез этилена регулируется циркадными ритмами (уровень этилена в тканях растений достигает максимума в полдень), а также некоторыми другими фитогормонами (например, цитокинины и ауксины стимулируют биосинтез этилена, а гиббереллины снижают его уровень).

11. Гиббереллины. Рецепция и передача сигнала. Белки DELLA. Функции.

Гиббереллины — группа фитогормонов, производных вещества из класса терпенов геранилгеранил-дифосфата (ГГДФ). В контроле большинства морфогенетических процессов гиббереллины действуют в одном направлении с ауксинами и являются антагонистами цитокининов и абсцизовой кислоты. Основное место синтеза гиббереллинов в растении — листовые примордии и молодые листья. Основным способом регулирования концентрации активных гиббереллинов в тканях растения является контроль экспрессии генов, кодирующих ферменты семейства 20DD, разные представители которого катализируют как реакции активации гиббереллинов, так и реакции их инактивации.

Функции гиббереллинов: контроль прорастания семян, роста стебля в длину, переход к цветению и развитие органов цветка. Прорастание семян под действием света определяют фитохромы А и В, активация которых вызывает повышение уровней экспрессии генов $Ga3Ox$, участвующих в активации гиббереллинов, и снижение уровней экспрессии генов $Ga2Ox$, действующих в их инактивации.

Молекулярные механизмы реализации этих функций связаны с деградацией DELLA-белков, опосредованной рецептором GID1.

12. Абсцизовая кислота. Рецепция и передача сигнала. Функции.

Абсцизовая кислота (терпеноид по химической природе) важна для поддержания водного баланса в условиях засухи; недостаток влаги ведет к резкой активации синтеза АБК и ее выходу из мест депонирования во внутри- и вне-клеточное пространство. К числу быстрых эффектов АБК, которые имеют место через несколько минут после повышения ее концентрации, относится асимметричный транспорт ионов калия, кальция и анионов через мембрану замыкающих клеток устьиц, в результате чего замедляется поступление воды в клетки, их тургор падает, что приводит к закрытию устьичной щели. Одновременно АБК активирует всасывание воды корнями. АБК является одним из ключевых регуляторов развития семян. АБК регулирует созревание зародыша, препятствует преждевременному прорастанию семян при их созревании, продлевает период покоя зрелых семян, спящих почек, клубней и корнеплодов. В контроле многих онтогенетических процессов АБК кислота является антагонистом ауксинов, гиббереллинов и цитокининов. Совместно с этиленом АБК усиливает процессы старения и опадения цветков и плодов, а также играет роль в защите от стресса.

Четыре независимых рецептора к АБК:

1. FCA — ядерный РНК-связывающий белок, ингибитор экспрессии гена FLC (репрессора цветения).

2. AVAR/CHLN — белок, локализованный в хлоропластах, который участвует в метаболизме хлорофилла и передаче сигналов от хлоропластов к ядру.

3. GPCR — трансмембранные рецепторы, ассоциированные с G-белками, локализованы на плазмалемме.

4. RCAR/PYR/PYL — цитозольные рецепторы АБК, относящиеся к одному из семейств белков-ингибиторов протеинфосфатаз.

Каждый из типов рецепторов АБК индуцирует «свой» путь передачи сигнала, приводящий к активации разных групп транскрипционных факторов.

13. Основные стадии морфогенеза. Формирование апикально-базальной оси зародыша и роль ПАТ в этом процессе. Формирование радиальной симметрии зародыша.

В процессе морфогенеза идет определение плана тела зародыша, закладываются ткани и органы будущего растения. В основе процессов морфогенеза зародыша лежит определение доменов зародыша с разным характером транскрипции генов-регуляторов развития. Основные стадии морфогенеза:

- первое полярное деление зиготы, апикальная и базальная клетки, которые различаются по набору экспрессирующихся в них генов и впоследствии дают начало разным органам: из апикальной клетки развивается большая часть зародыша, базальная клетка дает начало гипофизу и суспензору.

- стадия глобулы (8 клеточного зародыша) после нескольких упорядоченных делений апикальной клетки зиготы.

- стадия сердца, неравномерная пролиферация клеток, которая приводит к закладке зачатков семядолей, апикальной меристемы побега и первичного корня.

- стадия торпедо, усиливается рост клеток растяжением и происходит дальнейшее развитие зачатков органов, начинается накопление в тканях зародыша питательных веществ. Эта стадия завершает морфогенез зародыша, после начинается созревание и период покоя.

