

Санкт-Петербургский государственный университет

**Программы учебных дисциплин
кафедры зоологии беспозвоночных
биологического факультета
Санкт-Петербургского государственного
университета**

Магистратура «Биология»

Учебно-методическое пособие

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2021

ББК 28.691, 28.1, 28.08, 28.083, 28.2, 28.673
УДК 56, 574. 576.8, 577.2, 575.82, 575.85, 59, 592, 593.1, 597/599, 591.1,
591.3

Рекомендовано к изданию Учебно-методической комиссией биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета

Авторы:

Гранович А. И., Островский А.Н., Карпов С.А., Галактионов К.В.,
Гришанков А.В., Шунатова Н.Н., Хайтов В.М., Мальцева А.Л.,
Варфоломеева М.А., Паскерова Г.Г., Котенко О.Н., Смирнов А.В., Крупенко
Д.Ю., Гончар А.Г., Крапивин В.А., Четвериков Ф.Е., Насонова, Е.С.,
Кудрявцев А.А., Старунов В.В., Сухотин А.А., Скучас П.П., Козин В.В.

Гранович А.И., Островский А.Н. и др. Программы учебных дисциплин Кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета. Магистратура «Биология». Учебно-методическое пособие. — Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2021. — XXX с.

Учебно-методическое пособие демонстрирует структуру организации учебного процесса, а также набор и содержание учебных дисциплин, реализуемых кафедрой зоологии беспозвоночных СПбГУ для студентов, обучающихся по образовательной программе магистратура «Биология» (направление 06.04.01 – Биология). Учебно-методические материалы, собранные в издании, отражают многолетний опыт преподавателей кафедры в реализации программы магистратуры на основе активно развивающихся областей биологии и их методической базы. Нынешняя зоология все отчетливее становится областью знаний, интегрирующей достижения самых разных направлений исследования – генетики, молекулярной биологии, биологии развития, клеточной биологии, физиологии и даже микробиологии. Именно эта интеграция расширяет рамки задач и методических подходов «классической» зоологии. Она же заставляет искать новые приемы в организации учебной работы, в формировании учебных планов, сущностного наполнения дисциплин. При этом предлагаемое издание представляет и те области научно-образовательной деятельности, в которых кафедра традиционно занимала ведущие позиции в России: паразитологию, протистологию и эволюционную морфологию. Издание может быть полезно, прежде всего, преподавателям биологических специальностей вузов Российской Федерации. Мы надеемся, что собранная в книге информация о программах курсов будет востребована также студентами бакалавриата, размышляющими о продолжении образования в магистратуре. Наконец, содержание книги может быть интересно и магистрантам других вузов.

Магистратура «Биология» и развитие зоологической проблематики

Реализация магистерских программ по направлению Биология ставит целый ряд актуальных вопросов. Как организовать учебные траектории в соответствии с быстрым развитием науки? Как соотносить в учебных планах необходимую «классическую» компоненту и новые предметные области? В каком объеме предусматривать знакомство с новыми методическими подходами? Особо важно ответить на такие вопросы при организации учебного процесса для студентов, специализирующихся в тех предметных областях биологии, которые в последнее время претерпевают существенные изменения в подходах, методах и даже в целях подготовки специалистов. Так, обучение специалистов-зоологов ранее фактически ограничивалась углубленной подготовкой в области морфологического анализа и видового разнообразия, а также концептуальных представлений о путях эволюционного формирования биоразнообразия. Логика развития науки (независимо от нашего отношения к этому процессу) привела к формированию совершенно иной картины. Даже состав «зоологических» объектов кардинально изменился. Традиционные представления об эволюционной линии Protozoa – Metazoa сменились новыми взглядами на систему эукариот. Многоклеточные животные заняли свое место в домене Amorphea: Obazoa. А представления о Protozoa вообще сохранили только историческое значение. Еще более изменилось «целеполагание» зоологов. Современный методический инструментарий позволил: (1) решать традиционные сравнительно-эволюционные задачи с привлечением молекулярных, генетических, биохимических данных, и (2) в значительной мере «сдвинул» интерес в сторону исследования «функции» на разных уровнях биологической организации. Собственно говоря, современный зоолог по методическому оснащению ничем не отдичается от клеточного биолога, генетика, молекулярного биолога, физиолога или биолога развития. Отличается только постановка задач, которые у зоологов сохраняют отчетливый эволюционный/системный контекст. И, конечно, объекты – протисты или многоклеточные животные. В целом предметная область, в которой произошло расширение спектра задач от исследования разнообразия и построения моделей эволюции определенных групп организмов к

анализу организации биологических систем, иерархичности их организации, устойчивости и путей эволюции, более точно может быть обозначено термином «интегративная биология». Именно это состояние отражает зоологическая специализация в магистерской программе «Биология» СПбГУ.

Наше учебно-методическое пособие призвано показать, как все эти изменения в биологии и современное состояние зоологии отражаются в учебном процессе «зоологической кафедры» на уровне магистратуры. Мы полагаем, что по аналогичному пути придется пойти всем учебно-научным подразделениям вузов, ведущим учебный процесс в области дисциплин, изучающих биоразнообразие. Это позволяет надеяться, что предлагаемые вашему вниманию программы дисциплин, а также их предметный спектр, могут быть полезны как иллюстрация возможного пути решения возникающих проблем.

В учебно-методическое пособие включены программы всех дисциплин, реализуемых кафедрой Зоологии беспозвоночных в рамках учебного плана направления «Биология» 06.04.01, образовательной программы Магистратура «Биология» (учебный план 5514) в СПбГУ. В структуре этой образовательной программы подавляющее большинство дисциплин относятся к разряду элективных. Это означает, что при формировании учебной траектории каждый студент может создавать индивидуальный набор дисциплин, максимально соответствующий его интересам и характеру исследовательской работы.

Дисциплины, преподаваемые кафедрой Зоологии беспозвоночных, условно можно сгруппировать в несколько блоков, характеризующих разные предметные области/методические подходы. Эти блоки/направления представлены отдельными разделами издания. В каждом из них представлены программы дисциплин соответствующей тематики.

Первый раздел представляет дисциплины общеэволюционной направленности. Сюда входит дисциплина «Дискуссионные проблемы теории эволюции», которая обязательна для прохождения всеми студентами образовательной программы магистратура «Биология», и три элективных дисциплины.

Второй, третий и четвертый разделы содержат программы элективных дисциплин, знакомящих с областями, в которых кафедра зоологии беспозвоночных СПбГУ традиционно ведет активную исследовательскую работу. Это эволюционная морфология, паразитология и протистология. Студенты, выбирающие тот или иной блок, как правило, специализируются в соответствующей области.

В последние годы наряду с традиционными для кафедры направлениями научной деятельности, огромный интерес вызывают исследования механизмов, лежащих в основе того или иного явления. Современ-

ные возможности позволяют вести работу, применяя молекулярные, молекулярно-генетические и биоинформатические методы, использовать весь спектр «омиксных» технологий. Именно это обстоятельство лежит в основе появления еще одного, **пятого раздела** «Молекулярные подходы в зоологии», курсы которого знакомят с методологией, потенциальными возможностями современных молекулярных методов и современной проблематикой, связанной с такого рода исследованиями.

Неизменный интерес зоологов к экологической тематике и исследованиям морских объектов в последние десятилетия привел к резкому расширению спектра работ в области морской биологии, а наличие у СПбГУ морского стационара и почти полуторавековых традиций морских исследований – к появлению отчетливого вектора, связанного с изучением Арктики. Именно этот круг интересов и соответствующую исследовательскую активность поддерживает **шестой раздел** дисциплин «Экология и морская биология».

Отдельно необходимо выделить блок методических дисциплин (**седьмой раздел**), играющих ключевую роль в формировании компетенций магистрантов, специализирующихся в разных направлениях. Строго говоря, сюда можно отнести и дисциплины, выделенные нами отдельно как дисциплины «молекулярного» блока. Однако помимо этого неизменной популярностью у студентов пользуются дисциплины, посвященные различным алгоритмам анализа данных в среде «R». Важнейшую роль в подготовке будущих специалистов неизменно играет дисциплина, показывающая разнообразие подходов микроскопии.

Набор дисциплин магистратуры, выполняемых сотрудниками кафедры зоологии беспозвоночных, включает и еще несколько курсов (**восьмой раздел**). Это «Спецглавы по зоологии и паразитологии», «Частная зоология» и «Основы зоологии и паразитологии». Их программы не представлены в этом издании, поскольку эти дисциплины выполняют весьма специальную функцию. Именно в их рамках осуществляется «выравнивание» биологической подготовки тех магистрантов, которые заканчивали бакалавриат не в СПбГУ и нуждаются в дополнительных знаниях в базовых разделах биологии/зоологии, необходимых для дальнейшего эффективного обучения в магистратуре.

В заключение необходимо подчеркнуть, что формирование индивидуального учебного плана студентом магистратуры не обязательно должно замыкаться в пределах того или иного обозначенного нами блока. В состав индивидуального учебного плана могут привлекаться дисциплины из разных блоков/разделов, равно как и дисциплины, предлагаемые другими кафедрами биологического факультета СПбГУ.

Структура сборника (тематические блоки дисциплин)

1. Курсы общеэволюционной направленности

- 1.1. Дискуссионные вопросы теории эволюции
- 1.2. Палеобиология
- 1.3. Концепции эволюции беспозвоночных

2. Эволюционная морфология

- 2.1. Индивидуальность и колониальность
- 2.2. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Части 1 и 2
- 2.3. Онтогенез и жизненные циклы беспозвоночных. Части 1 и 2

3. Протистология

- 3.1. Общая протистология
- 3.2. Частная протистология. Жгутиковые
- 3.3. Частная протистология. Амебодные и инфузории
- 3.4. Паразитические протисты

4. Паразитология

- 4.1. Паразиты и системы паразит-хозяин
- 4.2. Популяционная и эволюционная биология паразитов
- 4.3. Частная паразитология. Черви, книдарии
- 4.4. Частная паразитология. Членистоногие

5. Молекулярные подходы в зоологии

- 5.1. Протеомика и биоразнообразие: возможности, методы, анализ данных
- 5.2. Молекулярные методы в зоологии. Теория и практика. Части 1 и 2
- 5.3. Сравнительная иммунология: общность иммунных и онтогенетических механизмов

6. Экология и морская биология

- 6.1. Экология и биология моря
- 6.2. Экологическая физиология животных

7. Методические дисциплины

- 7.1. Методы световой и электронной микроскопии
- 7.2. Анализ и визуализация многомерных данных с использованием R
- 7.3. Линейные модели, дисперсионный и регрессионный анализ с использованием R

7.4. Интегративная зоология. Спецсеминар. Части 1 и 2

8. Курсы, используемые для «выравнивания» уровня студентов, закончивших бакалавриат в других университетах (используются при необходимости, программы не приводятся)

8.1. Спецглавы по зоологии и паразитологии

8.2. Частная зоология. Часть 1 и 2

8.3. Основы зоологии и паразитологии

1. Курсы общеэволюционной направленности

1.1. Дискуссионные вопросы теории эволюции

Обязательная дисциплина для включения в индивидуальный план всех студентов магистратуры ООП магистратура «Биология».

Трудоемкость в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 020944

Реализация (семестр): 2

Промежуточная аттестация: зачет.

Раздел 1. Введение: понятия, определения

Эволюционные представления как парадигма биологического знания. Важность системы непротиворечивых эволюционных взглядов для работы биолога любого профиля.

Индуктивное и дедуктивное знание. Метод индукции и дедукции.

Системообразующее знание. Знание как система. Парадигма. Смена парадигм и ее признаки.

Понимание эволюции как парадигмы биологических представлений.

Биологи СПбГУ, внесшие существенный вклад в развитие той или иной парадигмы или причастные к смене парадигм эволюционного знания.

Определение эволюции: понятия, объекты. Феномен эволюции реален.

Многозначность понятия эволюция и соответствующие проблемы с терминологией.

Определения эволюции. От Спенсера до современности. Определения каузальные (основывающиеся на гипотетических механизмах) и определения феноменологические (формулировка результата без привлечения причин).

Три неопределенности, которые усложняют определение эволюции и ее анализ:

Многозначность понятия (неопределенность термина). Метод антиномий, позволяющий проанализировать термин.

Неопределенность приложимости: системная организация живого и эволюция.

Как можно решить проблемы неопределенности непосредственного наблюдения.

Оценки механизмов и движущих сил эволюции и их воплощение в конкретных концептуальных эволюционных моделях.

Три основных логических схемы – парадигмы – в которых приводится непротиворечивая трактовка эволюционного процесса.

Раздел 2. Потенциальные механизмы, движущие силы эволюции и их воплощение в концептуальных моделях.

Вводная часть к концептуальным моделям.

Различные оценки движущих сил и направленности эволюционного процесса.

Характеристика эволюционного процесса в антиномиях.

Характеристика фазовых механизмов эволюционного процесса.

Микроэволюция, видообразование макроэволюция. Ю.А. Филиппенко.

Обобщенные логические схемы, объясняющие эволюцию.

Три ключевых эволюционных парадигмы: модели тихогенеза (опосредованного адаптогенеза), ортогенеза и прямого адаптогенеза.

Концептуальные модели эволюционного процесса 1. Опосредованный адаптогенез (тихогенез, селектогенез).

Движущие силы эволюции на уровне микроэволюции. Изменчивость и ее свойства. Наследственность. Понятие естественного отбора как ключевое понятие модели.

Понимание макроэволюции с позиции опосредованного адаптогенеза. Объяснение смысла терминов тихогенез, селектогенез.

Резюме по модели. Ее основные признаки. Слабые стороны. Идеографичность модели.

Проблемы, возникающие в трактовке эволюции с точки зрения модели опосредованного адаптогенеза. Проблемы трактовки микроэволюции: дилемма Холдейна, стохастическая проблема низкой частоты, трудности в трактовке внутривидового полиморфизма, стабильность частот аллелей в природных популяциях, противоречия эффективности отбора в разных условиях, геном – как целостная система, множественность связей между генотипом и его фенотипическим проявлением. Проблемы трактовки макроэволюции: проблема неупрощаемой сложности (irreducible complexity), проблема усложнения общего морфопротекса, проблема скорости эволюции, необходимость сальтационных перестроек при видообразовании, проблема преадаптации, проблема параллелизмов, проблема полифилии.

Концептуальные модели эволюционного процесса 2. Конструкционный трансформизм (ортогенез).

Движущие силы эволюции на уровне микроэволюции в ортогенетической модели. Автогенез. Трактовка изменчивости. Роль естественного отбора с точки зрения модели конструкционного трансформизма. Проблема адаптации (целесообразности) и возможные пути ее решения. Понимание макроэволюции с позиции конструкционного трансформизма. Объяснение смысла терминов ортогенез.

Основные проблемы, с которыми сталкивается модель конструкционного трансформизма. Номотетичность модели.

Истоки и развитие представлений в рамках модели.

Концептуальные модели эволюционного процесса 3. Прямой адаптогенез.

Адаптогенез – достижение соответствия общего морфопротекса среде обитания в процессе эволюции. Что такое прямой адаптогенез.

Логическая схема микроэволюции в модели прямого адаптогенеза. Движущие силы эволюции на уровне микроэволюции. Эктогенез. Роль наследственности. Роль естественного отбора. Особенность модели – признание различий механизмов эволюции на уровне микро- и макроэволюции. Проблема наследования приобретенных признаков. Изменчивость в модели прямого адаптогенеза. Новый аспект в понимании изменчивости. Микроэволюция в модели прямого адаптогенеза. Вклад Ламарка и Дарвина в формулировку представлений прямого адаптогенеза. Роль Вейсмана. Аналогия идей Вейсмана на клеточном уровне. Центральная догма молекулярной биологии и уточнения ее на современном уровне знания.

Концепция облигатного и факультативного компонентов генома.

Схема видообразования при прямом адаптогенезе. Соотношение микро- и макроэволюции в модели прямого адаптогенеза. Существенные признаки модели прямого адаптогенеза.

Онтогенетическая версия прямого адаптогенеза.

Дополнительные концепции. Гибридогенез. Горизонтальный перенос.

Существенные признаки трех логических моделей в сравнении.

Раздел 3. Верификация ключевых положений концептуальных моделей

Характеристика изменчивости и выбор модели. Структура изменчивости. Гомоморфная и негомоморфная изменчивость. Историческое и современное понимание структуры изменчивости. Дарвиновские определенная и неопределенная изменчивость.

Представления селектогенеза (опосредованного трансформизма). Компоненты изменчивости в современном понимании (исходя из выделения ОК и ФК структурных компонентов генома). Мутационная, вариационная, динамическая компоненты изменчивости. Системные мутации. Наследственная изменчивость как эпифеномен системных процессов. Оценка изменчивости на уровне организмов: потенциальные морфопространства; гомологические ряды изменчивости; проблема транзитивного полиморфизма; распространение криптических видов; широкое распространение агамных видов; внутривидовые особенности варьирования; изменчивость на ранних этапах онтогенеза; внутрииндивидуальная изменчивость, правило Кренке.

Молекулярные данные по изменчивости: Распределение мутаций по геному. «Мода на мутации». Мобильные элементы и мутагенез.

Коррелятивная связь между воздействием внешней среды и изменчивостью.

Неоднозначность отношений генотипа и фенотипа. Пластичность и полифункциональность полиморфизма. Эпигенетическое наследование. Прионы. Кортекс инфузорий.

Формирование прерывистости (дискретности) морфопроцессов. Геном как система. Системные мутации.

Естественный отбор (ЕО) – ключевое понятие модели селектогенеза.

Формулировка и логический разбор понятия естественный отбор. ЕО в широком и в узком понимании. Разнообразные виды отбора, выделяемые селекционистами. Коэффициент отбора. Оценка степени воздействия отбора на данный локус. Синонимичные и несинонимичные замены.

Классические примеры действия ЕО в природных популяциях. Экспериментальное исследование отбора. Эксперимент Лурии-Дельбрюка. Эксперимент Кейрнса.

CRISPR-Cas система бактерий и их взаимодействие с вирусами. Длительные эксперименты по эволюции бактерий (*E. coli*).

Естественный отбор и его верификация. Анализ природных моделей.

Модели формирования и поддержания полиморфизма в природных популяциях с точки зрения ЕО. Наземные моллюски рода *Seraea*. Цветовые морфы моллюсков рода *Littorina* и соленость местообитаний. *Biston betularia* и проблема индустриального меланизма.

Формирование видов (подвидовых форм) в местах, историческое формирование которых имеет датировки. Параллелизмы. Трактовка с точки зрения основных концепций эволюции.

Экологическое видообразование.
Параллелизмы в макроэволюционном масштабе.
Молекулярные параллелизмы и конвергенция.

Раздел 4. Заключение

Контурсы Extended Evolutionary synthesis. Сравнение концептуальных моделей на основании экспериментальных и природных данных. Какая эволюционная модель представляется наиболее перспективной с точки зрения современных данных. Размышления о перспективах.