Формирование апикально-базальной оси начинается еще до делений зиготы, так как зигота уже имеет полярное строение. На стадии 8 клеток начинается обособление доменов зародыша вдоль апикально-базальной оси. Производные апикальной клетки: четыре «верхних» клетки, которые в дальнейшем дают начало апикальному домену зародыша (его производными являются семядоли и апикальная меристема побега); четыре «нижних» клетки, которые в дальнейшем дают начало центральному домену зародыша (из него развивается гипокотиль проростка). Производные базальной клетки: две «верхних» клетки, которые в дальнейшем дают начало базальному домену зародыша или гипофизу (его производные - апикальная меристема корня и корневой чехлик); клетки суспензора (связь зародыша с эндоспермом).

Формирование радиальной симметрии зародыша имеет первостепенное значение для закладки и развития многообразных тканей растения. Слои клеток — предшественники разных тканей начинают дифференцироваться у зародыша со стадии 16 клеток

Клетки разных доменов зародыша различаются по набору экспрессирующихся в них генов. В яйцеклетке и зиготе важны для ранних этапов эмбриогенеза гены PIN7 (кодирует PIN-белок, необходимый для полярного транспорта ауксинов), гены WOX2 и WOX8, которые в дальнейшем контролируют идентичность клеток зародыша (WOX2) и клеток суспензора (WOX8) на самых ранних стадиях развития. Транскрипты PIN7,

WOX2 и WOX8 асимметрично распределены в зиготе.

Полярный транспорт ауксинов играет основополагающую роль в обеспечении полярности развития растения и определяет формирование апикально-базальной оси зародыша. Разные PIN-белки работают на разных стадиях развития зародыша и в разных его доменах.

14. Контроль развития разных доменов зародыша. Контроль созревания зародыша. Контроль развития эндосперма.

Апикальный домен зародыша дает начало апикальной меристеме побега (ПАМ) и семядолям. Закладка и дифференцировка апикального домена зародыша зависит от регуляции пространственного и временного характера экспрессии генов: STM (пролиферация клеток ПАМ и закладка ПАМ в эмбриогенезе), WUS, CLV, CUC (граница между семядолями).

Центральный домен – его производными являются гипокотиль, основания семядолей, первичный корень и проксимальная часть апикальной меристемы корня. Важная роль стеролов в развитии центрального домена: с одной стороны, они являются необходимым структурным компонентом клеточных мембран, с другой — сигнальными молекулами. Стерольная композиция мембраны влияет на локализацию белков PIN на поверхности клеток, необходимых для ПАТ. Стероиды необходимы для синтеза целлюлозы в растительных клетках и формирования клеточной стенки.

Базальный домен – его производной является дистальная часть апикальной меристемы корня (КАМ), в том числе покоящийся центр (ПЦ) — ниша стволовых клеток КАМ. Гены WOX5 и SCR необходимы для развития ПЦ. Важно возникновение максимума концентрации ауксинов в нижней части базального домена зародыша в конце стадии глобулы, для этого необходим ПАТ и PIN-белки.

Созревание зародыша характеризуется ростом зародыша, накоплением питательных веществ (запасных белков, крахмала и липидов); накоплением LEA-белков, защищающих ткани от дегидратации; ингибированием прорастания. После окончания фазы созревания зародыш высыхает и переходит к периоду покоя. Гены LEC — ключевые регуляторы созревания зародыша, их экспрессия стимулирует накопление запасных белков, а также ингибирует прорастание. Продуктами этих генов являются транскрипционные факторы, которые напрямую регулируют экспрессию генов, связанных с созреванием и контролем морфогенеза зародыша. Ген PKL — антагонист LEC-генов в контроле созревания зародыша, основной его функцией является репрессия транскрипции LEC-генов на постэмбриональной стадии развития растений. Важную роль в созревании зародыша играют гиббереллины и АБК, они влияют на экспрессию генов LEC. Роль LEC-генов в морфогенезе зародыша связана с их участием в негативном контроле пролиферации клеток (подавляют экспрессию некоторых генов циклинов, которые необходимы для обеспечения клеточного цикла).

15. Развитие апикальной меристемы побега. Стволовые клетки, принцип организации ниши стволовых клеток. Строение ПАМ.

Апикальная меристема побега (ПАМ) расположена на верхушке побега, дает начало наземным органам растения, которые формируются по модульному принципу: элемент побега включает лист, междоузлие и пазушную почку.

В ПАМ содержится популяция стволовых клеток (СК) – это группа тотипотентных недифференцированных клеток, способных поддерживать собственную популяцию и продуцировать клетки, претерпевающие дифференцировку, благодаря чему растения формируют новые органы в течение многих лет. СК локализованы в

центральной зоне ПАМ, т.н. нише ствольных клеток: локальном микроокружении, поставляющем факторы, необходимые для поддержания стволовости. Клетки центральной зоны, относительно крупные вакуолизированные клетки, делятся медленно и с постоянной скоростью. Дифференцировка СК в нише подавляется в результате действия факторов, продуцируемых клетками «организующего центра» (клетки нижних слоев, подлежащая зона). Центральная зона окружена клетками периферической зоны, способными к дифференцировке: в результате делений клеток периферической зоны в меристеме формируется примордий листа и пазушные почки. По мере деления СК дочерние клетки удаляются от организующего центра, оказываясь вне зоны действия продуцируемых им сигналов, и претерпевают дифференцировку.

В ПАМ выделяют слои клеток: L1, L2 и L3. Клетки внешних слоев L1 и L2 делятся антиклинально («туника»), клетки L1 образуют эпидермис побега, L2 и L3 – внутренние ткани листа и стебля. Клетки внутреннего слоя L3 («корпус») характеризуются различным направлением деления.

Клетки ПАМ соединены через плазмодесмы, через которые происходит обмен регуляторными молекулами (единые симпластические поля).

Ключевые гены, контролирующие активность ПАМ: *STM*, *WUS*, *ZLL*, *CLV*.

16. Роль транскрипционных факторов в регуляции активности меристемы побега. Гены *WUS*, *STM*. Регуляция клеточного цикла клеток ПАМ.

Транскрипционные факторы (ТФ) – ключевые регуляторы развития и поддержания активности ПАМ. Ген *STM* кодирует гомеодомен, содержащий ТФ генов группы *KNOX*, необходим для развития и функционирования ПАМ, поддержания клеток ПАМ в недифференцированном состоянии. Ген *STM* начинает экспрессироваться еще в апексе зародыша на стадии поздней глобулы. Репрессия активности генов *KNOX* осуществляется за счет эпигенетических механизмов с участием белков Polycomb (белки AS1 и AS2). Для правильного функционирования меристемы необходимо подавление активности генов AS1 и AS2 в клетках меристемы, что и осуществляет транскрипционный фактор *STM*.

Ген *WUS*, который впервые обнаружен у арабидопсис, кодирует гомеодомен-содержащий транскрипционный фактор, начинает экспрессироваться в апексе эмбриона на стадии ранней глобулы. В ПАМ ген *WUS* экспрессируется в центральной зоне апикальной меристемы в небольшой группе клеток, образующих «организующий центр». Основная функция гена *WUS* — поддержание пула ствольных клеток в апикальной меристеме побега, формирование нормальной ПАМ в эмбриогенезе.

Пролиферация клеток в меристемах контролируется различными факторами – транскрипционными факторами и гормонами (ауксины, гиббереллины, АБК, цитокинины), их мишенями являются регуляторы клеточного цикла циклины и циклин-зависимые киназы CDK. Переход клетки из стадии G1 в стадию S контролируется циклинами группы D (CycD). Экспрессия циклинов CycA при переходе из стадии G1 в стадию S и в течение стадии S клеточного цикла. Циклины группы B CycB регулируют переход из стадии G2 в стадию M. Переход G1-S является ключевым этапом в регуляции клеточного цикла.

17. Развитие листа. Инициация листового примордия, роль ауксинов. Контроль идентичности доменов листа.

Начальное событие в развитии листа – спецификация клеток листового зачатка. Инициация листового примордия происходит на периферии ПАМ при изменении в клетках спектра экспрессирующихся генов, определяющих переход клеток в детерминированное состояние. Прекращается экспрессия меристем-специфических

генов KNOX. После определения формы листа количество клеточных делений снижается и происходит переход к росту путем растяжения клеток, для чего необходим ген *ANT*. Репрессия генов KNOX происходит за счет прямой репрессии их транскрипции с помощью системы AS1-AS2-HIRA (ТФ AS 1 и 2 и фактор ремоделинга хроматина HIRA) и возникновения локусов высокой концентрации ауксинов на периферии ПАМ. Ауксины подавляют пролиферацию стволовых клеток ПАМ и стимулируют закладку листьев за счет стимуляции растяжения клеток по механизму «кислого роста», негативная регуляция экспрессию генов KNOX и ограничивая зону экспрессии генов AS1, AS2 и ANT. Локальные максимумы ауксинов обусловлены изменением ориентировки ПАТ и зависит от локализации на поверхности клеток белка PIN1.