Список рекомендованной литературы:

1. Gould S.J. 2002. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge, Mass: Harvard University Press. eBook.
2. Голубовский М.Д. 2000. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб.
3. Дарвин Ч. 1991. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Перевод с 6-го издания (Лондон, 1872). СПб.: Наука. 539 с.
4. Докинз Р. 1993. Эгоистичный ген. М.: Мир. 317 с.
5. Докинз Р. Расширенный фенотип: дальнейшее влияние гена. (<http://protopop.chat.ru/eph/eph.html>)
6. Кунин Е. 2014. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. М.: Центрполиграф. 527 с.
7. Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
8. Лима-де-Фариа А. 1991. Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции. М.: Мир. 455 с.
9. Марков А. 2010. Рождение сложности. Изд-во Астрель. 527 с.
10. Марков А., Неймарк Е. 2015. Эволюция классических идей в свете новых открытий. М.: АСТ. 656 с.
11. Рэфф Р., Кофмен Т. 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир. 402 с.
12. Стегний В.Н. 1993. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск.
13. Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. 2-е изд. М.: Наука. 451 с.
14. Попов И.Ю. 2005. Ортогенез против дарвинизма. Историко-научный анализ концепций направленной эволюции. СПб.: Изд-во СПбГУ. 205 с.
15. Чайковский Ю.В. 2006. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М.: КМК. 712 с., указатели.

16. Чайковский Ю.В. 2008. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: КМК. 725 с., указатели.

Разработчики программы:

Гранович Андрей Игоревич, доктор биологических наук, профессор Кафедры зоологии беспозвоночных, a.granovich@spbu.ru

1.2. Палеобиология

Трудоемкость (границы трудоемкости) в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 063659

Реализация (семестр): 1

Промежуточная аттестация: зачет

Введение в палеобиологию

Палеобиология: основные термины и понятия. Роль палеонтологии в эволюции идей об эволюции.

Палеонтологическая летопись. Тафономия. Уникальные местонахождения: консервационные и концентрационные Lagerstätten.

Основы геохронологии. Биостратиграфия.

Основные геохимические события в протерозое (кислородные «революции», оледенения, аноксические явления и роль вулканизма).

Молекулярные часы и палеонтология. Разные темпы возникновения таксонов разных рангов.

Архей и протерозой

Этапы становления жизни на Земле: самозарождение и панспермия. Геохимические и ископаемые доказательства существования жизни в древнейших осадочных породах.

Бактериальные экосистемы и сложные бактериальные сообщества (бактериальные маты и строматолиты). Возникновение фотосинтеза. Цианобактерии и их роль в кардинальном изменении атмосферы.

Первая кислородная «революция». Гуронское оледенение.

Археи и возникновение эукариот. Акритархи, их разнообразие и очередной скачкообразный рост уровня кислорода в атмосфере.

Возникновение многоклеточных водорослей. Расцвет строматолитов и дальнейшее повышение уровня кислорода.

Раскол Родинии и непротерозойские оледенения. Первые свидетельства возникновения Eumetazoa (750–760 млн. л.). Изменение состава атмосферы.

Фанерозой: эдиакар и кембрий

Вендобионты. Разнообразие гипотез о природе вендобионтов. Условия захоронения.

Эдиакарская биота: сравнительная характеристика биот Авалона (Канада, 559–565 млн. л.), Белоого моря и гор Флоундерс (Россия и Австралия, 550–555 млн. л.), и Нама (Намибия, 543–548 млн. л.). Таксономическое и морфологическое разнообразие. Планы строения основных групп: Trilobosea, Proarticulata, Petalonomae, Rangeomorpha. Связь вендобионтов с современными группами. Внутреннее строение, экология, питание, размножение, поведение. «Сад эдиакары» или «мир трех НЕТ»: скелетов, хищников, инфузных форм. Отсутствие падальщиков и макропланктона. Холодная заря животной жизни.

Вымирание вендобионтов. Возникновение скелетов. Мелкая рако-винная фауна («дотрилобитная фауна»). Археоциаты. Появление трилобитов.

Гипотеза «кембрийского взрыва». Роль трехслойности и скелета в трансформации морских экосистем: появление хищников, падальщиков, растительноядных организмов, седиментаторов и фильтраторов. Усложнение строения организмов и их диверсификация. Усложнение геномов и заполнение морфопространства. Приобретение мобильности, увеличение размеров, коэволюция хищников и жертв – «гонка вооружений».

Фанерозой: эволюционная история беспозвоночных

Ордовикская радиация и вымирание.

Выход беспозвоночных на сушу и связанные с этим адаптации.

Основные события в истории основных групп беспозвоночных с силура по меловой период.

Фанерозой: эволюционная история хордовых

Появление хордовых. Роль хордовых в экосистемах кембрия.

Кость и челюсти: начало «гонки вооружений» у позвоночных.

Рыбы «захватывают» мир.

Тетраподизация и выход позвоночных на сушу.

Появление и эволюция амниот. Ключевые адаптации амниот.

Динозавры и синапсиды: история великого противостояния.

Реконструкция эволюционных событий по данным эмбриологии, сравнительной геномики и филогенетики

Рекапитуляции и инновации в эмбриогенезе. Современное понимание биогенетического закона.

Палеонтологические свидетельства эволюции онтогенеза.

Структурная и функциональная эволюция генома эукариот. Несовпадение между размером генома и фенотипической сложностью организма, который им обладает – «парадокс значения C» (C-value paradox). Палеогеномика.

Макросинтения и кардинальная перестройка генома.

Важность филогении для интерпретации эволюционных изменений программ развития.

Возникновение эмбриогенеза многоклеточных животных и его дальнейшее усложнение с точки зрения палеобиологии

Гипотезы происхождения многоклеточных животных.

Генотипические и фенотипические инновации Metazoa.

Теория зародышевых листков, ее филогенетическое значение.

Проблема реконструкции общего предка билатерий.

Эволюция клеточных типов с точки зрения палеобиологии

Что такое клеточные типы? Соотношение клеточной идентичности, фенотипа и коровых генных регуляторных сетей.

Теоретическое объяснение функциональной специализации клеток. Субфункционализация vs неофункционализация.

Эволюция фоторецепторов.

Эволюция сократимых типов клеток: от миоэпителия до разнообразия висцеральных и соматических мышц. Дупликация, индивидуализация и коопция генов и клеточных модулей.

Эволюционные перестройки жизненных циклов с точки зрения палеобиологии

Прямое и непрямое развитие. Типы метаморфоза. Личиночный и дефинитивный план строения.

Проблема происхождения морских планктотрофных личинок. Прямые палеонтологические свидетельства и предположения, исходя из филогенетических и сравнительно-морфологических данных.

Гипотезы надстройки и интеркаляции.

Сколько раз возникала трохофора и почему она дает начало такому множеству взрослых архетипов?

Современная палеобиология: камни, скелеты, молекулы

Обобщение данных палеонтологии и эмбриологии.

Будущие направления палеобиологических исследований

Список рекомендованной литературы:

1. Иванова-Казас О.М. 1995. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука.
2. Марков А.В. 2010. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. Изд-во «Астрель».
3. Озернюк Н.Д., Исаева В.В. 2016. Эволюция онтогенеза. М.: КМК.
4. Рэфф Р., Кофмен Т. 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир.
5. Benton M.J., Harper D.A.T. 2009. Introduction to Paleobiology and the Fossil Record. Wiley-Blackwell.
6. Clarkson E.N.K. 2009. Invertebrate palaeontology and evolution. John Wiley & Sons.
7. Jain S. 2017. Fundamentals of Invertebrate Palaeontology. Macrofossils. Springer Geology.
8. Nielsen C. 2012. Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla, 3 edition. ed. Oxford; New York: Oxford University Press.
9. Nuno de la Rosa L., Müller G. (eds.). 2018. Evolutionary Developmental Biology: A Reference Guide. Cham.: Springer International Publishing.
10. Peter I.S., Davidson E.H. 2015. Genomic control process: Development and Evolution. Amsterdam: Elsevier Academic Press.
11. Ruiz-Trillo I., Nedelcu A.M. (eds.). 2015. Evolutionary Transitions to Multicellular Life, Advances in Marine Genomics. Dordrecht: Springer Netherlands.
12. Telford M.J., Littlewood D.T.J. (eds.). 2009. Animal evolution: genomes, fossils, and trees. Oxford biology. Oxford; New York: Oxford University Press.
13. Wagner G.P. 2014. Homology, Genes, and Evolutionary Innovation. Princeton University Press.

Разработчики программы:

Островский Андрей Николаевич, доктор биологических наук, профессор Кафедры зоологии беспозвоночных, a.ostrovsky@spbu.ru

Скучас Павел Петрович, доктор биологических наук, доцент Кафедры зоологии позвоночных, p.skutschas@spbu.ru

Козин Виталий Владиславович, кандидат биологических наук, старший преподаватель Кафедры эмбриологии, v.kozin@spbu.ru

1.3. Концепции эволюции беспозвоночных

Трудоемкость в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 009127

Реализация (семестр): 4

Промежуточная аттестация: экзамен

Введение. Кризис классической зоологии. Бурный расцвет зоологии во второй половине XIX – начале XX вв. и его предпосылки (технические прорывы и совершенствование световой микроскопии и гистологических и гистохимических методов). Признание эволюционной парадигмы в биологии. Формирование филогенетического подхода. Проблемы и конфликты: гигантское структурное разнообразие и огромное количество фактов, разные интерпретации этих фактов, масса логически возможных схем морфологической эволюции («зоологический конструктор») и невозможность их объективной валидации, огромное количество белых пятен. Как результат – параллельное существование нескольких «общепринятых» (Геккель, Мечников, Ремане, Беклемишев) и нескольких «маргинальных» (Хаджи, Боник & С) филогенетических и эволюционных схем. Кризис 50-х гг. Кажущийся ренессанс после внедрения электронной микроскопии. Новые факты, решение части старых проблем и возникновение новых, в результате – новый кризис 80-х гг. Шок молекулярной революции. Новый синтез.

История формирования макросистемы Animalia. Сравнительно-морфологический подход и первые системы. Работы Аристотеля. Первые зоологические «энциклопедии» (Ронделе, Гесснер, Альдрованди). Системы Линнея, Ламарка и Кювье. Лестница существ Бонне. Первые эволюционные гипотезы (Ламарк, Сент-Илер).

Развитие инструментальной основы биологии. От анатомии к микроскопу (Левенгук, Гук). Появление гистологической методики.

Биологическая «революция» второй половины XIX в. Клеточная теория. Расцвет эволюционизма. Эволюционная триада Агассиса. Работы Геккеля (макросистема, уровни структурной организации, биогенетический закон, Protozoa и Metazoa, гастрей, монофилия Animalia). Расцвет эмбриологии. Работы Мюллера, Ковалевского, Мечникова, Гексли, Сэдживика. Концепция зародышевых листков (Diploblastica, Triploblastica). Protostomia и Deuterostomia. Spiralia и Radialia. Метамерия.

Создание теории колониального возникновения многоклеточности. Методологический подход – принцип актуализма (модель – существующий организм). Гипотезы гастрей Геккеля и фагоцителлы Мечникова. Предпосылки их возникновения, сходства и различия. Развитие гастрейной гипотезы. Гипотеза Нэфа. Гипотеза плакулы Бючли и Рэя Ланкастера. Гипотеза бластемии Ланга.

Гипотезы возникновения низших Metazoa. Уровни усложнения конструкции организмов и привязка эволюционных гипотез к переходам между уровнями сложности: от губок – к иглокожим. Построения Ланга, Граффа, Сэдживика, Мастерманна, Беклемишева, Ремане, Иванова, Ливанова, Федотова, Парамонова, Нильсена, Малахова. Альтернативные гипотезы и их ревизия Ивановым. Эволюционные подходы Беклемишева и Ремане, и их анализ предшествующих гипотез. Беклемишев: эволюция осей симметрии. Егерстен и гипотеза билатерогастрей. Теоретическая возможность эволюции непаразитических организмов от сложного к простому.

Филогенетические системы периода «заката» классической зоологии. Основные проблемы зоологии «домолекулярного» периода: моно/полифилетичность Metazoa, первичность/вторичность радиальной симметрии, моно/полифилетичность Plathelminthes, гетерогенность и монофилия Nemathelminthes, Articulata и разные типы дробления, моно/полифилетичность Lophophorata и их место в системе, проблемы сегментации Annelida и Mollusca, состав Deuterostomia, вторичность метамерии Hemichordata и др. Физиологические и механические трактовки возникновения конструктивных типов (планов строения). Возникновение конструктивной «Зоологии» Барнса как следствие непроверяемости гипотез и невозможности создания единой системы.

Догмы, мифы и «белые пятна» классической зоологии. Зародышевые листки. Паренхима. Первичная полость тела. Вторичная полость тела. Гипотезы возникновения целома (энтероцельная, гоноцельная, нефроцельная, схизоцельная, миоцельная). Кровеносная система.

Немецкая конструктивная зоология. Методологический подход – гипотетический организм, отвечающим требованиям модели. Гипотеза галертоида Боника.

Роль палеонтологии в эволюция идей об эволюции. От простого

к сложному. Стратиграфия. Открытие вендской фауны и ее роль. Кембрийский взрыв. Фауна Берджес Шейл.

Молекулярные филогении. Пионерские работы Халянича и Пэссаманека. Lophotrochozoa и Ecdysozoa. Первый шок и неприятие. Работы Филлипе и Хейноля. Общий восторг, или гребневики появились раньше губок. Подгонка морфологии к молекулярным данным. Проблемы и перспективы молекулярной филогенетики.

Возникновение EvoDevo. Роль генов в возникновении и модификации планов строения. Работы Рэффа, Мартиндейла, Хэйноля, Арендта и др. На пути к новому синтезу.

Список рекомендованной литературы:

1. Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология; Т. 2. Органология. М.: Наука.
2. Nielsen C. 2012. Animal evolution. Oxford University Press.
3. Wagele W., Bartolomaeus T. (eds.). 2015. Deep Metazoan Phylogeny. Berlin: De Gruyter.
4. Niklas K.J., Newman S.A. (eds.). 2016. Multicellularity: Origins and Evolution. MIT Press.

Разработчики программы:

Островский Андрей Николаевич, доктор биологических наук, профессор Кафедры зоологии беспозвоночных, a.ostrovsky@spbu.ru

2. Эволюционная морфология

1.1. Индивидуальность и колониальность

Трудоемкость в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 004977

Реализация (семестр): 3

Промежуточная аттестация: экзамен

Введение. Краткий очерк истории изучения колониальности. История изучения колониальных организмов в XVI–XIX вв. Зоофиты и Система Природы Линнея. Наблюдения Пейсонеля и Трамбле. Ламарк и механистический подход к изучению колониальных организмов. Работы Геккеля и Спенсера, и обоснование трех уровней организации: клетка, организм, колония. Работы И. Сент-Илера: диалектический подход к решению проблемы существования целого в целом, основанный на анализе постепенного возрастания интеграции сложных биологических систем.

Основные понятия теории колониальности. Колония, особь, зоид, модуль. Работы Беклемишева и разработанный им понятийный аппарат – кормус, кормидий, агрегация. Признаки колонии.

Формирование колоний. Астогенез. Бесполое размножение и рост колоний. Общеколониальные структуры. Работы Захваткина.

Теория колониальности. Индивидуальность, интеграция и эволюция колониальных организмов. Уровни индивидуальности и их критерии. Представление о колонии, как об особи с модульным строением. Интеграция зоидов и полиморфизм. Социальные организмы.

Классическая гипотеза возникновения колониальной организации. Гипотезы возникновения колоний Metazoa – “polyperson” vs “polyorgan” hypotheses. Работы Беклемишева: «основная проблема» и прогресс колониальности. Тенденции, характеризующие этапы становления колониальности: 1) ослабление индивидуальности особи; 2) усиление индивидуальности (интеграции) колонии; и 3) возникновение кормидиев.

Ослабление индивидуальности особи. Степень взаимной органической связи зоидов колонии. Постоянство связи между зоидами. Уменьшение размеров и упрощение строения зоидов по сравнению со свобод-

ноживущими особями родственных видов. Неполнота строения зооидов, выражающаяся в отсутствии частей, функции которых берёт на себя ценосарк. Малая долговечность зооидов по сравнению с долговечностью колонии. Полиморфизм: возникновение нескольких типов зооидов как результат «разделения труда» (специализации) внутри общеколонийного целого. Подчинение формы, в частности симметрии, зооидов влиянию колонии. «Растворение» зооидов в колонийном целом.

Усиление интеграции колоний в эволюции. Возникновение ценосарка («общего тела» колонии) и возрастание его роли. Создание колонийных органов, разделение функций, полиморфизм. Наличие общеколонийных аппаратов нервной и распределительной систем. Упорядочение общего плана строения и развития колонии. Олигомеризация однотипных элементов колонии. Осложнение онтогенеза колонии – кормогенеза. Последовательное распределение колонийности по фазам жизненного цикла. Способность колонии к размножению и регенерации.

Возникновение кормидиев. Фракталы.

Основные положения теория модулярности. Понятия «модуль» и «модульная организация». Общие принципы модульной организации. Растения, грибы и протисты как модульные системы.

Губки как модульные системы. Понятие «водоносного модуля». Анализ организации многооскулумных губок и губок, лишенных водоносной системы. Губки, как организмы, находящиеся в состоянии «хронического морфогенеза».

Альтернативные гипотезы возникновения колонийности. Анализ основных положений классической гипотезы и ее недостатки. Гипотеза Марфенина.

Разнообразие «полиэнергидных» протистов. Распространение колонийных форм среди протистов и их структурное многообразие. Прикрепленные и подвижные колонии. Плазмодийные образования протистов.

Разнообразие колоний у беспозвоночных и хордовых. Распространение колонийных форм среди Eumetazoa: общая характеристика строения колоний: кишечнополостные, плоские черви, колероватки, кольчатые черви, форониды, мшанки, камптозои, членистоногие, полухордовые, туникаты.

Жизненные циклы колониальных организмов. Соотношение полового и бесполого способов размножения в жизненных циклах колониальных организмов. Сравнение сложных жизненных циклов колониальных кишечнополостных и туникат (долиоид) и их эволюция.

Заключение. Основные направления и тенденции в эволюции модульных, социальных и колониальных организмов.

Список рекомендованной литературы:

1. Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука.
2. Марфенин Н.Н. 1993. Феномен колониальности. М.: Изд-во Московского университета.
3. Boardman R.S., Cheetham A.H., Oliver W.A., Jr. 1973. Animal Colonies. Development and Function through Time. Stroudsburg, Pa.: Dowden, Hutchinson, and Ross.
4. Hughes R.N. 1990. A Functional Biology of Clonal Animals. New York: Chapman and Hall (Routledge, Chapman and Hall).

Разработчики программы:

Островский Андрей Николаевич, доктор биологических наук, профессор Кафедры зоологии беспозвоночных, a.ostrovsky@spbu.ru

1.2. Сравнительная анатомия беспозвоночных

Часть 1

Трудоемкость в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 061856

Реализация (семестр): 1

Промежуточная аттестация: зачет

1. Введение. Предмет и задачи сравнительной анатомии, методы и подходы, понятийный аппарат. Общие принципы организации многоклеточных животных.

2. Покровы, скелетные образования и локомоция. Покровный эпителий и его производные – сравнительный анализ организации в разных группах беспозвоночных. От ресничного эпителия до синцитиальных конструкций; особенности организации покровов у парази-

тических форм. Кутикула разных типов: особенности организации и функциональная нагрузка.