Для пролиферации клеток листового примордия необходима работа генов ANT, мишень которого – ТФ YABBY, контролирующие адаксиально-абаксиальную полярность латеральных органов и пролиферацию клеток листовой пластинки.

Контроль идентичности доменов листа определяется отличиями в экспрессии генов. Проксимальный (прилегающий к черешку) и дистальный (кончик листа) домены контролируются генами-антагонистами: проксимальный домен определяют гены BOP1 и BOP2 (репрессия меристематической активности клеток), дистальный – гены JAG и JGLL (стимуляция пролиферации клеток). Регуляторы развития латеральных доменов – гены NS1 и NS2, PRS, их продукты ТФ WOX. Адаксиально-абаксиальная полярность листа зависит от антагонистического взаимодействия двух групп ТФ: адаксиальный домен контролируют ТФ HD-ZIPIII, абаксиальный домен – ТФ KANADY и YABBY.

18. Развитие корня. Организация КАМ, регуляция активности клеток КАМ. Гены PLT, SHR, SCR. Регуляция развития бокового корня.

Рост корня происходит за счет активности корневой апикальной меристемы (КАМ), расположенной на его верхушке и прикрытой корневым чехликом. КАМ состоит из медленно делящихся клеток покоящегося центра (ПЦ) и чаще делящихся клеток проксимальной меристемы – инициалей. В результате делений клеток-инициалей разного типа образуются линейные ряды клеток («файлы» клеток), составляющие основные ткани корня: эпидерму, перицикл и проводящие ткани, первичную кору (кортекс) и эндодерму, корневой чехлик (колумеллу).

Клетки ПЦ – организующий центр меристемы, стимулирует клеточные деления прилегающих клеток-инициалей и блокирует их дифференцировку. Сами клетки-инициали являются стволовыми клетками меристемы корня.

В ПЦ меристемы корня обнаруживается экспрессия гомолога гена ПАМ *WUS*, названного *WOX5*, его экспрессия регулируется ауксином, его продукт предотвращает дифференцировку клеток-инициалей и стимулирует их деления в ПЦ корня. Ауксин играет ключевую роль в развитии корня на всех этапах, определяет положение и формирование ниши стволовых клеток и ПЦ в меристеме корня, регулирует митотическую активность ее клеток, вовлечен в развитие бокового корня.

Гены *PLT* поддерживают активность СК и кодируют транскрипционные факторы с AP2-доменом, белковые продукты этих генов создают концентрационный градиент, максимум которого соответствует нише стволовых клеток в корне. Ауксин регулирует экспрессию генов *PLT*. Продукты генов *PLT* необходимы для поддержания градиента ауксина, вероятно, через регуляцию экспрессии генов *PIN*.

Гены *SHR* и *SCR* необходимы для ассиметричного деления клеток-инициалей (инициали коры/эндодермы). Оба эти гена кодируют транскрипционные факторы семейства GRAS. Ген *SCR* определяет радиальную структуру корня, контролирует ассиметричное деление клеток-инициалей, экспрессируется в эндодерме, в инициалах

кору/энтодермы и в ПЦ. SCR вовлечен в перемещение белка SHR, ограничивая его миграцию.

Ключевую роль в развитии боковых корней играет ауксин, воздействуя на белки-регуляторы клеточного цикла циклины типа D или циклин-зависимые киназы CDKB1, подавляет экспрессию белков-ингибиторов клеточного цикла, стимулируя деления. Ген WOX5 экспрессируется в клетках-основательницах примордия. Ген ACR4 начинает экспрессироваться в клетках перицикла после первого ассиметричного деления и необходим для подавления деления соседних клеток перицикла (чтобы примордии боковых корней не закладывались слишком близко друг от друга).

19. Инициация цветения. Развитие меристемы цветка.

В контроль зацветания вовлечены несколько десятков генов. Основные сигнальные пути индукции цветения: холодовой, фотопериодический, гиббереллиновый и автономный.