Кожно-мышечный мешок: варианты организации у представителей разных таксонов. Специфика разных типов мускулатуры (гладкая, косо-исчерченная, поперечно-полосатая). Отказ от единого кожно-мышечного мешка и формирование специализированной локомоторной мускулатуры – корреляция с наличием жестких скелетных образований.

Скелетные образования: экзо-и эндоскелеты; жидкие, упругие и твердые скелетные конструкции; минеральные и органические, единые и расчлененные. Скелет и мускулатура; скелет и характер локомоции; морфологические запреты. Специфика организации покровов, скелета и мускулатуры у прикрепленных и подвижных форм. Особенности организации скелетных образований у колониальных форм.

Варианты локомоции в водной среде: плавание в толще воды, перемещение по поверхности субстрата и в толще грунта; морфологические запреты. Ресничная локомоция у представителей разных групп. Передвижение за счет мускулатуры: педальные локомоторные волны, перистальтика, «шагающее движение» и использование специализированных придатков. Амбулакральная система иглокожих. Реактивное движение: морфологические запреты, судьба скелетных образований (на примере моллюсков). Варианты локомоции в наземной среде: хождение, прыгание и полет.

3. Полости тела, распределительные и выделительные системы – неразрывный комплекс.

Бластоцель, паренхима, первичная и вторичная полости тела, миксоцель: классические и современные представления, сопоставление понятий. Классические гипотезы происхождения первичной и вторичной полостей тела, эволюционные построения Циглера, Снодграсса, Гетте, Хатчка, Ланга, Мечникова, Седжвика, Ремане, Йегерстена, Ливанова, Федотова. Особенности организации шизоцеля/гемоцеля и целома и выполняемые ими функции в разных группах, связь с размерами тела; терминологические проблемы. Независимое и неоднократное возникновение шизоцеля/гемоцеля и целома в разных группах – необходимость с осторожностью использовать данный признак для построения филогенетических схем.

Общие принципы осуществления транспорта в пределах организма: связь с размерами тела, уровнем организации (наличием/отсутствием полости и ее природой) и образом жизни (характер локомоции, стратегия питания). Диффузия (функционально «двумерные» ор-

ганизмы); неспециализированные транспортные системы (пищеварительная система, выделительная система, конвекционный транспорт); специализированные транспортные системы (кровеносные и целомические циркуляторные); преимущества канализованного транспорта). Правило Рупперта и Карле. Открытые и закрытые кровеносные системы. Особенности формирования и организации кровеносных систем в разных группах – вопрос о гомологичности кровеносных систем у представителей разных таксонов.

Окси- и аноксибионты. Газообмен: общие принципы осуществления у водных и наземных форм, дыхательные пигменты. Особенности организации специализированных органов дыхания, связь с характером транспортной системы. Представления об эволюции дыхательных пигментов.

Выделительные системы: общие принципы функционирования, варианты конструкций на разных уровнях организации, связь с размерами тела и морфологические запреты. Дотканевой уровень организации и уровень организации двуслойных животных: отсутствие специализированных органов экскреции. Специализированные экскреторные образования трехслойных животных, основные принципы их работы – ультрафильтрация и активный транспорт. Протонефридии, метанефридии, целомодукты: особенности организации и «морфологические запреты». Правило Рупперта и Смитта. Особенности организации и функционирования выделительной системы у наземных беспозвоночных. Эволюционные построения Гудриха, Рупперта и Смитта, Бартоломеуса и Акса, Бартоломеуса и Кваста.

Часть 2

Трудоемкость в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 061857

Реализация (семестр): 2

Промежуточная аттестация: экзамен

4. Метамерия.

Понятие метамерии, варианты метамерных конструкций и пути возникновения метамерии. Соотношение понятий «сериальность», «метамерия», «сегментация».

Метамерия упорядочивания как результат увеличения линейных размеров тела, и ее проявление у разных групп беспозвоночных животных. Гипотезы моно- и полизоичности *Cestoda*.

Гомономная и гетерономная метамерия у *Annelida* и *Arthropoda*. Специфика тагмозиса у представителей разных групп *Arthropoda*. Ги-

потезы происхождения метамерии Annelida. Сегментарный состав тела и молекулярно-биологические данные о закладке сегментов у разных групп Arthropoda и Annelida.

Метамерия у олигомерных и полимерных беспозвоночных. Проморфология Annelida и Mollusca. Теория П.П. Иванова о первичной гетерономности сегментов у Annelida: современные представления. Метамерия Deuterostomia.

5. Нервная система. Функции нервной системы, представления о консервативности ее организации, основные эволюционные тенденции. Осуществление координации и интеграции организма при отсутствии нервной системы (у Porifera). Теории происхождения нервных элементов у Eumetazoa.

Сенсорные структуры: типы рецепторов (по локализации воспринимаемых стимулов, по классам воспринимаемых стимулов), особенности организации у разных групп беспозвоночных животных, эволюционные тенденции.

Тенденция к погружению элементов нервной системы и ее проявление у разных групп беспозвоночных. Концентрация элементов нервной системы – обзор вариантов, характерных для разных групп беспозвоночных.

Формирование и организация нервной системы личинок разных групп беспозвоночных животных, использование в филогенетических построениях.

6. Проморфология разных групп беспозвоночных. Личинки: особенности организации и биологии по сравнению со взрослыми организмами; метаморфоз, функции личинок. Квазиличинки. Основные типы личинок беспозвоночных животных.

Первичный метаморфоз Annelida: смена осей, феномен анаморфного роста. Arthropoda: тенденция к исчезновению первичного метаморфоза; возникновение вторичного метаморфоза и причины этого явления. Mollusca: возникновение амерного типа организации принципиально меняет содержание метаморфоза сходных с трохофорой личинок. Deuterostomia: диплеврула; модификации, характерные для разных групп Echinodermata и Hemichordata; проморфология, метаморфоз. Phoronida и Brachiopoda.

Взгляды Беклемишева. Теория Трохеи Нильсена.

7. Филогенетические отношения между таксонами крупного ранга, относящимися к разным конструктивным типам. Обзор существующих гипотез. Классические представления (Геккель, Ива-

нов, Седжвик, Ремане, Йегерстен, Беклемишев и др.) и не столь распространенные филогенетические схемы (Хаджи, Боник, Нильсен и др.). Кладистика. Молекулярная филогения. Проблема синтеза классических и новых представлений.

Список рекомендованной литературы:

1. Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1, 2. Проморфология. М.: Наука.
2. Догель В.А. 1981. Зоология беспозвоночных. Под ред. Полянского Ю.И. 7-е изд. М.: Высшая школа.
3. Зоология беспозвоночных (в 2 томах). 2008. / Под ред. Вестхайде и Ригера. М.: изд-во КМК.
4. Рупперт Э., Фокс Р., Банс Д. 2008. Зоология беспозвоночных (в 4 томах). М.: изд. Центр «Академия».
5. Microscopic Anatomy of Invertebrates. / Harrison F.W. (ed.). Wiley-Liss. Vols 2–15.
6. Nielsen C. 1995. Animal evolution: Interrelation of living phyla. Oxford: Oxford University Press. 728 p.
7. Schmidt-Rhaesa A. 2007. Evolution of organ systems. Oxford University Press.

Разработчики программы:

Шунатова Наталья Николаевна, кандидат биологических наук, доцент Кафедры зоологии беспозвоночных, n.shunatova@spbu.ru

1.3. Онтогенез и жизненные циклы беспозвоночных

Часть 1

Трудоемкость (границы трудоемкости) в зачетных единицах: 2
Регистрационный номер рабочей программы: 061850
Реализация (семестр): 1
Промежуточная аттестация: зачет

Вводная лекция. Понятие онтогенеза.

Этапы онтогенеза. Характеристика постэмбриогенеза. Два типа постэмбрионального развития (прямое и не прямое, с метаморфозом). Определение понятий «личинка» и «метаморфоз». Признаки и крите-

рии личинок: морфологические, цитологические; физиологические; экологические; этологические. Биологическая роль. Филотипические и адаптивные личинки. Типы метаморфоза и краткая характеристика основных процессов, происходящих в ходе метаморфоза. История взглядов на происхождение личинки и метаморфоза. Эволюционные подходы к изучению личинок. Сравнительный анализ метаморфоза различных групп беспозвоночных животных в эволюционном аспекте. Характеристика прямого развития. Явления эмбрионизации, дезэмбрионизации. Понятия адультации, ларвизации и ювенилизации. «Выпрямление развития» или «скрытый метаморфоз». Смешанный тип развития. Пецилогония. Современные подходы к классификации типов развития беспозвоночных.

Постэмбриогенез Porifera.

Типы онтогенеза губок. Биология размножения и варианты заботы о потомстве. Характеристика эмбриогенеза. Стадии паренхимулы и постгастролы. Типы личинок губок, их особенности организации. Явление полиморфизма личинок. Особенности оседания, общий характер и последовательность процессов метаморфоза у губок. Олинтус и рагон. Особенности метаморфоза у губок с различными типами личинок. Наличие клеточных и «эпителиальных» морфогенезов. Особенности формирования экзо-, эндопинакодермы, мезохила и хоанодермы, роль различных клеток в развитии ювенильной губки. Спикулогенез. Провизорные структуры личинок. Полярность личинок губок: Wnt-и TGF- β сигналинг. Компоненты сигнальных путей, играющие роль в развитии губок. Варианты бесполого размножения. Процесс геммулогенеза.

Постэмбриогенез Cnidaria.

Краткая характеристика жизненных циклов Anthozoa, Hydrozoa, Scyphozoa и Cubozoa. Бесполое размножение – варианты почкования. Формирование цист. Формирование почек медуз у гидроидных полипов. Роль энтокодона. Модификация развития в связи с гипогенезом у гидроидных полипов. Особенности стробилиации сцифоидных и кубомедуз. Биология размножения и варианты заботы о потомстве. Вынашивание. Партеногенез. Особенности личиночного развития и строение планул в разных классах. Биология планул: планкто- и лецитотрофия планктонных планул, демерсальные лецитотрофные и хищные планулы. Роль симбиотических одноклеточных водорослей в питании личинок: вертикальный и горизонтальный перенос. Формирование и строение нервной системы планул коралловых полипов. Цитодифференцировка в ходе компетенции и аспекты оседания планул.

Метаморфоз Hydrozoa, Scyphozoa, Anthozoa: морфологические и цитологические изменения. Становление осей у Cnidaria в процессе личиночного развития и при метаморфозе: роль генов Wnt, TCF/LEF и β -катенина, brachyury. Канонический Wnt-сигналинг. Инверсия оси тела. Перестройки нервной системы при метаморфозе. Вторичные личинки в жизненном цикле коралловых и гидроидных полипов. Обратное развитие у книдарий.

Постэмбриогенез Stenophora.

Краткая характеристика онтогенеза гребневиков. Биология размножения. Эмбриональное развитие: источники мезодермы. Постэмбриональное развитие: цидиппидная личинка, плануловидная личинка. Анцестральные признаки развития. Развитие бентосных гребневиков. Явление диссогонии. Бесполое размножение.

Постэмбриогенез Xenacoelomorpha (Acoela, Xenoturbellidae и Nemertodermatida).

Особенности развития. Особенности формирования мезодермальных производных. Особенности формирования мышечной и нервной системы. Ацелоидно-планулоидная теория (von Graff, 1891). Бесполое размножение бескишечных турбеллярий – паратомия и архитомия.

Постэмбриогенез свободноживущих Platyhelminthes

Группы свободноживущих плоских червей Archoophora и Neophora. Различие эндо- и эктолецитальных яиц. Биология размножения и варианты заботы о потомстве. Особенности эмбриогенеза (принадлежность к «низшим» Spiralia). Особенности постэмбриогенеза архоофорных плоских червей: наличие ресничной пелагической стадии. Личинки типа протрохофоры и основные принципиальные отличия от настоящих трохофор представителей группы Spiralia. Развитие катенулид. Типы развития поликлад. Непрямое развитие с личинкой и эволютивным метаморфозом. Эмбрионизация: переход к развитию в коконах с редуцированной интракапсулированной личинкой. Разнообразии строения личинок поликлад: мюллеровская, геттевская, катовская личинка, безлопастные личинки. Особенности строения мышечной и нервной систем, особенности закладки протонефридиев. Биология данных личинок. Эволютивный метаморфоз поликлад и его особенности. Явление диссогонии. Особенности эмбриогенеза и постэмбриогенеза свободноживущих неоофорных плоских червей: модифицированное дробление с образованием эмбриональных бластем, прямое развитие под защитой вторичных оболочек. Сходство эмбрионов разных групп неоофор на стадии закладки бластем. Модифици-

рованное развитие триклад с формированием вторичной скрытой личинки, адельфофагия, катастрофический метаморфоз.

Постэмбриогенез Nemertini

Особенности эмбриогенеза (принадлежность к «низшим» Spiralia). Биология размножения. Разные типы постэмбриогенеза: прямое развитие, развитие с планктотрофной планулиформной личинкой и эволютивный метаморфоз, эмбрионизация – скрытое развитие в коконах с лецитотрофной личинкой типа децидулы и катастрофическим метаморфозом, развитие с вторичной планктотрофной личинкой типа пилидий и катастрофическим метаморфозом, эмбрионизация пилидиев. Особенности строения, биология и эволютивный метаморфоз планулиформных личинок палеонемертин (Paleonemertini). Планулиформные личинки со скрытым «прототрохом». Прямое развитие гоплонемертин (Hoploneimertini) с планктонной ресничной стадией. Особенности развития гоплонемертин с децидулой – предпосылки возникновения личинок типа пилидий. Особенности личиночного развития гетеронемертин (Pilidiophora). Особенности организации пилидиев, типы пилидиев. Наличие «имагинальных дисков» и катастрофический (некробиотический) метаморфоз. Природа «имагинальных дисков». Этапы метаморфоза гетеронемертин. Скрытый метаморфоз и модифицированные пилидии гетеронемертин сем. Lineidae (лецитотрофная иватовская личинка, пилидий Нильсена, дезоровская личинка и питающаяся шмидтовская личинка (адельфо- и оофагия)). Основные особенности развития немертин с эволюционной точки зрения (первичные личинки – протрохофорный тип; возникновение имагинальных образований, замещение личиночных покровов дефинитивными, пути возникновения вторичной личинки типа пилидия). Бесполое размножение немертин.

Постэмбриогенез Trochozoa: Annelida, Echiurida, Sipunculida, Mollusca, Kamptozoa, Lophophorata

Характеристика группы настоящих Trochozoa. Общие признаки группы. Особенности спирального дробления. Филотипическое значение трохофоры. Сравнение развития «высших» и «низших» спиралей.

Annelida: Бесполое размножение: архитомия и паратомия. Половой диморфизм, гермафродитизм у полихет. Биология размножения (атокные и эпитокные формы, эпигамия и шизогамия, варианты заботы о потомстве). Репродуктивные стратегии полихет. Раннее развитие Polychaeta. Экзотрофные и эндотрофные личинки. История изучения трохофоры (ловеновская личинка). Строение трохофор – общие и частные признаки. Варианты строения ресничного покрова ли-

чинок полихет, способы питания планктотрофных личинок, адельфофагия у полихет сем. Spionidae. Типы метаморфоза полихет. Преметаморфные и метаморфные стадии развития. Индукторы метаморфоза полихет. Презумптивные и провизорные структуры. Цитологические аспекты метаморфоза. Различные стадии преобразования личинки: метатрохофора, нектохета, нектосома. Теория первичной гетерономности сегментов. Роль зоны роста. Особенности метаморфоза сидячих полихет (Sedentaria). Модифицированные личинки – эндо- и экзодарвы и перикалиммы. Сравнение развития водных и наземных олигохет. Скрытая вторичная личинка олигохет и пиявок, наличие провизорных структур. Вторично модифицированное развитие Clitellata – настоящий метаморфоз внутри яйцевых оболочек. Эволюционные тенденции в развитии аннелид: переход к скрытому метаморфозу и живорождению. Бесполое размножение олигохет и пиявок. Особенности развития Echiurida, тип метаморфоза, отсутствие зоны роста, особенности метамерии. Развитие *Bonellia* sp. и фенотипическое определение пола. Особенности развития Sipunculida: пример зависимости хода развития от количества желтка в яйце. Трохофорная личинка сипункулид – трихосфера. Варианты развития с лецито- и планктотрофной дополнительной личиночной стадией – пелагосферой. Эволютивный метаморфоз сипункулид.

Mollusca: Биология размножения и варианты заботы о потомстве. Моллюски с непрямым развитием. Типы и строение личинок разных групп моллюсков. Стадии развития позднего велигера. Лецито- и планктотрофия. Характеристики провизорных и презумптивных органов. Теория анцестрального типа развития (Van der Biggelaar, 1993). Характеристики развития Polyplacophora и Solenogastres: псевдо- и протрохофора; эволютивный метаморфоз и некробиотический метаморфоз. Характеристики развития Gastropoda: трохеофора, велигер, педивелигер; великонхи. Приобретение личинкой компетентности к метаморфозу, эволютивный метаморфоз. Характеристики развития Bivalvia: видоизмененные велигеры, эктопаразитические личинки пресноводных двустворчатых моллюсков (глохий, лазидий), эндодарвальные личинки (перикалиммы) Protobranchia. Особенности развития раковины при метаморфозе. Эволюционные тенденции изменения онтогенеза в связи с обитанием на литорали, в пресных водах и на суше. Скрытый метаморфоз. Адельфофагия. Явление педилогонии. Развитие Cephalopoda.

Entoprocta: Особенности эмбрионального развития (спиральное дробление). Постэмбриогенез с личинкой и метаморфозом. Варианты заботы о потомстве, формирование плацентоподобных структур. Типы личинок: планктотрофная плавающая личинка, ползающая ли-

чинка толофора (или толосфера), лецитотрофная ползающая личинка. Особенности строения нервной системы личинок эктопрот (сходство с моллюсками). Механизм метаморфоза толосферы, редукция личиночных органов, формирование дефинитивных; инверсия полярности. Почкующиеся личинки и неотеническое почкование некоторых Loxosomatidae.

Lophophorata: Биология размножения и варианты заботы о потомстве. Основные признаки раннего развития лофофорат. Эмбриональное развитие Phoronida, паттерны развития – актинотроха (I и II планктотрофные типы), slug-like larva (лецитотрофный тип развития). Строение актинотрохи. Источники мезодермы. Изменения в ходе метаморфоза. Эмбриональное развитие мшанок. Различия личиночных форм морских мшанок Gymnolaemata: цифонаутные, псевдоцифонаутные и коронатные личинки. Планкто- и лецитотрофия. Разнообразие коронатных личинок. Коронатная личинка Cyclostomata. Провизорные и презумптивные структуры личинок мшанок. Поведение личинок. Индукторы оседания, поведение личинок при оседании. Фазы метаморфоза. Источники формирования цистида и полипида. Преанцеструла, анцеструла – первый зооид колонии. Особенности метаморфоза пресноводных мшанок п/кл Phylactolaemata. Развитие Brachiopoda: различие личинок и характера метаморфоза у беззамковых и замковых брахиопод. Морфологические изменения при метаморфозе.

Постэмбриогенез Ecdysozoa.

Nematoda прямое развитие, линьки.

Arthropoda: Crustacea, Hexapoda, Chelizerata

Crustacea: Биология размножения и варианты заботы о потомстве. Типы дробления. Зародышевая полоска. Основные этапы постэмбрионального развития. Понятие вторичного метаморфоза. Анаморфоз. Эпиморфоз. Линьки. Полимерная личинка: науплиус, метанауплиус). Скрытое развитие (эмбрионизация ранних стадий). Промежуточные личиночные формы (копеподитная личинка, ципривидная личинка, протозоеа, зоза). Постларвальные стадии (мегалопы). Регрессивный метаморфоз сидячих и паразитических раков. Партеногенез. Педогенез. Эволюционные тенденции в развитии ракообразных.

Hexapoda: Сравнение развития Nemi- и Holometabola. Характеристика и роль имагинальных дисков в метаморфозе. Классификация имагинальных дисков. Время детерминации и дифференцировки клеток имагинальных дисков на примере *Drosophila* sp. Детерминированность имагинальных дисков, явление трансдетерминации, развитие и механизм выворачивания имагинальных дисков при метаморфо-

зе; роль экдистерона, коллагена IV. Гормональная регуляция метаморфоза на примере насекомых. Роль гормонов в подготовке личинки к окукливанию и метаморфозу. Ювенильные гормоны и гормоны линьки. Схема действия гормонов на поздних личиночных стадиях. Роль стероидного гормона зкдизона в регуляции экспрессии генов на стадиях подготовки к метаморфозу. Некоторые цитологические аспекты метаморфоза Insecta: макро и микроуровень. Реаранжировка клеток. Ремоделинг: две стадии (автофагия и репопуляция), контроль ремоделинга. Пролиферация. Апоптоз. Полиплоидия и политения.

Постэмбриогенез Echinodermata и Hemichordata

Катастрофический характер метаморфоза морских звезд с планктотрофной личинкой. Морфогенетические процессы в ходе метаморфоза дедифференциация и резорбция личиночных тканей, отношение осей личинки и дефинитивного животного. Перестройки пищеварительной системы, отсутствие преемственности рта и ануса личинки и дефинитивного организма. Развитие производных целомов личинки, ведущая роль левых целомов. Закладка дефинитивного скелета. Закладка первично-половых клеток. Амниотическая полость эхиноплютеуса – личинки морского ежа. Дно амниотической полости – имагинальный диск органов оральной половины дефинитивного ежа, соответствующий оральному диску Asterozoa и Ophiurozoa. Личиночные стадии голотурий: аурикулярия, долиолярия, пентакула. Эволютивный характер метаморфоза голотурий. Особенности метаморфоза голотурий, морских лилий. Личиночное развитие и метаморфоз Hemichordata. Торнария, эволютивный метаморфоз (кл. Enteropneusta); метаморфоз паренхимулоподобных личинок (кл. Pterobranchia).

Список рекомендованной литературы:

1. Дроздов А.Л., Иванков В.Н. 2000. Морфология гамет животных. ИД «Круглый год».
2. Иванова-Казас О.М. 1975. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. М.: Наука.
3. Иванова-Казас О.М. 1977. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М.: Наука.
4. Иванова-Казас О.М. 1977. Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та.
5. Иванова-Казас О.М. 1978. Сравнительная эмбриология беспозво-

- ночных животных. Низшие хордовые. М.: Наука.
6. Иванова-Казас О.М. 1979. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М.: Наука.
 7. Иванова-Казас О.М. 1981. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Неполноусые. М.: Наука.
 8. Иванова-Казас О.М. 1995. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука.
 9. Иванова-Казас О.М., Кричинская Е.Б. 1988. Курс сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных. Л.
 10. Young C.M., Sewell M.A., Rice M.E. (eds.). 2002. Atlas of Marine Invertebrate Larvae.
 11. Carrier T.J., Reitzel A.M., Heyland A. (eds.). 2018. Evolutionary Ecology of Marine Invertebrate Larvae. Oxford University Press.
 12. Wanninger A. (ed.). 2015. Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates. Vol. 1–6. Springer.
 13. Fischer A. 2013. The Helgoland manual of animal development. Notes and laboratory protocols on marine invertebrates. München: Pfeil.
 14. Hall B.K., Olson W.M. (eds.). 2003. Keywords and concepts in evolutionary developmental biology. Harvard University Press.
 15. Giese A.C., Pearse J.S. (eds.). 1974–1996. Reproduction of Marine Invertebrates. Vol. 1. Acoelomate and pseudocoelomate metazoans; Vol. 2. Entoprocts and lesser coelomates; Vol. 3. Annelids and echinoderms; Vol. 4. Molluscs: gastropods and cephalopods; Vol. 5. Molluscs: pelecypods and lesser classes; Vol. 6. Echinoderms and lophophorates; Vol. 9. General aspects: seeking unity in diversity. Elsevier.
 16. Adiyodi K.G., Adiyodi R.G. (eds.). 1993. Reproductive Biology of Invertebrates. Vol. 1–12. John Wiley & Sons.

Часть 2

Трудоемкость в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 061851

Реализация (семестр): 2

Промежуточная аттестация – экзамен

Введение. Понятийный аппарат. Понятие органического морфо-процесса. Частный и общий морфопроцесс. Цикличность морфопроцесса, онтогенез и цикл развития. Репродуктивный цикл, цикл развития и репродукции. Жизненные циклы и принципы их типологии. Простые и сложные жизненные циклы. Соотношение понятий «жизненный цикл» и «морфопроцесс». Фазовость жизненного цикла: онтогенетические фазы и стадии. Поколения.

Фазовость морфопротесса на популяционном уровне. Жизненная схема – экологическое воплощение жизненного цикла. Распределение простых и сложных жизненных циклов в пределах различных групп беспозвоночных.

Прямое развитие и развитие с метаморфозом. Способы размножения (апомиксис, амфимиксис, партеногенез, прогенез и его формы). Способы бесполого размножения. Гетерогония и метагенез. Гетерофазная смена поколений. Способы агамного размножения. Способы воспроизведения потомства (яйцерождение и варианты живорождения).

Жизненные циклы Annelida. Первичный метаморфоз (переход от амерного к олигомерному и, далее, метамерному строению). Прямое развитие.

Жизненные циклы Arthropoda. Анаморфоз, вторичный метаморфоз или прямое развитие. Линьки и их значение. Подтип Branchiata, класс Crustacea: развитие с олигомерной личинкой-науплиусом. Развитие с другими типами личинок: зоа, циприсовидная личинка, копеодитная личинка. Прямое развитие. Регрессивный метаморфоз. Гетеротопные циклы. Эпиморфоз. Жизненные циклы паразитических ракообразных.

Жизненные циклы Tracheata. Класс Myriapoda: сохранение остатков анаморфоза и вторичный метаморфоз. Класс Hexapoda: личинки, нимфы, куколки и имаго. Переход от вторичного метаморфоза к прямому развитию. Hemimetabola и Holometabola. Эволюция жизненных циклов Holometabola. Жизненные циклы и возникновение Hexapoda.

Особенности размножения и половой структуры популяции некоторых Arthropoda (Aphidodea, Homoptera; Cynipidae, Hymenoptera; Diptera; *Daphnia*, Cladocera): протандрический гермафродитизм, полиэмбриония, партеногенез (телитокция, амфитокция, аррентокция), гетерогония в форме циклического партеногенеза, педогенез.

Жизненные циклы Trilobitomorpha. Возможность первичного метаморфоза. Анаморфное развитие. Личинка протаспис.

Жизненные циклы Chelicerata. Класс Xiphosura и класс Eurypterida: сохранение остатков первичного метаморфоза в форме анаморфоза. Класс Arachnida: прямое развитие. Класс Acari: вторичный метаморфоз. Биология паразитических клещей. Компактные и пролонгированные жизненные циклы.

Жизненные циклы Plathelminthes. Простые жизненные циклы «турбеллярий».

Класс Trematoda. Переход к паразитизму и усложнение жизненного цикла. Триксенные (трёххозяинные) и диксенные (двуххозяинные) циклы, как основные жизненные циклы трематод. Моноксенный и тетраксенный циклы, как исключения. Общая схема жизненного цикла трематод: мариты в окончательном (дефинитивном) хозяине; личинка мирацидий; первый промежуточный хозяин, материнская спороциста, партеногенез. Редии или дочерние спороцисты. Дисперсия. Эндогенная агломерация и усиление паразитарного сигнала. Переопределение характера отрождаемого потомства. Церкарии и заражение второго промежуточного хозяина. Адоlescария. Метацеркария. Марита. Эволюция жизненных циклов Trematoda. Анализ специфичности по отношению к хозяевам, как показатель древности паразито-хозяинной системы. Параксенные жизненные циклы (паразит может развиваться в различных хозяевах). Эволюция двух- и трёххозяинных циклов в связи с появлением новых групп позвоночных хозяев.

Надкласс Cercomeromorpha. Отсутствие смены поколений в жизненном цикле Aspidogastrea и всех Cercomeromorpha. Развитие с метаморфозом. Жизненный цикл Monogenoidea (ресничная личинка онкомирацидий) и Gyrocotyloidea (ресничная личинка ликофора).

Класс Cestoda: отряд Pseudophyllidea (корацидий, онкосфера, первый промежуточный хозяин и процеркоид, второй промежуточный хозяин и плероцеркоид, окончательный хозяин). Метацестода. Отряд Cyclophyllidea (онкосфера, финна, промежуточный хозяин). Окончательный хозяин. Гипотезы «монозоичности» и «полизоичности» цестод. Основные морфотипы стробил цестод и их эволюция. Способы выведения яиц цестод из организма хозяина. Жизненный цикл представителей класса Cestodaria. Представление о первичном жизненном цикле Cestoda, как о метагенезе. Вторичное возникновение метагенеза в некоторых группах (стадии цистицеркоида, финны (цистицерка). Ценур, эхинококк, альвеококк. Гипотезы о происхождении Cercomeromorpha.

Жизненные циклы Orthonectida («метагетерогония»), Dyciemida, Cyclophora и Loricifera.

Жизненные циклы Nematoda. Жизненные циклы свободноживущих и паразитических нематод. Линьки. Изменение количества поколений в зависимости от условий существования.

Жизненные циклы Cnidaria. Метагенез и гипогенез.

Класс Scyphozoa: ресничные личинки (паренхимула и планула); метаморфоз, сцифистома; почкование дочерних полипов сцифистой, формирование временных колоний; стробилияция; стробила, почкующая эфиры. Рост медузы и формирование гонад. *Pelagia*: подавление полипоидного поколения. Отряд Coronata: подавление медузоидного поколения. Класс Stauromedusae: отсутствие поколений и атипичные личинки.

Класс Cubozoa: метаморфоз – превращение полипа в медузу.

Класс Hydrozoa: подавление медузоидного или полипоидного поколений и вторичное исчезновение метагенеза. Медузоиды: эумедузоиды, криптомедузоиды, гонофоры, споросаки. Жизненные циклы Hydrocorallia. Гипогенез Hydrida. Паразитические книдарии (отряд Trachylida). Подкласс Siphonophora: гипогенез.

Класс Anthozoa: отсутствие медузоидного поколения. Распределение колониальных и одиночных форм в пределах подклассов Octocorallia и Hexacorallia. Бесполое размножение у представителей отрядов Actiniaria и Madreporaria.

Основные тенденции в эволюции жизненных циклов книдарий. Жизненные циклы Cnidaria и реконструкция их филогении. Гипотезы о первичности полипоидного или медузоидного организма в эволюции книдарий.

Жизненные циклы Porifera. Роль полового и бесполого размножения в жизненных циклах губок. Типы эмбриогенезов и типы личинок. Губки, как живая модель происхождения Metazoa. Предпосылки возникновения многоклеточности. Переход от одноклеточной к многоклеточной организации. Половое размножение у предков Metazoa. Эволюция жизненного цикла Metazoa и возникновение личинки.

Ранняя эволюция губок. Эволюция жизненного цикла губок.

Жизненные циклы Bryozoa. Половое и бесполое размножение в жизненных циклах различных групп мшанок. Формы бесполого размножения и астогенез. Типы личинок.

Сложные жизненные циклы Chordata. Salpae и Doliolidae.

Эволюция сложных жизненных циклов. Общие особенности возникновения и эволюции сложных жизненных циклов. Онтогенетические различия и гетеротопия как основа возникновения гетероморфных поколений. Чередувание поколений с разными способами размножения и возникновение сложных жизненных циклов. Вторичное упрощение сложных жизненных циклов.

Список рекомендуемой литературы:

1. Nielsen C. 2012. Animal evolution. Oxford University Press.
2. Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука.
3. Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford: Oxford University Press.
4. Jagersten G. 1972. Evolution of the metazoan life cycle. New York: Academic Press.

Разработчики программы:

Котенко Ольга Николаевна, ассистент Кафедры зоологии беспозвоночных, o.kotenko@spbu.ru

Островский Андрей Николаевич, доктор биологических наук, профессор Кафедры зоологии беспозвоночных, a.ostrovsky@spbu.ru

3. Протистология

3.1. Общая протистология

Трудоемкость в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 005188

Реализация (семестр): 2

Промежуточная аттестация: экзамен

Введение. Протистология – одна из бурно развивающихся областей биологии. Многие протисты являются модельными объектами, на которых успешно решаются как общебиологические, так и прикладные проблемы. Благодаря изучению ультраструктуры и молекулярной филогении протистов ревизии подвергается вся система эукариот, меняются наши представления об общих предках тех или иных суперкластеров эукариот, а также эволюционных событиях в отдельных группах. В предлагаемой программе отобраны наиболее актуальные проблемы современной протистологии, часть из которых захватывает прокариот и многоклеточных животных. Ниже дана краткая характеристика тем в рамках этого курса.

Происхождение эукариотной клетки не связано с проблемой происхождения клеточных органелл. Здесь важно объяснить, как возникло у прокариотического предка клеточное ядро и цитоскелет. Открытие эндосимбиоза у прокариот заставляет совершенно по-новому представить возможный путь происхождения ядра. Сравнительный анализ ядерного аппарата в разных группах протистов, особенно, ближайших к общему предку эукариот позволяет предположить сценарий формирования ядра в эволюции.

Происхождение цитоскелета – один из основных вопросов эволюции клетки эукариот. В предлагаемом курсе приводятся современные данные по строению скелета клетки в разных группах протистов и обсуждаются возможные пути его эволюционных преобразований.

Проблема симбиогенеза включает происхождение клеточных органелл: митохондрий и пластид. Главным образом рассматриваются происхождение и пути эволюции хлоропластов: первичный симбиоз, вторичный симбиоз, третичный, а также четвертичный симбиоз на основе современных данных по биохимии и молекулярной филогении. Пути возникновения митохондрий менее ясны, поэтому обсуждаются варианты утраты или трансформации этих органелл в эволюции тех или иных ветвей экариот.

Не менее актуальна в настоящее время и проблема происхождения многоклеточных животных. Привлечение данных молекулярной филогении, основанной на сиквенсах разных генов, позволяет принять тезис о монофилетичном **происхождении Metazoa**. Многоклеточные животные связаны с хоанофлагеллатами, грибами (хитридиевые) и мезомицетозоями теснее, чем с другими протистами, и все они входят в один кластер Opisthokonta. Поэтому проводится детальное морфологическое сравнение именно этих групп протистов с низшими Metazoa, среди которых ближайшими к общей предковой группе хоанофлагеллат и Metazoa являются в настоящее время губки, гребневики и книдарии.

Экология простейших и водорослей рассматривается в аспекте их адаптаций к условиям среды и особенностей формирования ценозов, что тесно связано с видовым разнообразием протистов. Биоразнообразие протистов огромно, поэтому внимание в курсе заострено на простейших. Кроме того, помимо морфологического, рассматривается и аспект генетического разнообразия протистов, которое неизмеримо больше, чем у животных, растений и грибов вместе взятых. Постоянные изменения и совершенствование системы эукариот отражены в одной из предлагаемых тем курса общей протистологии. Здесь важна как история вопроса, так и современные взгляды на систему органического мира. Наибольшее внимание уделено самым последним достижениям в этой области.

Список рекомендуемой литературы

1. Протисты. Т. 1. 2000. СПб.: Наука.
2. Протисты. Т. 2. 2007. СПб.: Наука.
3. Протисты. Т. 3. 2011. М.: КМК.
4. Райков И.Б. 1978. Ядро простейших, морфология и эволюция. Л.: Наука.
5. Хаусман К. и др. 2010. Протистология. М.: КМК.
6. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. 1994. Филема органического мира. Часть 1: Прологомены к построению филемы. СПб.: Наука.
7. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. 1998. Филема органического мира. Часть II: Прокариоты и низшие эукариоты. СПб.: Наука.
8. Маргелис Л. 1983. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир.
9. Николук В.Ф., Гельцер Ю.Г. 1972. Почвенные простейшие СССР. Ташкент.
10. Петрушевская М.Г. 1981. Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: Наука.

11. An Illustrated guide to the protozoa. 2nd edition. 2001. / J.J. Lee, G.F. Leedale, P. Bradbury (eds.). Allen press, Society of Protozoologists.

Разработчики программы:

Карпов Сергей Алексеевич, доктор биологических наук, профессор
Кафедры зоологии беспозвоночных, s.karpov@spbu.ru

3.2. Частная протистология. Жгутиковые

Трудоемкость в зачетных единицах: 3

Регистрационный номер рабочей программы: 051923

Реализация (семестр): 2

Промежуточная аттестация: экзамен

Введение. Протисты – это гетерогенная группа эукариот, объединяющая организмы дотканевого уровня организации (простейших, водоросли и зооспоровые грибы). Они представлены преимущественно одноклеточными микроскопическими формами, которые относятся к разным царствам эукариот. Многие протисты являются модельными объектами, на которых успешно решаются как общебиологические, так и прикладные проблемы. Благодаря изучению ультраструктуры и молекулярной филогении протистов происходит ревизия всей системы эукариот.

Морфологическое и генетическое многообразие протистов несравнимо выше, чем животных, растений и грибов. Поэтому изучение многообразия протистов – одна из важнейших задач современной биологии. Именно в этом и состоит главная цель частной протистологии, причем, монографическое рассмотрение отдельных групп протистов приобретает в настоящее время особенное значение, т.к. число экспертов по отдельным типам и классам протистов катастрофически уменьшается не только в России, но и во всем мире. Вместе с тем, протистология – одна из бурно развивающихся областей биологии, поэтому представления о числе видов, молекулярной филогении, систематике и объеме таксонов меняются, практически, ежегодно. В связи с этим, нет необходимости давать общую характеристику рассматриваемых групп. Ниже приведен список группировок протистов, в каждой из которых рассматривается общая характеристика группы, положение в системе эукариот, морфология и биологические особенности наиболее изученных представителей, молекулярная филогения, объем таксонов и систематика. Этот список может меняться в зависимости от появления новых знаний по тем или иным группам протистов.

Choanoflagellata. Воротничковые жгутиконосцы.
Chlorophyta. Зеленые водоросли.
Glaucophyta. Глаукофиты.
Cryptophyta. Криптофиты..
Ochrophyta. Охрофиты.
Bicosoecida. Бикозоециды.
Haptophyta. Гаптофиты.
Dinophyta. Динофиты
Excavata. Экскаваты.
Euglenozoa Эвгленозои.
Cercozoa. Церкозои.
Pelobionta. Пелобионтиды.
Hemimastigophora. Гемимастигины.
Apusomonada Апузомонады.
Ancyromonada. Анциромонады
Telonemia. Телонемиды.
Aphelida. Афелиды.
Chytridiomycota. Хитридиомицеты.
Sanchytriomycota. Санхитриды.