Фотопериодический путь: растения короткого дня и растения длинного дня. Фоторецепторами являются фитохромы, поглощающие красный и дальний красный свет, и криптохромы, рецепторы синего цвета. Влияют на ТФ и регулируют активность генов, определяющих циркадные ритмы. Ключевой ген фотопериодической индукции цветения – CO, а также LHY, CCA1, TOC1. Ген CO экспрессируется в проводящих тканях листа, контролирует образование флоригена FT, инициирующего цветение. Мишени гена FT – гены, необходимые для развития флоральной меристемы (ФМ).

Индукция цветения холодом – яровизация (вернализация). Ключевой ген – FLC, экспрессируется в ПАМ и КАМ, его продукт, ТФ, репрессор цветения, подавляет транскрипцию гена FT. Регуляция гена FLC эпигенетическая,

Автономный путь индукции цветения реализуется за счет генов FCA, FY, FLD и др., которые ускоряют зацветание, подавляя экспрессию гена FLC.

Гормональная индукция цветения – гиббереллины повышают транскрипцию генов LFY, необходимых для детерминации ФМ. Яровизация делает меристему компетентной к действию гиббереллинов.

Ген LFY – ключевая роль формирования ФМ, ген-интегратор информации, поступающей от разных путей индукции цветения. Для его транскрипции важен также ауксин. LFY необходим для формирования листовых примордиев, пороговый уровень экспрессии LFY переключает ПАМ с формирования листа на образование флоральных примордиев. Антагонист LFY – ген TFL, поддерживающий недетерминированность и меристематическую активность ПАМ. LFY негативно регулирует экспрессию TFL.

20. Развитие органов цветка. ABC-модель.

Образование органов цветка определяется генами LFY, как и формирование ФМ. LFY активируют транскрипцию генов, детерминирующих тип цветка. Генетическая схема, описывающая детерминацию органов в радиально расположенных мутовках цветка тремя группами генов (A, B и C) – ABC-модель. Цветок арабидопсиса состоит из 4 мутовок, 1ая наружная мутовка дает 4 чашелистика, 2ая – 4 лепестка, 3ья – 4-6 тычинок, 4ая – пестик из двух плодолистиков. Мутанты генов ABC-модели дают замены органов соответствующих мутовок. В каждой мутовке – уникальный набор генов, определяющих развитие специфических органов, гены негативно регулируют экспрессию друг друга. Гены AP2 – 1 и 2 мутовки, гены AP3/PI – 2 и 3 мутовки, AG – 3 и 4 мутовки. Гены класса A детерминируют развитие чашелистиков в 1 мутовке, и действуя вместе с генами класса B во 2 мутовке – лепестков. В 3 мутовке гены класса B вместе с генами класса C детерминируют развитие тычинок, а в 4 мутовке гены класса C

определяют развитие плодолистиков. Гены кодируют ТФ, содержащие MADS-боксы. Ген LFY – основной транскрипционный регулятор генов ABC-классов, задействованы и эпигенетические механизмы регуляции.

21. Клональный анализ в изучении морфогенеза высших растений.

Изучение генетических механизмов, контролирующих взаимодействие клеток и тканей (клональный анализ). Взаимодействия клеток основаны на обмене определенными индуктивными сигналами, поэтому основной задачей клонального анализа является выявление генов, контролирующих образование сигналов, а также генов, которые обеспечивают перемещение сигналов между клетками.

4. ПОРЯДОК ПРОВЕДЕНИЯ И КРИТЕРИИ ОЦЕНИВАНИЯ ПРОМЕЖУТОЧНОЙ АТТЕСТАЦИИ

4.1. Порядок проведения промежуточной аттестации

В рамках **текущего контроля** в течение семестра для оценки знаний, умений, навыков, получаемых в ходе изучения дисциплины, учитывается выполнение контрольной работы, ответы на устные опросы.

Критерием успешности освоения учебного материала **по окончании учебного семестра** (промежуточная аттестация) является экспертная оценка преподавателя, учитывающая: текущую успеваемость в течение семестра (устный опрос, реферат, контрольная работа). Кроме того, экспертная оценка преподавателя может основываться на регулярности посещения обязательных учебных занятий, успешности выполнения установленных на данный семестр объемов рабочей программы.