Список рекомендуемой литературы

1. Протисты. Т. 1. 2000. СПб.: Наука.
2. Протисты. Т. 2. 2007. СПб.: Наука.
3. Протисты. Т. 3. 2011. М.: КМК.
4. Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. 1978. Частная паразитология. Т. 1. М.: Высшая школа.
5. Иванов А.В. 1968. Происхождение многоклеточных животных. Л.: Наука.
6. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. 1994. Филема органического мира. Часть 1: Прологомены к построению филемы. СПб.: Наука.
7. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. 1998. Филема органического мира. Часть II: Прокариоты и низшие эукариоты. СПб.: Наука.
8. Маргелис Л. 1983. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир.
9. Николук В.Ф., Гельцер Ю.Г. 1972. Почвенные простейшие СССР. Ташкент.
10. Петрушевская М.Г. 1981. Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: Наука.
11. An Illustrated guide to the protozoa. 2nd edition. 2001. / J.J. Lee, G.F. Leedale, P. Bradbury (eds.). Allen press, Society of Protozoologists.
12. Handbook of the Protists. 2017. / Archibald et al. (eds.). Cham, Switzerland: Springer International Publishing.

Разработчики программы:

Карпов Сергей Алексеевич, доктор биологических наук, профессор
Кафедры зоологии беспозвоночных, s.karpov@spbu.ru

3.3. Частная протистология. Амебоидные и инфузории

Трудоемкость в зачетных единицах: 3

Регистрационный номер рабочей программы: 052123

Реализация (семестр): 3

Промежуточная аттестация: зачет

Амебоидные (Amoebozoa)

Раздел 1. «Морфологическая эпоха» — концепции, люди и лица

Ранняя история изучения Amoebozoa. Первые морфологические описания. Проблемы описания динамической формы объектов. Крупные исследователи амеб – Дж. Лейди, Е. Пенар, А. Шафер. Концепции локомоторной формы, флотирующей формы и организации уродных структур. Морфологические системы Amoebozoa. Электронная микроскопия и работы Ф. Пэйджа. Морфологическая система конца XX века. Итог – Морфология не позволила корректно реконструировать макрофилогению. Нужны новые подходы.

Раздел 2. Развитие молекулярной систематики

Первые молекулярные исследования. Ранние работы посвященные изучению молекулярной филогении. Возникновение Amoebozoa как супергруппы протистов. Работы и идеи Т. Кавалье-Смита. Согин и компания – первые молекулярные системы. Кавалье-Смит 2004 первая конгруэнтная система. Концепции Tubulinea и Discosea, система 2005 года и 2011 года. Мультигенная филогения – еще один шаг к построению высоко поддержанных деревьев. Филогеномные исследования и проблемы построения макросистемы. Тупик Линнеевской систематики. Безранговая система Adl et al. – «новая таксономия» – достоинства и недостатки.

Раздел 3. Что такое Amoebozoa – современный взгляд

Развитие современной макросистемы группы. Проблемы реконструкции эволюционных взаимоотношений между различными ветвями Amoebozoa. Разумный синтез ранговых и безранговых систем. Современная система Amoebozoa. Палеонтологические данные и гипотезы о возникновении Amoebozoa.

Раздел 4. Организация клетки, движение и морфотипы амёб

Основные черты морфологической организации Amoebozoa. Биология и жизненные циклы (общий обзор). Амебоидное движение – основные модели и принципы. Тонкое строение клетки и его особенности у различных групп амёбозоев. Морфодинамическая организация клетки. Понятие «морфотипов» у голых лобозных амёб.

Раздел 5. Голые лобозные амёбы и Variosea

Обзор основных черт представителей групп, детали морфологии и тонкого строения, обзор основных групп голых амёб и вариозей.

Раздел 6. Раковинные лобозные амёбы и пелобионты

Обзор основных черт представителей групп, детали морфологии и тонкого строения, обзор основных групп раковинных амёб. Деление клетки и морфогенез дочерней раковины. Краткий обзор разнообразия и биологии пелобионтов.

Раздел 7. Mycetozoa

Обзор основных черт представителей протостелид, миксогастрид и диктиостелид. Жизненные циклы, детали морфологии и тонкого строения. Агрегация и «поведение» у диктиостелиевых. Адаптации в жизненных циклах мицетозоев. Обзор основных групп протостелид и миксогастриевых.

Инфузории (Ciliophora)

Общая характеристика таксона

Всесветно распространенные протисты, включающие небольшое число видов-эндемиков; свободноживущие, комменсальные и парази-

тические, прикрепленные одиночные и колониальные формы. Количество видов таксона. Прогресс морфо-функциональный и биологический. Основные направления эволюции – эволюция цилиатуры и дифференцировка ядерного аппарата.

Система инфузорий

Разнообразие инфузорий. Размеры инфузорий. История и современные подходы в систематике инфузорий. От групп Ciliata и Suctoria к таксонам Postciliodesmatophora и Intramacronucleata. Основные группы инфузорий, объем таксонов и экологические характеристики представителей.

Особенности строения клетки инфузорий

Строение кортекса. Альвеолярная пелликула и ее особенности у инфузорий. Строение ресничек, кинетосом, корешкового аппарата в разных группах инфузорий. Особенности организации локомоторной цилиатуры. Понятие кинеты. Регуляция работы ресничек. Модификация локомоторных ресничек в отдельных группах инфузорий.

Экструсомы. Разнообразие их строения и функций.

Подвижность клетки инфузорий, не связанная с АТФ-зависимой кинетикой. Особенности работы кальций-зависимых контрактильных систем. Эволюция цилиатуры, связанной с работой цитостома. Поликинетиды. Тетрахимениум. Дифференцировка и усложнение адоральной цилиатуры.

Реализация пищедобывающей функции у инфузорий различных таксономических групп. Разнообразие способов питания. Циклоз и цикл пищеварительных вакуолей.

Строение и функционирование системы клеточной осморегуляции. Спонгиом, приводящие каналы, ампулы и резервуар сократительной вакуоли. Современное представления о функционировании осморегуляторной системы инфузорий.

Явление ядерного дуализма инфузорий

Морфологические и функциональные различия ядер. Особенности геномов макро- и микронуклеусов. Особая линия эволюции ядерного аппарата Karyorelictea. Деление клетки Karyorelictea. Гипотезы эволюционного формирования гетероморфизма ядер. Особенности организации макронуклеусов у остальных инфузорий. Что такое полигеномное ядро. Геномы макронуклеусов.

Размножение и жизненные циклы инфузорий

Бесполое размножение. Особенности митотического деления микронуклеуса. Представления о делении макронуклеуса при беспол-

лом размножении. Половой процесс у инфузорий. Типы конъюгаций. Сингены и типы спаривания. Рецепторы, задействованные в клеточном распознавании. Гамоны. Постгамные деления клетки. Формирование макронуклеусов. Перестройка генома и представления о регуляции формирования макронуклеуса. Характеристика жизненных циклов инфузорий. Особенности жизненного цикла *Phyllopharingea*,

Экология инфузорий. Комменсальные, экто- и эндопаразитические инфузории. Локализация инфузорий в теле беспозвоночных и позвоночных животных-хозяев. Эпибионты. Бентосные и планктонные инфузории. Обилие инфузорий в планктоне и бентосе. Роль инфузорий в сообществах.

Симбионты инфузорий: экто- и эндобионты, грибы, водоросли и другие протисты. Особенности существования в пресных, солоноватых и полносоленых морских водах как постоянного, так и временного характера. Роль инфузорий в круговороте азотистых соединений во всех типах водных (а часто и почвенных) экосистем. Инфузории как индикаторы качества воды и общего состояния биотопа.

Инфузории как объекты для решения различных вопросов цитологии, молекулярной биологии, генетики, симбионтологии, биохимии и физиологии.

Список рекомендуемой литературы:

1. Протисты. Т. 1. 2000. СПб.: Наука.
2. Протисты. Т. 2. 2007. СПб.: Наука.
3. Протисты. Т. 3. 2011. М.: КМК.
4. Хаусман К. 1995. Протозоология. М.: Мир.
5. Догель В.А. 1951. Общая протистология. М.
6. Corliss J.O. 1979. The ciliated Protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. 2nd ed. New York: Pergamon Press.
7. Hausmann K., Bradbury Ph.C. (eds). 1996. Ciliates – cells as organisms. Stuttgart etc.: Gustav Fischer.

Разработчики программы:

Смирнов Алексей Валерьевич, кандидат биологических наук, доцент Кафедры зоологии беспозвоночных, a.smirnov@spbu.ru

3.4. Паразитические протисты

Курс используется также в траектории Паразитология

Трудоемкость в зачетных единицах: 3

Регистрационный номер рабочей программы: 051833

Реализация (семестр): 1

Промежуточная аттестация: экзамен

Введение. Паразитизм – как одно из наиболее важных в практическом отношении и интересных с теоретической точки зрения явлений взаимоотношений между организмами. Распространение паразитизма среди одноклеточных организмов. О связи неравномерного распределения паразитических форм среди крупных таксонов протист с определенным планом строения и рядом связанных с ним морфофизиологических особенностей. Понятие «симбиоз» и его трактовки (VanBeneden, DeVary; Hertwig; Догель; Шульман, Добровольский). Способы возложения на партнера своих отношений с внешней средой. Экологический способ возложения. Метаболический способ возложения. Характер взаимоотношений симбионтов. Понятие «паразитизм». Биотическая система паразит-хозяин. Схема Шульмана паразитохозяинных отношений в системе паразит–хозяин. Выделения двух уровней взаимоотношений: а) популяционный уровень, б) организменный уровень. Выделение трех крайних типов взаимоотношений: 1) организм хозяина убивает паразита; 2) паразит вызывает гибель хозяина; 3) между организмами хозяина и паразита возникает более или менее устойчивое равновесие (сбалансированность). Примеры типов и уровней взаимоотношений участников системы протист-хозяин. Понятие «мутуализм», примеры мутуализма. Понятие «комменсализм», примеры. Схема Шульмана: соотношение форм симбиоза и смежных явлений. Возможные пути возникновения и эволюции форм симбиотических взаимоотношений. Значение этих путей в природе. Внутриклеточный и внеклеточный паразитизм. Гомоксенный и гетероксенный жизненные циклы. Морфофизиологические адаптации внутриклеточных паразитов к существованию в цитоплазме клетки хозяина: размеры и форма тела паразита, использование процессов обмена хозяина на молекулярном уровне, использование энергетических систем хозяев, гипертрофия клетки хозяина и т.д. Морфофизиологические адаптации внеклеточных паразитов к существованию в полостях или тканях хозяев. Понятия о морфофункциональном регрессе и морфофункциональном прогрессе в связи с внутриклеточным и внеклеточным паразитизмом у протист. Пути прогрессивной

эволюции паразитических протист. Полимеризация, олигомеризация. Разнохарактерность морфологических адаптаций и хода жизненных циклов паразитических простейших, разный уровень обусловленных паразитизмом изменений их организации показывают, что переход к паразитическому образу жизни осуществлялся в пределах царства Protista неоднократно и в разное геологическое время.

Основная часть. Основная часть включает характеристику паразитических организмов практически всех типов протист. В пределах каждой группы рассматриваются:

- общая характеристика: морфология клетки, экология, жизненные циклы, молекулярно-биологические особенности паразита;
- филогенетические взаимоотношения со свободноживущими организмами;
- выделяются основные черты, позволившие перейти к паразитизму, и эволюционные изменения паразитов, обусловленных их образом жизни.

Паразитические амeboидные протисты.

Различная степень адаптированности к паразитическому образу жизни: копрофильные амeboы, факультативные паразиты, облигатные паразиты, гостепаразитизм (Гинецинская, Добровольский, 1978), амфизойность (Page, 1974). **Gimnamoebia, Schizopyrenida.** Амeboидные паразиты из семейств: Vannelidae, Hartmannellidae, Paramoebidae, Vexilliferidae, Vahlkampfiidae, Entamoebida, Acanthamoebida и другие, их особенности, встречаемость и патогенность. Амeboы родов *Neoparamoeba*, *Balamuthia*, *Sappinia*, *Acanthamoeba*, *Entamoeba*, *Vahlkampfia*, *Naegleria*, и др.: история изучения, строение, биологические особенности. Амeboиазы беспозвоночных, рыб, домашних животных. Амeboиаз или амeboидная дизентерия. Первичный амeboный менингоэнцефалит. Баламутия-гранулематозный амeboидный энцефалит или баламутиаз. Пути заражения, локализация в хозяине, патогенность. Понятие вирулентности. Корреляция между вирулентностью штаммов протист и активностью некоторых их ферментов. Гиперпаразитизм и патогенность амeboидных паразитов. **Blastocystida.** Варианты схем жизненного цикла, локализация в беспозвоночных и позвоночных животных. Филогенетические связи с другими одноклеточными. Проблема видовой идентификации. *Blastocystis* gr. spp. “*hominis*” – острые и хронические заболевания у людей. Встречаемость, клиническая картина, патогенез, механизмы передачи, строение отдельных стадий жизненного цикла. Культивирование бластоцистид как источник новых данных. **Foraminifera.** Фораминиферы как

эпибионты, комменсалы, хищники и паразиты. **Vampyrellida**. Особенности жизненного цикла на примере *Vampyrella lateritia*, *Lateromyxa gallica*. Особенности питания: хищничество, паразитизм или паразитоидность?

Паразитические жгутиковые протисты.

Явление полимеразации жгутиков, понятие кариомастигонты. **Euglenida**. Водные жгутиконосцы с разными типами питания. Факультативные, облигатные эндопаразиты. *Astasia*, *Parastasia*. Трофическая и репродуктивная фазы в жизненном цикле. Метаболизм, жгутиковая трансформация. **Retortomonadida**. Эндосимбионты позвоночных. *Chilomastix*, *Retortomonas*. **Diplomonadida**. Строение покровов, особенности деления ядра, организация цитостомы, размножение. Симметричная организация *Giardia (Lambliа) intestinalis*. Цитологические особенности. Функционирование вентрального диска клетки как прикрепительной органеллы. Способы питания, этапы инцистирования и эксцистирования, особенности деления. Геномная пloidность на различных стадиях жизненного цикла паразита. Встречаемость, локализация, патогенность. Вариабельность поверхностных антигенов паразита как адаптация к избеганию иммунного ответа хозяина. Пути транспорта белковых экскретов в условиях отсутствия аппарата Гольджи. Лямблиоз. **Parabasalia**. Строение, классификация. Симбиотические жгутиконосцы термитов и древесных жуков. Симбиотическая матрешка на примере системы Bacteroidales – *Pseudotrichonympha grassii* – *Coptotermes formosanus*. **Trichomonadida**. Жизненный цикл, амебодная трансформация. Мочеполовой трихомоноз (трихомониаз). Кишечный трихомоноз. **Tritrichomonadida**. *Dientamoeba fragilis* – условно-патогенный кишечный симбионт. **Kinetoplastea**. Организация клетки. Структурные и функциональные особенности митохондрия, кинетопласта. Система группы. Свободноживущие и паразитические представители. Экто-, эндокомменсалы и экто-, эндопаразиты, кровепаразиты среди кинетопластид. Способы прикрепления, проникновения. Способы передачи инвазии. Моноксенные, диксенные жизненные циклы. Способность к полиморфизму в рамках четко очерченного типа организации. Классификация форм. Способы питания (пиноцитоз, фагоцитоз, активный транспорт через поверхностную мембрану) и пути метаболизма. Цитологические и молекулярно-биологические перестройки клетки при переходе от одной формы к другой. Факторы, обуславливающие смену морфотипа. Биохимическая пластичность кровяных форм кинетопластид на примере периодического изменения типа VSG поверхности (вариабельный поверхностный гликопротеин). Свидетельства о наличии полового процесса

в жизненном цикле. Болезни растений, беспозвоночных и позвоночных. Американский трипаносомоз или болезнь Чагаса. Африканский трипаносомоз (две формы). Хроническая болезнь Чарльза Дарвина. **Oxymonadida**. Особенности организации. Питание, способы размножения. Тонкие отношения с бактериальными симбионтами. Синхронизация жизненного цикла паразитов с циклом развития хозяина. **Opalinata**. Организация, система. Примеры жизненных циклов, явление «синхронизации» цикла развития хозяина и жизненного цикла симбионта. Паразитизм или комменсализм? Встречаемость.

Мизоцитозные протисты.

Alveolata, *Dinoflagellata*. Понятие «мизоцитозис» на примере механизма питания *Paulsonella*. *Myzozoa* (*Miozoa*) Cavalier-Smith, Chao, 2004. Мизоцитоз – как возможный механизм возникновения клеточных органелл (митохондрий, пластид) у эукариот в ключе теории симбиогенеза. **Apicomplexa**. Состав группы и родственные связи: паразитические апикомплексы (*Sporozoa*) и апикомплексоподобные жгутиковые протисты (*Colpodellida*, *Chromerida*, *Dygalum owenii*, и другие). Общая характеристика строения зоита у представителей *Sporozoa*. Триадный жизненный цикл. Понятие «спора» у грегаринов и кокцидий. Разнообразие жизненных циклов на примерах: архигрегаринов, бластогрегаринов, эугрегаринов, агамококцидий, протококцидий, аделеидных кокцидий, эймериидных кокцидий. Становление кровепаразитизма у кокцидий. Гемоспоридии, пироплазмиды. Основные направления эволюции спорозоитов. Этапы проникновения спорозоитов в клетку хозяина. Роль апикального комплекса в проникновении паразита в клетку хозяина. Гипотезы скользящего движения спорозоитов. Типы движения трофозоитов грегаринов. Паразито-хозяинные взаимоотношения при кокцидиозах и заражении грегаринами.

Alveolata, **Ciliophora**. Сосущие инфузории, **Suctoria**. Действительно ли сосущие инфузории высасывают жертву? Сравнение механизма клеточного вампиризма у сосущих инфузорий и динофлагеллят. Кругоресничные инфузории, **Peritrichia**. Характеристика ротовой, соматической цилиатуры. Строение аборального полюса. Система класса. Особенности морфологии и биологии сидячих перитрихов (*Sessilina*). Встречаемость, патогенность симбионтов рыб. Отличительные признаки морфологии подвижных перитрихов (*Mobilina*). Структура аборального диска, функционирование его как органа прикрепления (присоска). Комменсалы и паразиты. Специфичность мобилинов к хозяину. Трансмиссия. Изменчивость мобилинов.

Microsporidia. История систематики. Класс Sporozoa по Leuckart, 1879. Понятие «спора». «Микроспоридии – объекты исследования XXI века». Цитологические особенности микроспоридий. Обязательные паразиты. Распространенность микроспоридий, круг хозяев. Сложный жизненный цикл: преспорогональная часть, спорогональная часть. Ультратонкая организация стадий жизненного цикла. Спороплазма. Особенности митотического деления ядра. Организация ядерного аппарата: одиночные ядра, диплокарион. Мерогональные стадии. Спорогональные стадии. Типы дополнительных оболочек спорогональных стадий. Панспоробласт. Моноспоровые и полиспоровые микроспоридии. Морфогенез споры. Строение зрелой споры. Механизм экструзии споры. Возможные механизмы проникновения амебоидного зародыша. Уникальная организация спор микроспоридий семейства *Metchnikovellidae*. Половой процесс. Доказательства наличия двухступенчатого мейоза в жизненном цикле микроспоридий. Значение диплокариона в эволюции микроспоридий. Разнообразие жизненных циклов. Пути передачи, расселение микроспоридий по организму. Взаимоотношения микроспоридий с хозяевами на популяционном, организменном, клеточном уровнях. Биохимические особенности микроспоридиоза. Эволюция и филогения микроспоридий.

Мухозоа. Многоклеточные организмы с тенденцией паразитирования как у одноклеточных. Практическое значение слизистых споровиков. История систематики группы. Экспериментальные работы, подтверждающие, что актиноспоридии (триактиномиксон) являются необходимой составляющей жизненного цикла *Muxobolus cerebralis*. Жизненный цикл миксоспоридий из двух фаз: миксоспорейной и актиноспорейной. Общая характеристика слизистых споровиков на световом уровне. Вегетативная стадия миксоспоридий – плазмодий. Полостные, тканевые формы. Понятие «циста» у слизистых споровиков. Бесполое размножение путем внутреннего и наружного почкования. Природа панспоробласта. Процесс формирования споры, ее строение, особенности. Спороплазма (амебоидный зародыш). Механизм выхода спороплазмы из споры. Работы по установлению плоидности ядер различных стадий составного жизненного цикла миксоспоридий. Обсуждение литературных данных, свидетельствующие о ядерной реорганизации на стадиях развития миксоспорейной фазы жизненного цикла. Значение дифференцировки ядер у миксозоа на вегетативные и генеративные ядра. Понятия: «полиэнергидные организмы», «надклеточный уровень организации». Ультратонкое строение стадий развития миксоспорейной и актиноспорейной фаз жизнен-

ного цикла. Спорогенезис: формирование капсул, створок, созревание спороплазмы. Цитологические особенности организации плазмодия и генеративных клеток двух фаз жизненного цикла (митохондрии, мембранные структуры, ядра, клеточные контакты и др. органеллы). Филогенетические построения родства микроспоридий с многоклеточными на основе данных о клеточной организации и молекулярно-биологических особенностях. Сравнение морфологии и жизненных циклов наркомедуз и миксоzoа. Новая система миксоzoа. Проблемы таксономии.

Список рекомендуемой литературы

1. Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. 1978. Частная паразитология. Т. 1–2.
2. Протисты. Т. 1. 2000. СПб.: Наука.
3. Протисты. Т. 2. 2007. СПб.: Наука.
4. Протисты. Т. 3. 2011. М.: КМК.
5. Догель В.А. 1951. Общая протистология. М.
6. Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты 2001.. / Под ред. В.В. Глупова. М.: Изд. дом «Круглый год».
7. An Illustrated guide to the protozoa. 2nd edition. 2001. / J.J. Lee, G.F. Leedale, P. Bradbury (eds.). Allen press, Society of Protozoologists.

Разработчики программы

Паскерова Гита Георгиевна, старший преподаватель Кафедры зоологии беспозвоночных, g.paskerova@mail.spbu.ru

4. Паразитология

4.1. Паразиты и системы паразит-хозяин

Трудоемкость в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 021553

Реализация (семестр): 1

Промежуточная аттестация: экзамен

Паразитизм в системе симбиотических отношений. Краткая история паразитологии. Медико-ветеринарное и эколого-эволюционное направления в паразитологии. Развитие взглядов на природу и значение паразитизма в трудах Е.Н. Павловского, К.И. Скрябина, В.А. Догеля, В.Н. Беклемишева. Взаимоотношения организмов в природе и подходы к определению понятия паразитизм. Симбиотические отношения и их классификация. Форезия, комменсализм, паразитизм и мутуализм. Паразитоиды, микрохищники и нидиколи. Пространственные, временные и трофические связи паразитов с хозяевами. Экто-, эндо- и мезопаразитизм. Паразитизм облигатный и факультативный, временный, стационарный и случайный. Связь между разными формами симбиоза. Преадаптации к паразитизму. Многообразие путей перехода к паразитизму у представителей разных таксонов. Биоразнообразие паразитов и распространение паразитизма в разных таксонах.

Анализ жизненных циклов паразитов. Жизненный цикл как форма существования вида в природе. Понятие о жизненной схеме. Фаза и стадия. Представления И.И. Шмальгаузена о независимой эволюции разных фаз. Понятие об окончательных, промежуточных, паратенических (транспортных) и резервуарных хозяевах. Классификация жизненных циклов – прямые и не прямые, гомоксенные и гетероксенные, простые и сложные. Метагенез и гетерогония у паразитов, явления прогенеза, педогенеза и неотении. Приспособленность жизненных циклов паразитов к жизненным циклам их хозяев. Возможные пути возникновения гетероксенных жизненных циклов в ходе эволюции. Становление передачи инвазионного начала по трофическим цепям (трофическая трансмиссия – ТТ). Усложнение жизненного цикла путем «надстройки» и «вставки», реализация этих вариантов в разных групп паразитов (цестоды, скребни, нематоды и др.). Паразиты с нетрофической передачей. Особенности кровепаразитизма. Переносчики и возможные варианты их инкорпорирования в жизненные циклы паразитов. Разнообразие путей формирования гетероксенности у паразитов (примеры микроспоридий, паразитических плоских червей и др.).

Система адаптаций жизненных циклов паразитов. Тенденция к сокращению пребывания во внешней среде и варианты ее реализации в разных группах (переход к ТТ, от активного к пассивному заражению, изоляция от внешней среды и пр.).

Фазы во внешней среде – активные (личиночные и имагинальные) и пассивные, специфика адаптаций. Поиск хозяев и заражение их свободноживущими стадиями паразитов. Поведенческие адаптации, попадание в «место хозяина» и во «время хозяина». Системы поведенческих реакций (таксисы, кинезы, тропизмы) и поведенческих программ, обеспечивающих контакт с хозяином. Миграция паразитов в организме хозяина. Особенности развития в организме беспозвоночных и позвоночных хозяев. Синхронизация жизненных циклов и циркадных ритмов паразита и хозяина. Половое и бесполое размножение, плодовитость и длительность жизни. Адаптации к выходу инвазионных стадий из организма хозяина. Приспособления к расселению.

Паразитические фазы. Попадание в/на хозяина, особенности этого процесса у экто- и эндопаразитов, варианты перкутанного и алиментарного заражения. Активное и пассивное проникновение. Инокуляция и контаминация. Морфологические и биохимические адаптации паразита к внедрению. Освобождение личинок от яичевых оболочек, инцистирование и эксцистирование. Своеобразие хозяина как среды обитания – понятие о «третьей среде». Миграции в хозяине для достижения места паразитирования – пути и механизмы. Способы ориентации паразитов в/на организме хозяина, реализация поведенческих программ у паразитов со сложными миграциями (*Fasciola*, *Trichinella*, иксодовые клещи и др.). Возникновение миграций в хозяине у паразитов разных таксонов. Функциональная паразитическая фаза – набор морфо-физиологических адаптаций, обеспечивающих успешное паразитирование в хозяине. Изменение основных жизненных функций организма в связи с паразитизмом. Важнейшие морфо-физиологические и биохимические адаптации к существованию на поверхности тела хозяина, внутри его клеток, тканей или полостей. Специфика геномов паразитов – утраты и приобретения. Функциональная морфология паразитов (органы прикрепления, размеры и форма тела, ультраструктура покровов у эндопаразитов, редукция отдельных органов). Развитие различных органов прикрепления. Конвергентность их возникновения. Приспособления половой системы к паразитизму. Половое и бесполое размножение, плодовитость и длительность жизни. Гермафродитизм. Явление смены поколений. Партеногенез и причины его возникновения. Адаптации экто- и эндопа-

разитов к дыханию. Особенности развития в организме беспозвоночных и позвоночных хозяев. Биохимические особенности паразитов и разная степень метаболической зависимости от организма хозяина. Смена путей метаболизма на разных фазах жизненного цикла паразитов. Механизмы устойчивости эндопаразитов к протеазам кишечника хозяина. Питание и пища паразитов. Морфологические и биохимические приспособления к разным типам питания. Гликоген как основное энергетическое вещество при аноксибиозе. Аэробноз, анаэробноз, аноксибиоз. Дыхание, осморегуляция и экскреция. Неоднозначность представлений о морфо-физиологическом регрессе паразитов. Покоящиеся фазы в хозяине. Синхронизация жизненных циклов и циркадных ритмов паразита и хозяина. Адаптации к выходу инвазионных стадий из организма хозяина. Приспособления к расселению.

Классификация жизненных циклов В.А. Догеля и ее принципы. Общие признаки жизненных циклов паразитов и их основные этапы (заражение хозяина, существование в хозяине и дисперсия). Понятие об экзогенной аккумуляции и эндогенной агломерации. Три типовых блока жизненных циклов. Блоковая структура сложных жизненных циклов. Вторичные упрощения и усложнения жизненных циклов.

Жизненный цикл как компромиссное расходования ресурсов. Понятие о компенсациях (trade-offs) и особенностях (traits) жизненных циклов (life histories). Компенсации в связи с размерами и плодовитостью. Анализ в разных группах паразитов (цестоды, нематоды, копеподы, изоподы, амфиподы, полихеты и др.). Компромиссы, определяющие стратегию продукции яиц у паразитов с простыми и сложными жизненными циклами. Закон большого числа яиц и его ограничения.

Системы паразит-хозяин. Среда первого и второго порядка для паразитов. Воздействия паразитов на хозяев. Особенности взаимоотношений в системах паразит-хозяин. Хозяин как многокомпонентный биотоп. Общая характеристика паразитарных воздействий. Нарушения в организме хозяина, вызываемые паразитами. Механические, токсические и аллергические воздействия паразита на хозяина. Пожизненное носительство или самоочищение от паразитов. Патогенность и вирулентность, медицинская и экологическая трактовка понятий. Хозяин как эфемерный ресурс («остров») для паразита. Неоднозначность концепции снижения вирулентности в ходе эволюции систем паразит-хозяин. Стратегии эксплуатации хозяев – «паразиты-убийцы» и «паразиты-телохранители». Модель оптимальной виру-

лентности Эберта и Эрре (Ebert & Herre). Подходы к созданию общей модели вирулентности. Вирулентность при горизонтальной и вертикальной трансмиссии. Влияние паразитарных инвазий на смертность и репродуктивный потенциал хозяев. Паразитарная кастрация как способ управления паразитом энергетическими ресурсами хозяина. Примеры насекомых-паразитоидов, ризоцефал, паразитических изопод и трематод. Влияние паразитов на фенотип (в широком смысле, включая поведение) хозяев. Изменения фенотипа хозяина не адаптивные и благоприятные для паразитов. Неспецифичное и специфичное воздействия паразитов на фенотип хозяина, способствующие успеху их трансмиссии. Механизм воздействий – механические и нейрохимические, иммунологические манипуляции, оперирование протеомными и геномными механизмами. Системы защиты хозяев и пути ухода паразитов от их влияния. Фильтр «встречи» и фильтр «совместимости» по Комбу (Combes). Определение понятия специфичности. Характеристика барьеров, которые встают перед паразитом. Воспрепятствование проникновению паразита (первая линия обороны) – очистка от паразитов, сбивание в стаи и группы, отпугивающее поведение и др. Контрадаптации паразитов. Неиммунологические факторы резистентности. Варианты уход паразитов от токсических и иммунных воздействий хозяина. Переход к внутриклеточному паразитизму и его особенности у протистов (лейшманий, трипанозом и споровиков) и многоклеточных (*Trichinella*). Особенности иммунного ответа беспозвоночных и реакции паразитов. Гуморальные и клеточные факторы. Молекулярная мимикрия, молекулярная маскировка, препятствие опсонизации, действенность этих механизмов. Модели *Biomphalaria*, *Lymnaea* – шистосомы, эхиносомы. Извращение защитных реакций хозяина – мантия спороцист. Резистентные и восприимчивые линии моллюсков. Цена резистентности с точки зрения теории компромиссов. Особенности иммунного ответа насекомых. Взаимоотношения в паразито-хозяинных системах скребни-тараканы, наездники *Bracopidae* и *Ichneumonidae* и их хозяева. Роль поли-ДНК-вирусов (полидनावирусы) в подавлении иммунной системы хозяина наездниками. Общая характеристика систем врожденного и приобретенного иммунитета у позвоночных. Механизмы иммунитета против простейших, гельминтов и членистоногих. Уход паразитов от иммунного ответа – антигенная мимикрия и антигенная маскировка, иммуномодуляция, смена поверхностных антигенов. Особенности иммунного ответа на кишечных гельминтов, провоцирование гельминтами ТН1 и ингибирование ТН2 ответов. Варианты иммуносупрессии – «дымовая завеса», блокирование эффекторных и антителообразующих клеток, митогенный эффект и др. Многообразие приемов, используемых

паразитами для ухода от иммунного ответа хозяина – трипаносомы, малярийный плазмодий, шистосомы. Генетические факторы устойчивости хозяев и инвазионности паразитов.

Паразиты и человек: борьба с паразитами – препятствие трансмиссии, химиотерапия и лекарственные препараты, почему нет действенных вакцин от паразитов и стратегии поиска молекул-мишеней, влияние на трансмиссию паразитов антропогенного пресса и климатических изменений, виды-вселенцы и паразиты, последствия интродукции паразитов в новые местообитания.

Козволюция паразитов и хозяев – коадаптация, коспециация и горизонтальный перенос. Смена парадигм в понимании эволюции систем «паразит–хозяин». Формирование генетической изменчивости паразитов и факторы ее определяющие. Влияние паразитов на эволюцию хозяев. Паразиты как естественные регуляторы численности популяций хозяев. Роль паразитов в потоках вещества и энергии и в трофических связях в экосистемах. Паразитологические последствия естественных и антропогенных трансформаций экосистем.

Список рекомендуемой литературы

1. Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука.
2. Балашов Ю.С. 1982. Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными Л.: Наука.
3. Балашов Ю.С. 1998. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука.
4. Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука.
5. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология: Особи популяции и сообщества. Т. 1; Т. 2, М.: Мир.
6. Вайшер Б., Браун Д.Д.Ф. 2001. Знакомство с нематодами. Общая нематология. София-М.: Пенсофт.
7. Галактионов К.В., Добровольский А.А. 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука.
8. Гинецинская Т.А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука.
9. Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. 1978. Частная паразитология. Т. 1; Т. 2. М.: Высшая школа.
10. Догель В.А. 1962. Курс общей паразитологии. Л.: изд. ЛГУ.
11. Кеннеди К. 1978. Экологическая паразитология. М.: Мир.

12. Малахов В.В. 1986. Нематоды: строение, развитие, система и филогения. М.: Наука.
13. Найт Р. 1985. Паразитарные болезни. М.: Медицина.
14. Павловский Е.Н. 1964. Природная очаговость трансмиссивных болезней. М.: изд. АН СССР.
15. Ройт А., Бростофф Д., Мейл Д. 2000. Иммунология. М.: Мир.
16. Руководство по зоологии. Протисты. Ч. 1; Ч. 2. 2000, 2007. / Гл. ред. А.Ф. Алимов СПб.: Наука.
17. Тобиас В.И. 2004. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма // Труды Русского Энтомологического Общества. Т. 75 (2).
18. Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. 1970–1976. Основы общей гельминтологии. Т. 1, 1970; Т. 2, 1972; Т. 3, 1976. М.: Наука.
19. Bush A.O., Fernandez J.C., Esch G.W., Seed J.R. 2001. Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press.
20. Combes K. 2001. Parasitism. The University of Chicago Press.
21. Maule A.G., Marks N.J. 2005. Parasitic Flatworms: Molecular Biology, Biochemistry, Immunology and Physiology. Cambridge, UK: CABI.
22. Poulin R. 2007. Evolutionary ecology of parasites. Princeton University Press.
23. Poulin R., Morand S. 2004. Parasite Biodiversity. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
24. Schmidt G.D., Roberts L.S. 2000. Foundations of Parasitology. Boston: McGraw-Hill International Editions.

Разработчики программы:

Галактионов Кирилл Владимирович, доктор биологических наук, профессор Кафедры зоологии беспозвоночных, k.galaktionov@spbu.ru

4.2. Популяционная и эволюционная биология паразитов

Трудоемкость (границы трудоемкости) в зачетных единицах: 2
 Регистрационный номер рабочей программы: 052150
 Реализация (семестр): 4
 Промежуточная аттестация: экзамен.

Популяционная концепция в приложении к паразитам. Факторы, определяющие структуру и динамику популяций паразитов. Распределение паразитов в популяциях хозяев. Агрегированное распределение и причины его обуславливающие. «Эффект толпы». Ареалы

и зоны встречаемости паразитов. Понятие о трансмиссивных заболеваниях, природном очаге трансмиссивных заболеваний и эпизоотическом процессе.

Модель распространения эпидемии микропаразита в популяции хозяев (SIR модель). Модели взаимоотношений между популяцией макропаразитов и популяцией хозяев. Условия, при котором возможен биоконтроль популяций хозяев паразитами – практическое использование. Концепция оптимального фуражирования с включением фактора паразитизма. Влияние паразитов на пространственную структуру и демографические параметры популяций хозяев.

Особенности микроэволюционных событий в инфрапопуляциях паразитов. Внутри- и межпопуляционная изменчивость у паразитов и факторы на нее влияющие: численность инфрапопуляций, подвижность хозяина, репродуктивная стратегия паразита, особенности его жизненного цикла, специфичность и т.п. Полиморфизм паразитов. Связь генетической структуры популяций паразитов и хозяев, возможность горизонтального переноса генов между паразитом и хозяином.

Видообразование у паразитов. Варианты алло- и симпатрического видообразования. Модусы эволюции в ассоциациях паразит-хозяин: коэволюция, коадаптация, коспециация, горизонтальный переход (host switching). Особенности паразитов, благоприятствующие разным сценариям эволюционных событий – виды-генералисты и виды-специалисты, виды ложные генералисты и виды ложные специалисты. Роль экологической подгонки (ecological fitting) в эволюции по сценарию горизонтального перехода. Роль коэволюции и горизонтального перехода в процессах микроэволюции и видообразования у паразитов. От концепции максимальной коспециации к Стокгольмской парадигме. Роль «гонки вооружений» в формировании резистентности к антипаразитарным препаратам. Гипотеза Красной Королевы. Экспериментальная коэволюция. Отбор против обычного генотипа. Паразиты и половой отбор. Роль паразитов как фактора поддержания высокого уровня генетической изменчивости у свободноживущих организмов.

Сообщества паразитов. Иерархическое выделение сообществ паразитов: инфрасообщество, компонентное сообщество и супрасообщество. Филогенетическая и экологическая специфичность. Компромиссы между узкой и широкой специфичностью. Виды ядра и виды-сателлиты. Концепция Хански. Аутогенные и аллогенные виды. Стохастическая и закономерная природа паразитарных сообществ. Интерактивные и изоляционистские инфрасообщества. Уровень насыще-

ния инфрасообществ. Видовое богатство и структура компонентных сообществ. Зависимость паразитарных сообществ от размера, возраста, жизненного цикла, популяционной структуры хозяина. Сравнительный анализ паразитарных сообществ и сообществ свободноживущих организмов. Паразитарные сообщества на стадиях зрелости и незрелости (сбалансированные и не сбалансированные сообщества), на стадиях формирования и разрушения. Практическое применение концепции стабильности паразитарных сообществ.