Промежуточная аттестация проводится в форме зачета по билетам. Билет содержит два теоретических вопроса

4.2. Критерии оценивания промежуточной аттестации по видам оценочных средств

Критерии оценивания теоретического вопроса

Зачтено. Студент глубоко и полно владеет содержанием учебного материала и понятийным аппаратом; умеет связывать теорию с практикой, иллюстрировать примерами, фактами, данными научных исследований; осуществляет межпредметные связи, предложения. Делает выводы; логично, четко. Ясно и кратко излагает ответы на поставленные вопросы; умеет обосновывать свои суждения и профессионально-личностную позицию по излагаемому вопросу. Ответ носит самостоятельный характер. Допущенные ошибки исправляются студентом после дополнительных вопросов экзаменатора.

Не зачтено. Студент обнаруживает знание и понимание основных положений учебного материала, но излагает его неполно, непоследовательно, допускает неточности и существенные ошибки в определении понятий, формулировке положений, не привлекает для аргументации ответа основные положения исследовательских, концептуальных и нормативных документов, не умеет обосновать свои суждения; наблюдается нарушение логики изложения. Ответ отличается низким уровнем самостоятельности, не содержит собственной профессионально-личностной позиции.

Или, студент имеет разрозненные, бессистемные знания: не умеет выделять

главное и второстепенное; допускает ошибки в определении понятий, формулировке теоретических положений, искажающие их смысл; не ориентируется в нормативно-концептуальных, программно-методических, исследовательских материалах, беспорядочно и неуверенно излагает материал; не умеет соединять теоретические положения с педагогической практикой; не умеет применять знания для обоснования и объяснения фактов, не устанавливает межпредметные связи.

4.3. Результаты промежуточной аттестации и уровни сформированности компетенций

При подведении итогов учитываются результаты текущей аттестации.

Особенности проведения процедуры оценивания результатов обучения инвалидов и лиц с ограниченными возможностями здоровья обозначены в рабочей программе дисциплины (модуля).

«1 уровень» - ознакомление (иметь общее представление, узнавать);

«2 уровень» - понимание учебного материала, излагаемого в учебнике, методической разработке или преподавателем;

«3 уровень» - умение логично, последовательно, достаточно полно и точно излагать изученный материал;

«4 уровень» - творчески использовать полученные знания.

Для удовлетворительной (положительной) оценки знаний требуется минимум 3-й уровень усвоения учебного материала.

Требования (критериальные показатели) к уровню освоения дисциплины

Результат зачета	Требования к знаниям
Зачтено	Студент глубоко и полно владеет содержанием учебного материала и понятийным аппаратом; умеет связывать теорию с практикой, иллюстрировать примерами, фактами, данными научных исследований; осуществляет межпредметные связи, предложения. Делает выводы; логично, четко. Ясно и кратко излагает ответы на поставленные вопросы; умеет обосновывать свои суждения и профессионально-личностную позицию по излагаемому вопросу. Ответ носит самостоятельный характер. Допущенные ошибки исправляются студентом после дополнительных вопросов экзаменатора. Учитывается участие в дискуссиях на практических и семинарских занятиях.
Не зачтено	Студент обнаруживает знание и понимание основных положений учебного материала, но излагает его неполно, непоследовательно, допускает неточности и существенные ошибки в определении понятий, формулировке положений, не привлекает для аргументации ответа основные положения исследовательских, концептуальных и нормативных документов, не умеет обосновать свои суждения; наблюдается нарушение логики изложения. Ответ отличается низким уровнем самостоятельности, не содержит собственной профессионально-личностной позиции. Или, студент имеет разрозненные, бессистемные знания: не

	<p>умет выделять главное и второстепенное; допускает ошибки в определении понятий, формулировке теоретических положений, искажающие их смысл; не ориентируется в нормативно-концептуальных, программно-методических, исследовательских материалах, беспорядочно и неуверенно излагает материал; не умеет соединять теоретические положения с педагогической практикой; не умеет применять знания для обоснования и объяснения фактов, не устанавливает межпредметные связи.</p>
--	---

06.04.01 Биология, ОПОП Генетика, ФОС РПД Генетика развития, год набора 2025, форма обучения очная

Проректор по учебной работе утверждено 24.02.2025 А.А. Саламатов

Ученым советом биологического факультета

Протокол заседания № 6 от 21.02.2025

Председатель Ученого совета

биологического факультета согласовано Д.С. Сташкевич

Заседанием кафедры радиационной биологии

Протокол заседания № 7 от 21.02.2025

Заведующий кафедрой согласовано А.В. Аклеев

Автор (составитель) Н.И. Атаманюк

Структура рабочей программы соответствует приказу ректора ФГБОУ ВО «ЧелГУ» от «13» апреля 2021 г. № 247-1