Экологическая ниша паразитов. Концепция ниши по Хатчинсону и ее применимость к паразитам. Ниша и специфичность. Фундаментальная и реализованная ниши. Ограничения ниши в сообществах паразитов – филогенетические, адаптивные, конкурентные, связанные с хищничеством и поиском половых партнеров.

Географическое распределение паразитов. Факторы, определяющие географическое распределение паразитов. Широтный градиент в распределении паразитов разных групп животных. Специфичность и распространение паразитов. Типы экосистем и экологические группы хозяев и специфика их паразитофауны. Влияние исторических событий на становление паразитофаун. Викариальные и дисперсальные события в становлении паразитофаун. Концепция «таксономического пульса» (“Taxon pulse”) и роль этого явления в формировании фаун паразитов. Использование молекулярных маркеров при анализе особенностей географического распределения паразитов. Понятие о филогеографии паразитов. Ареалы паразитов и факторы, влияющие на их формирование. Экспансия и колонизация у паразитов. Центры происхождения таксонов паразитов и методы их определения. Использование паразитов для анализа центров происхождения хозяев. Влияние глобальных климатических изменений на ареалы и трансмиссию паразитов. Паразитологические последствия от вселения новых (инвазивных) видов в нативные экосистемы.

Паразиты как структурообразующий фактор в экосистемах. Воздействие (прямое и не прямое) паразитов на ключевые виды (экосистемные инженеры) в сообществах свободноживущих организмов и его последствия. Оценки биомассы паразитов в экосистемах. Паразиты и пищевые сети – удлинение пищевых цепей, увеличение числа связей и изменение их топологии. Понятие о здоровье экосистемы. Влияние глобальных климатических изменений на трансмиссию паразитов. Паразитологические последствия от вселения новых (инвазивных) видов в нативные экосистемы.

Список рекомендуемой литературы:

1. Догель В.А. 1962. Курс общей паразитологии. Л.: изд. ЛГУ.
2. Коэволюция паразитов и хозяев (Коллективная монография под ред. К.В. Галактионова). 2016. // Труды Зоологического института РАН, т.320, Приложение 4. СПб.: Зоологический институт РАН.
3. Пугачев О.Н. 1984. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.
4. Bush A.O., Fernandez J.C., Esch G.W., Seed J.R. 2001. Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press.
5. The biogeography of host-parasite interactions. 2010. / S. Morand, B. Krasnov (eds.). Oxford: Oxford University Press.
6. Brooks D.R., McLennan D.A. 1993. Parascript: Parasites and the language of evolution. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
7. Ecology and evolution of parasitism. 2009. / F. Thomas, J.-F. Guegan, F. Renaud (eds.). Oxford: Oxford University Press.
8. Parasitism and ecosystems. 2005. / F. Thomas, J.F. Guegan, F. Renaud (eds.). Oxford University Press, Oxford.
9. Poulin R. 2007. Evolutionary ecology of parasites. Princeton University Press.
10. Tangled trees. Phylogeny, Cospeciation, and Coevolution. 2003. / R.D.M. Page (ed.). Chicago and London: The University of Chicago Press.

Разработчики программы:

Галактионов Кирилл Владимирович, доктор биологических наук, профессор Кафедры зоологии беспозвоночных, k.galaktionov@spbu.ru

4.3. Частная паразитология. Черви, книдарии

Трудоемкость (границы трудоемкости) в зачетных единицах: 3

Регистрационный номер рабочей программы: 051922

Реализация (семестр): 2

Промежуточная аттестация: экзамен.

Введение. Распространение паразитизма среди многоклеточных животных (Eumetazoa). Предпосылки для перехода к паразитизму у многоклеточных организмов. Паразитические организмы среди книдарий, плоских червей, аннелид, нематод и других червеобразных организмов. Круг их хозяев. Пути их перехода к паразитизму. Преадаптации, способствующие переходу к паразитизму; адаптации, возника-

ющие в ходе этого перехода. Общие тенденции эволюции жизненных циклов у паразитических книдарий и червей.

Симбиотические Anthozoa и Hydrozoa. Паразитические актинии. Разнообразие симбиотических Hydrozoa, переход от обрастания к симбиотическим отношениям, становление паразитизма в разных группах Hydrozoa. Паразитические книдарии из отряда Narcomedusae: жизненные циклы представителей родов *Cunina* и *Pegantha*. *Polypodium hydriforme* – паразит осетровых рыб; особенности его биологии.

Книдарии из группы Мухозоа. История изучения, жизненный цикл и строение разных стадий его развития, разнообразие, систематика и филогения, патогенез *Mucosporaea*. Особенности организации спор *Malacosporaea*, их паразитических стадий и жизненных циклов в целом.

Паразитические турбеллярии. Распространение паразитизма в разных таксонах плоских червей (*Platyhelminthes*). Разнообразие паразитических и комменсальных турбеллярий среди *Polycladida*, *Adiaphanida* (некоторые *Tricladidae*; *Genostoma*; *Fecampiidae*; *Urastoma*), *Rhabdocoela* (*Temnochaphalidae*; *Graffilidae*; *Umagillidae*; *Acholadidae*; *Pterastericolidae*).

Паразитические плоские черви – Neodermata. Аутопоморфии *Neodermata*; эволюционный переход данной группы к паразитизму. Различные трактовки последовательности событий в эволюции *Neodermata*. Основные варианты филогении *Neodermata*.

Основные черты строения и систематика моногеней. Экологические группы моногеней: локализация на коже, в буккальной и жаберной полости; переходы к эндопаразитизму в разных эволюционных линиях.

Особенности строения *Cestoda* s.l. Биология *Amphilinidae* и *Gyrocotylidae*. Морфологическое разнообразие и таксономия *Eucestoda*; состав стробилы, аполизис; разнообразие личинок цестод. Жизненные циклы *Pseudophyllidea*, *Caryophyllidea*, *Tetraphyllidea*, *Proteocephalidea*; *Trypanorhyncha*. Освоение суши цестодами отр. *Cyclophyllidea*; эволюция их жизненных циклов; циклофиллиды – паразиты человека.

Трематоды, их положение в филогении *Neodermata*. Особенности биологии *Aspidogastrea*. *Digenea*: круг хозяев, общая характеристика жизненных циклов и гипотезы об их эволюции. Первично двух хозя-

инные жизненные циклы с макроцеркными церкариями (*Azygiidae*, *Vivesiculidae*) и с инцистированием во внешней среде. Переходы к трёххозяиным жизненным циклам, на примере *Echinostomatidae* и *Xiphidiata*; освоение членистоногих в качестве вторых промежуточных хозяев группой *Xiphidiata*. Дополнительное размножение в трёххозяиных жизненных циклах *Gymnophallidae*. *Heniuroidea*: «планктонные» жизненные циклы, цистофорные церкарии, включение паратенических хозяев. Особенности развития *Diplostomoidea*, стадия мезоцеркарии, появление облигатно четырёххозяиных жизненных циклов. Варианты сокращения путей циркуляции и жизненных циклов трематод. Выпадение окончательного (*Scistosomatidae*, *Transversotrematidae*) и второго промежуточного (*Brachylaimoidea*, *Heronimidae*, *Microphallidae*) хозяев. Моноксенные жизненные циклы.

Паразитические Nematoda. Преадаптации нематод к симбиотическому образу жизни. Филогения нематод, классическая и современная системы. Независимость возникновения симбиотических форм в разных филогенетических группах нематод.

Симбиотические первично морские нематоды (*Enolpidia*, *Chromadorea*): эктопаразиты морских беспозвоночных. Паразиты полости тела беспозвоночных: маримермитиды и бентимермитиды. Внутриклеточный паразитизм у нематод семейства *Camacolaimidae*.

Паразитические нематоды группы *Dorilaimia*: мермитиды, трихinelлиды, диооктофиматиды, эволюция жизненных циклов.

Паразитические *Rhabditida*. Становление паразитического образа жизни и эволюция жизненных циклов в группах *Strongiloididae*, *Rhabditostromyloida*, *Spiroascarida*. *Triplonchida*, *Longidoridae*, *Tylenchida* и *Aphelenchida*: нематоды-паразиты растений. Связь фитопаразитизма с форезией и паразитизмом в насекомых. Участие нематод в переносе фитопатогенных вирусов, бактерий и грибов.

Nematomorpha. План строения волосатиков. Различия в строении паразитических личинок и свободноживущих взрослых форм. Филогения и систематика волосатиков, морские и пресноводные группы. Способы заражения хозяев и разнообразие жизненных циклов. Усложнение жизненных циклов: паратенические и псевдодефенитивные хозяева. Случаи гиперпаразитизма в трематодах. Филогенетические связи и систематика нематоморф.

Acanthocephala. План строения, общая схема жизненного цикла, последовательность личиночных стадий. Разнообразие хозяев и жизненных циклов. Систематика, филогенетические связи скребней.

Скребни, как перешедшая к паразитизму группа коловраток. Вероятные преадаптации предков скребней к паразитизму.

Паразитические и комменсальные кольчатые черви (Annelida). Симбиотические представители Polynoida, Spionidae и других «свободноживущих» семейств. Симбиотические семейства полихет. Mysostomidae - паразиты иглокожих. Branchibdellida – эктосимбионты десятиногих раков. Экто- и эндопаразитические пиявки (Hirudinea). Вопрос о границах применения терминов «микрохищничество», «хищничество» и «эктопаразитизм».

Список рекомендуемой литературы

1. Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. 1978. Частная паразитология. Т. 1–2.
2. Догель В.А. 1941. Курс общей паразитологии. Л.: Гос. уч. пед. изд. 297 с.

Разработчики программы:

Крупенко Дарья Юрьевна, кандидат биологических наук, ассистент Кафедры зоологии беспозвоночных, d.krupenko@spbu.ru

Крапивин Владимир Александрович, ассистент Кафедры зоологии беспозвоночных, v.kravivin@spbu.ru

4.4. Частная паразитология. Членистоногие

Трудоемкость (границы трудоемкости) в зачетных единицах: 3

Регистрационный номер рабочей программы: 052121

Реализация (семестр): 3

Промежуточная аттестация: экзамен.

Введение. Переход к паразитизму в разных группах членистоногих. Способы питания паразитических насекомых и клещей. Места обитания на хозяине. Разная степень связи с хозяином. Временные и постоянные паразиты. Развитие гематофагии среди насекомых и клещей. Факультативные и временные гематофаги. Ложный паразитизм. Трофические паразито-хозяинные отношения насекомых и клещей. Типы питания паразитов-членистоногих и связанные с ними преадаптации в разных группах насекомых и клещей. Параллельные адаптации к гематофагии в разных группах паразитических насекомых и клещей. Простота жизненных циклов. Классификация типов парази-

тизма по В.Н. Беклемишеву, дополненная Ю.С. Балашовым. Вредность паразитических насекомых и клещей, их роль, как переносчиков опасных заболеваний.

Часть 1. Паразитические насекомые. Распространение паразитизма в разных отрядах. Варианты колюще-сосущего ротового аппарата в разных отрядах как преадаптация к гематофагии.

1.1. Отряд Mallophaga – пухоеды. Общая характеристика отряда. Наиболее важные детали строения пухоедов. Пищевая специализация. Размножение и развитие. Распространение, круг хозяев и систематика. Подотряды *Ishnocera* и *Amblycera*.

1.2. Отряд Anoplura – вши. Общая характеристика отряда. Детали внешнего строения. Особенности питания. Размножение и развитие. Головная и платяная вши (*Pediculus humanis capitis* и *P. humanis vestimentis*) как специализированные по питанию устойчивые жизненные формы. Практическое значение вида как переносчика заболеваний. Лобковая вошь *Phthirus pubis*. Борьба с педикулезом. Слоновые вши (*Rhynchophytirina*). Краткая характеристика отряда. Сходство с пухоедами и вшами. Особенности внешнего строения и питания. Узкая специализация по хозяевам. Паразит слонов *Haematomyzus elephantis*.

1.3. Отряд Hemiptera – клопы. Краткая характеристика отряда. Особенности строения ротового аппарата клопов как преадаптация к гематофагии. Переход к облигатной гематофагии в семействах *Cimicidae*, *Reduviidae* и *Polystenidae*. Характеристика семейства *Cimicidae*, предпосылки к становлению синантропности. *Cimex lectularis* – клоп постельный, его биология и развитие. Биологические основы борьбы с клопами. Синантропные виды *C. hemipterus* и *Leptocimex boueti*. Сем. *Reduviidae*, подсем. *Triatominae* – тропические кровососы родов *Triatoma* и *Rodnius*. Биология и распространение триатомин. Значение вида *Triatoma infestans* как переносчика инфекций. Сем. *Polystenidae* – паразиты летучих мышей.

1.4. Отряд Siphonaptera – блохи. Общая характеристика отряда. Детали внешнего строения блох. Строение ротового аппарата. Особенности питания, размножения и развития. Распространение и круг хозяев. Классификация и биоразнообразие. Блохи с коротким и длительным периодом питания. Сем. *Pulicidae* – виды *Pulex irritans*, *Stenocephalus felis* и *C. canis*, их биология. Сем. *Leptopsyllidae* – паразиты грызунов. Сем. *Tungidae*, его распространение. Неосомия. Вид

Tunga penetrans, его биология и медицинское значение. Тунгиоз. Сем. Vermipsyllidae – паразит копытных *Vermipsylla alakurti*. Значение блох как переносчиков заболеваний. Биологические основы борьбы с блохами.

1.5. Отряд Diptera – двукрылые. Краткая характеристика отряда. Особенности строения ротового аппарата двукрылых и переход ряда групп к гематофагии. Подотряд Nematocera – длинноусые двукрылые. Кровососущие нематоцеры – мокрецы, мошки, комары, москиты. Гонотрофические циклы. Роль водоемов в распространении нематоцер. Сем. Ceratopogonidae – мокрецы. Морфология, строение ротового аппарата. Биология. Размножение и развитие. Сем. Simuliidae – мошки. Морфология, строение ротового аппарата. Биология. Размножение и развитие. Роль мокрецов и мошек как составной части гнуса в таежной зоне и как переносчиков филярий. Сем. Culicidae – комары. Морфология, строение ротового аппарата. Биология. Размножение и развитие. Роль комаров как переносчиков заболеваний (малярия, слоновая болезнь). Взаимодействие возбудителей заболеваний с переносчиками. Сем. Psychodidae, подсем. Phlebotominae – москиты. Особенности биологии. Роль видов рода *Phlebotomus* как переносчиков лейшманиоза. Биологические основы борьбы с кровососущими нематоцерами. Подотряд Brachycera – короткоусые двукрылые. Гематофагия и личиночный паразитизм. Сем. Tabanidae – слепни. Строение ротового аппарата. Биология. Особенности питания и поиска прокормителя. Биоразнообразие: роды *Tabanus*, *Hybomitra*, *Chrysops*, *Haematopota*. Роль слепней как переносчиков трипаносомозов, филяриозов, сибирской язвы. Сем. Muscidae – настоящие мухи. Внешняя морфология. Строение хоботка. Особенности питания. Облигатные кровососы *Stomoxys* и *Haematobia*. Сем. Hippoboscidae – кровососки. Особенности питания, гематофагия самцов и самок. Овечий рунец *Melophaga ovinus*. Виды семейств Nycteribiidae и Streblidae – паразиты летучих мышей, их биология и распространение. Сем. Glossinidae – глоссины. Муха цеце *Glossina palpalis* – переносчик сонной болезни и наганы скота. Мухи с личиночным паразитизмом. Особенности морфологии и питания личинок как преадаптация к паразитизму в тканях. Миазы. Сем. Calliphoridae – падальные мухи. Факультативные и облигатные паразиты. Кожные миазы. Биоразнообразие паразитических каллифорид. Сем. Sarcophagidae – мясные мухи. Вольфартова муха *Wohlfahrtia magnifica*, ее биология и распространение, вредоносность. Предупреждение заражения личинками мух человека и животных. Семейства оводов: Oestridae – носоглоточные, Gastrophilidae – желудочные, Hypodermatidae – подкожные, Cuterberidae – американские подкожные. Общие черты представителей

семейств. Афагия имагинальной стадии. Общая морфология и развитие личинок. Носоглоточные оводы, биология имагинальной и личиночной стадии. Желудочные оводы биология имагинальной и личиночной стадии, подкожные оводы, биология имагинальной и личиночной стадии. Распространение оводов. Значение оводов как вредителей скотоводства. Биологические основы борьбы с оводами.

1.6. Прочие группы паразитических насекомых. Примеры паразитизма и гематофагии среди жуков, чешуекрылых и уховерток.

Часть 2. Паразитические клещи. отряда Acariformes – акариформные клещи. Подотряды Sarcoptiformes (инфраотряд Astigmata) и Trombidiformes.

2.1 Паразитические клещи подотряда Sarcoptiformes. Эволюция паразитизма в надсем. Glycyphagoidea на стадии гипопуса. Надсем. Sarcoptoidea - чесоточные клещи. Внутрикожные чесоточные клещи. Сем. Sarcoptidae. Чесоточный клещ *Sarcoptes scabiei*. Внешнее строение. Круг хозяев. Паразитирование на человеке. Биология, размножение, развитие. Влияние клещей на хозяина, симптомы чесотки. Биологические основы борьбы с чесоткой. Виды рода *Notoedres* – паразиты грызунов, рода *Psoroptodes* – паразиты летучих мышей. Сем. Psoroptidae – накожные чесоточные клещи. Внешнее строение. Круг хозяев. Биология, размножение, развитие. Влияние клещей на хозяина, симптомы чесотки. Виды родов *Psoroptes* и *Chorioptes* – вредители животноводства. Ушной клещ *Otodectes cynotis* – паразит собак, кошек и лисиц в питомниках. Симптомы ушной чесотки, возможности осложнений, биологические основы борьбы. Перьевые клещи надсем. Analgoidea – приуроченность к определенным микростациям на теле птиц. Особенности морфологии. Основные морфотипы клещей, связанные с локализацией на хозяине (эпидермоптоидный, анальгоидный, проктофиллоидный и дермоглифоидный). Виды *Knemidocoptes mutans*, *Picinemidocoptes laevis* – паразиты диких и домашних птиц. Совместная эволюция перьевых клещей со своими хозяевами, параллелизмы и горизонтальный перенос. Сем. Listrophoridae – волосяные клещи. Краткая характеристика семейства. Внешняя морфология, биология, распределение паразитов на теле хозяина на примере листрофорид с бобра (*Schizocarpus* spp.).

2.2. Паразитические клещи подотряда Trombidiformes. Надсемейство Cheyletoidea. Характеристика семейств Cheyletidae и Demodicidae. Переход от хищничества к паразитизму в сем.

Cheyletidae. Постоянные паразиты птиц *Backerocheyla chanayi* и *Orniticheyletia* spp. Морфология, Особенности биологии, размножение и развитие, жизненные циклы. Приспособления к сезонным циклам птиц. Становление паразитических форм у хейлетид. Хищные хейлетидаы из очина пера птиц. Универсальное строение ротового аппарата и конечностей как предпосылки к паразитизму. Специализированные семейства паразитических хейлетоидных клещей Cloacaridae, Psorergatidae и Myobiidae. Сем. Demodicidae – обитатели волосяных фолликулов млекопитающих. Виды *Demodex folliculorum* и *D. brevis* – паразиты человека. Особенности биологии, размножение и развитие. Патогенное влияние на человека. Паразит собак *D. canis*. Когорта Parasitengona – формы с личиночным паразитизмом. Надсемейства Erythraeoidea, Trombidioidea и группа надсемейств водных клещей Hydrachnellae. Паразитирование на личиночной стадии и выпадение активных стадий прото- и тритонимфы. Семейства Erythraeidae и Trombidiidae – паразиты насекомых. Сем. Trombiculidae – паразиты теплокровных животных. Биология, размножение, развитие тромбикулид. Особенности питания личинок, влияние на хозяина. Роль тромбикулид как переносчиков риккетсиозов. Группа Hydrachnellae – водяные клещи. Краткая характеристика группы. Паразитирование гидрахнелл на водных беспозвоночных.

Часть 3. Паразитические клещи отряда Parasitiformes.

3.1. Аргасовые клещи. Разнообразие, строение и систематика аргасид. Медицинское значение аргасовых клещей.

3.2. Иксодовые клещи. Морфологические особенности иксодид. Строение ротового аппарата иксодид. Систематика и филогения иксодид. Медицинское значение иксодид.

3.3. Мезостигматические клещи. Строение гамазовых клещей. Переход от хищничества к паразитизму у мезостигмат, преадаптации к паразитизму. Модификации ротового аппарата у паразитических мезостигмат, видоизменение хелицер. Паразитизм мезостигмат на позвоночных. Медицинское значение мезостигмат.

Часть 4. Паразитизм клещей на растениях. Морфологические и биохимические адаптации к фитофагии. Группы клещей, постоянно связанные с растениями. Тетранихоидные и эриофиоидные клещи: общая характеристика, вредоносные эффекты и экономическое значение.

Часть 5. Моллюски. Введение - Переход к паразитизму в разных группах моллюсков. Способы питания паразитических моллюсков. Места обитания на хозяине. Разная степень связи с хозяином. Временные и постоянные паразиты. Жизненные циклы паразитических моллюсков. Вредоносность паразитических моллюсков, их роль в природе.

Список рекомендуемой литературы:

1. Балашов Ю.С. Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными 1982. позвоночными. Наука.
2. Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. Наука.
3. Гиляров М.С. 1969. Отряд Пухоеды (Mallophaga) // Жизнь животных. Т. 3.
4. Гиляров М.С. 1969. Отряд Вши (Anoplura) // Жизнь животных. Т. 3.
5. Гиляров М.С. 1969. Отряд Блохи (Siphonaptera) // Жизнь животных. Т. 3.
6. Ланге А.Б. 1969. Отряд Акариформные клещи (Acariformes) // Жизнь животных. Т. 3.
7. Ланге А.Б. 1969. Отряд Паразитиформные клещи (Parasitiformes) // Жизнь животных. Т. 3.
8. Мамаев Б.М. 1969. Отряд Двукрылые, или мухи и комары (Diptera) // Жизнь животных. Т. 3.
9. Шатров А.Б. 2000. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. СПб.: Изд. СПбГУ.

Разработчики программы:

Четвериков Филипп Евгеньевич, доктор биологических наук, доцент Кафедры зоологии беспозвоночных, p.chetverikov@spbu.ru

5. Молекулярные подходы в зоологии

5.1. Протеомика и биоразнообразие: возможности, методы, анализ данных

Трудоемкость в зачетных единицах: 3

Регистрационный номер рабочей программы: 051920

Реализация (семестр): 2

Промежуточная аттестация: зачет.

1. Введение. Протеомика и белковая химия: сравнительный анализ проблематики и методологии дисциплин. Место протеомики среди «омиксных» технологий: возможности и ограничения. Стратегии протеомного анализа: масс-спектрометрия как «краеугольный камень» в протеомной методологии, “gel-based” и “gel-free” подходы в протеомике..

2. Пробоподготовка для протеомных исследований in vitro. Как фиксировать и готовить материал для протеомного анализа: тканевые экстракты и лизаты – основные рекомендации по процедуре подготовки материала к разным типам анализа. Белковый электрофорез – почему актуален этот классический метод фракционирования? Его принципы, разновидности, возможности и ограничения. Подходы к визуализации электрофоретической картины. Разностный двумерный электрофорез (DIGE).

3. Стационарный белковый электрофорез: изоэлектрической фокусирование. Принцип метода, условия проведения. Практическое занятие: подготовка буферов, получение тканевых лизатов, измерение концентрации белка по Брэдфорду, конъюгация образцов сравнения с Су-метоками, проведение изоэлектрического фокусирования как разделения первого направления 2D-DIGE.

4. Фронтальный белковый гель-электрофорез по Лэмбли. Принцип метода, условия проведения. Практическое занятие: подготовка гелей, эквilibрирование образцов после разделения первого направления, проведение разделения второго направления, визуализация электрофоретической картины.

5. Качественный и количественный анализ результатов белкового электрофореза. Знакомство с программным обеспечением для анализа электрофореграмм. Практическое занятие: знакомство с ПО для анализа результатов 2D на примере BioRad PDQuest.

6. Жидкостная хроматография (ЖХ) в протеомике. Теория хроматографического разделения. Разновидности жидкостной хроматографии. Двумерная хроматография. Детекторы в хроматографических системах. Конъюгация ЖХ с масс-спектрометрией.

7. Масс-спектрометрия (МС). Принципы масс-спектрометрии и принципиальная схема масс-спектрометра. Типы источников ионов. Типы масс-анализаторов. Детекция сигналов. МС-секвенирование белков: “top-down” и “bottom-up” подходы. МС-анализ in situ: MALDI-imaging.

8-9. Практические занятия по идентификации белков. “Bottom up” анализ дифференциальных пятен в проанализированных образцах: трипсинизация в геле и ЖХ-МС-анализ. Знакомство с аналитическим программным обеспечением на примере Agilent SpectrumMill. Анализ полученных результатов МС-данных.

10-14. Знакомство с R. Что такое R, история создания, плюсы и минусы использования. Основы работы с данными и построения графиков в R. Предварительная обработка данных. Импутация пропущенных значений. Нормализация и трансформация данных. Классификация белков. Коэффициенты сходства-различия. Методы иерархической кластеризации. Оценка качества кластеризации. Танглграммы. Тепловые карты экспрессии. Выявление белков с дифференциальной экспрессией. Fold-change. Тестирование статистических гипотез. t-тест и его непараметрические аналоги. Поправки на множественное тестирование. Модерированный t-тест. Многомерные методы выявления белков с похожим паттерном экспрессии. Анализ главных компонент (PCA).

Список рекомендованной литературы:

1. Jung K. (ed.). 2016. Statistical analysis in proteomics. Humana Press.
2. Liebler D.C. 2002. Introduction to proteomics. Tools for the new biology. Totowa, NJ: Humana Press Inc.
3. Jorin-Novo J.V., Komatsu S., Weckwerth W., Wienkoop S. (eds.). 2014. Standardization of Data Processing and Statistical Analysis in Comparative Plant Proteomics Experiment // Methods in Molecular Biology. Humana Press.
4. Legendre P., Legendre L. 2012. Numerical Ecology. Elsevier. ProQuest Ebook Central.
5. Mass Spectrometry Data Analysis in Proteomics. 2007. / R. Matthiesen (ed.). Totowa, NJ: Humana Press. Inc.
6. Teetor P. 2011. R cookbook. O'Reilly.
7. Quinn G.G.P., Keough M.J. 2014. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press.

Разработчики программы:

Мальцева Арина Леонидовна, кандидат биологических наук, старший преподаватель Кафедры зоологии беспозвоночных, arina.maltseva@spbu.ru

Варфоломеева Марина Александровна, кандидат биологических наук, старший преподаватель Кафедры зоологии беспозвоночных, m.varfolomeeva@spbu.ru

5.2. Молекулярные методы в зоологии. Теория и практика. Части 1 и 2

Трудоемкость в зачетных единицах: 4
Регистрационный номер рабочей программы: 061854
Реализация (семестр): 1, 2
Промежуточная аттестация: зачет, зачет.

Часть 1. Методы работы с нуклеиновыми кислотами.
Теоретическая часть

Вводная часть. Обзор методов работы с биологическими макромолекулами и круг зоологических задач, решаемых с их применением. Сбор материала для молекулярных исследований в полевых условиях, транспортировка в лабораторию. Основные требования к сбору и хранению материала (упаковка, температурный режим, маркировка и прочее). Условия длительного хранения образцов для последующего анализа биологических макромолекул. Понятие о банках ДНК.

Обзор методов экстракции нуклеиновых кислот (НК). Подготовка проб для экстракции НК из отдельных клеток, многоклеточных организмов, тканей, образцов воды и грунта. Обзор жидко- и твердофазных методов выделения НК из живых, замороженных, фиксированных или высушенных образцов. Электрофоретический и спектрофотометрический методы оценки качества и количества НК.

Полимеразная цепная реакция. История открытия метода. Компоненты реакции и основные принципы амплификации ДНК. Правила «хорошего тона» при проведении ПЦР. Дизайн праймеров для амплификации генов рРНК. Конструирование вырожденных праймеров для амплификации белок-кодирующих генов. Расчет температуры плавления праймеров (T_m), подбор температуры отжига (T_a). Анализ свойств праймеров (длина, GC состав, вторичная структура, потенциальные возможности для гомо- и гетеродимеризации). Термостабильные полимеразы. Оптимизация параметров ПЦР. Типичный протокол проведения ПЦР и типичная программа. Особенности оптимизации

параметров ПЦР при использовании вырожденных праймеров. Вещества, оказывающие влияние на специфичность и/или выход ПЦР реакции. Ошибки, возникающие при амплификации ДНК в ходе ПЦР. Разновидности метода ПЦР (с «горячим стартом», с обратной транскрипцией, ступенчатая, градиентная, вложенная). Анализ результатов ПЦР: регистрация результата в «конечной точке» (гель-электрофорез ПЦР-продуктов), регистрация накопления продукта в ходе ПЦР в реальном времени (количественная ПЦР).

Методы фракционирования, мечения и гибридизации НК. Теория электрофореза (ЭФ). Разновидности ЭФ: варианты используемых матриц; линейный и двумерный; нативный и в денатурирующих условиях; в камере и в капилляре. Гель-электрофорез в агарозе. Характеристики агарозы. Факторы, влияющие на скорость миграции молекул в геле. Буферы для проведения ЭФ. Визуализация НК в геле после ЭФ. Элюция НК из гелей. Щелочной перенос НК из гелей на мембраны. Приготовление (не)радиоактивно-меченых проб (никтрансляция, мечение с использованием случайных праймеров). Гибридизация НК. Оптимизация условий гибридизации.

Методы фрагментирования и клонирование ДНК. Рестрикция, классы рестриктаз. Технология рекомбинантной ДНК. Лигирование по тупым и липким концам. Особенности плазмидных векторов для клонирования. Векторы для клонирования высокомолекулярных фрагментов ДНК. Методы трансформации. Селекция трансформантов. Оценка результатов клонирования.

Секвенирование ДНК: от классики до NGS. Секвенирование по Сэнджеру, метод терминации цепи ДНК с применением дидезоксинуклеозидтрифосфатов (ddNTP). Автоматические капиллярные секвенаторы. Технологии секвенирования второго (Illumina) и третьего (Pacific Biosciences, MinION – Oxford NanoPore) поколений. Общие принципы и особенности подготовки материала в зависимости от конкретной технологии. Процессы считывания последовательности. Обработка получаемых данных.

Геномика индивидуально изолированных клеток (single cell genomics).

Исследования единичных клеток: проточная сортировка, микроманипуляции с одиночными клетками, Nano-SIMS, single-cell genomics. Изотермальные полимеразы. Полногеномная амплификация с помощью метода множественного замещения полинуклеотидных цепей

(MDA) и с помощью амплификации со множественным отжигом и формированием петель (MALBAC). Молекулярное клонирование.

Основы геномики и транскриптомики. Базовые понятия; типы сборки генома/транскриптома; оценка качества; распространённые сложности. Основные этапы проектов, включающих секвенирование нового поколения; типы таких проектов; условия, необходимые для реализации. Форматы данных: sra и fastq; phred-score. Базы данных. Контроль качества для данных секвенирования нового поколения, фильтрация данных.

Обработка данных секвенирования нового поколения. Разбор пайплайна для получения геномных и транскриптомных данных. Пример реализации этапа контроля качества с использованием онлайн-сервисов и программы FastQC. Анализ результатов первичного контроля качества и соответствующая фильтрация данных. Обсуждение общих принципов и существующих подходов к сборке геномных и транскриптомных данных. Примеры программ и их особенности.

Метагеномика. Что это такое? Скрытое биоразнообразие. Секвенирование природной ДНК (environmental sequencing). Алгоритм метагеномного исследования. Примеры изучения биоразнообразия с помощью метагеномного подхода. Примеры таксонов, впервые обнаруженных с помощью метагеномики. «Обратная метагеномика»: методы идентификации организмов, последовательности которых были обнаружены в ходе метагеномного анализа. Изучение качественного и количественного состава и функциональной активности сообществ с помощью методов молекулярной экологии.

Морфологическая и молекулярная цитогенетика. Методы кариотипирования. Определение понятия «кариотип». Обзор методов кариотипирования. Методы дифференциального окрашивания хромосом. Техника G, C, Q и R бандирования. Морфологические характеристики хромосом, используемые при описании кариотипа. Проточный кариотип. Виртуальное кариотипирование. Методы кариотипирования организмов с мелкими слабоконденсированными хромосомами. 3D-реконструкции митотических и мейотических хромосом. Пахитенный кариотип. Молекулярное кариотипирование путем фракционирования хромосомных ДНК с помощью пульс-электрофореза (ПЭФ). Приготовление препаратов высокомолекулярной ДНК целых хромосом. Особенности фракционирования хромосомной ДНК. Анализ молекулярных кариотипов. Идентифика-

ция индивидуальных хромосом в молекулярных кариотипах (денситометрия, Саузерн-гибридизация, рестрикционный анализ и двумерный пульс-электрофорез). Кариосистематика. Внутривидовой хромосомный полиморфизм. Эволюция кариотипов. Систематика и реконструкция филогении с использованием кариологических данных. Каротилическая пластичность и динамика геномов.

Часть 2. Методы работы с нуклеиновыми кислотами. Практическая часть

Вводная часть. Подготовка проб для экстракции НК из отдельных клеток, многоклеточных организмов, тканей, образцов воды и грунта. Постановка ПЦР. Анализ результатов ПЦР при помощи геле-электрофореза в агарозе. Очистка ПЦР-фрагментов из реакционной смеси и после фракционирования в геле.

Практикум по базовым молекулярным методам. Лигирование ПЦР-фрагментов в вектор и клонирование в бактериях. Селекция клонов, содержащих требуемый фрагмент, с помощью ПЦР. Подготовка образцов для секвенирования.

Основы молекулярно-филогенетического анализа. Операции с нуклеотидными последовательностями. Особенности *in silico* трансляции нуклеотидных последовательностей. Чтение и редактирование результатов секвенирования, сборка полных последовательностей из перекрывающихся фрагментов (построение контиг), создание выравниваний с использованием различных алгоритмов. Форматы записи выравниваний и филогенетических деревьев. Работа с редакторами выравниваний (на примере Seaview). Базы данных молекулярных последовательностей и основы поиска в них. Основы реконструкции филогенетических деревьев на основе последовательностей с использованием различных методов: парсимония, методы, основанные на расстояниях, метод максимального правдоподобия, байесовский анализ. Особенности моделей нуклеотидных и белковых замен. Синонимичные и несинонимичные замены, теория нейтральной эволюции. Знакомство с программами для реконструкции деревьев методом максимального правдоподобия (RAxML, PhyML) и с использованием байесовского анализа (MrBayes). Расчеты статистической поддержки полученных данных (bootstrapping, апостериорные вероятности). Моделирование вторичной структуры рРНК (Mfold).

Молекулярные методы в популяционной биологии. Анализ внутри- и межвидового полиморфизма с помощью ДНК-штрихкодирования.

ДНК-баркоды для разных групп организмов. Основные требования к ДНК-баркодам. Построение сети гаплотипов (PopART).

Список рекомендованной литературы

1. Журавлева Г.А., Москаленко С.Е., Андронов А.А., Матвеева Т.В., Андреева Е.А. Генная инженерия в биотехнологии (семинары). Эко-Вектор.
2. Журавлева Г.А. Генная инженерия в биотехнологии. Учебник ВУЗ. Эко-Вектор.
3. Лукашов В.В. 2009. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний.
4. Ребриков Д.В. и др. 2011. ПЦР в реальном времени. 3-е изд. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний.
5. Ребриков Д.В., Коростин Д.О., Шубина Е.С. 2015. NGS: высокопроизводительное секвенирование. 2-е изд. М.: Лаборатория знаний.
6. Основные достижения и перспективы почвенной метагеномики. 2017. / Е.В. Першина, О.В. Кутовая, Б.М. Когут, Е.Е. Андронов (ред.). СПб.: Информ-Навигатор.
7. Ней М., Кумар С. 2004. Молекулярная эволюция и филогенетика. К.: КЗЩ.
8. Дурбин Р., Эдди Ш., Крог А., Митчисон Г. 2006. Анализ биологических последовательностей. РХД.
9. Хаубольд Б., Вие Т. 2011. Введение в вычислительную биологию. Эволюционный подход. РХД.
10. Кребс Дж., Голдштейн Э., Килпатрик С. 2022. Гены по Льюису. 5-е изд. Лаборатория знаний.
11. Maddocks S., Jenkins R. 2016. Understanding PCR: A Practical Bench-Top Guide. Elsevier Science & Technology.
12. van Dijk E.L., Jaszczyszyn Y., Naquin D., Thermes C. 2018. The Third Revolution in Sequencing Technology // Trends Genet. 34 (9): 666–681.
13. Green M.R., Sambrook J. Molecular Cloning. A Laboratory Manual. 4th ed. Cold Spring Harbor Laboratory Press. 2012.
14. Barlett J.M.S., Stirling D. PCR Protocols (Methods in molecular biology; v. 226). 2nd ed. Humana Press Inc. 2003.
15. Zhu H., Zhang H., Xu Y., Laššáková S., Korabečná M., Neužil P. PCR past, present and future // Biotechniques. 2020. 69(4):317–325.

Разработчики программы:

Насонова Елена Станиславовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Кафедры зоологии беспозвоночных, e.nasonova@spbu.ru

Кудрявцев Александр Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий Лабораторией клеточной и молекулярной протистологии Зоологического института РАН, alexander.kudryavtsev@zin.ru

Гончар Анна Георгиевна, ассистент Кафедра зоологии беспозвоночных, a.gonchar@spbu.ru

5.3. Сравнительная иммунология: общность иммунных и онтогенетических механизмов

Трудоемкость в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 052122

Реализация (семестр): 3

Промежуточная аттестация: экзамен.

1. Введение. Краткий экскурс в историю иммунологии, основные понятия и термины. Э. Дженнер, Р. Кох, П. Эрлих, «гуморалисты» и понятие о приобретенном иммунитете. Фагоцитарная теория И. Мечников и понятие о врожденном иммунитете. Специфичность и распознавание в иммунном ответе. Кому и зачем нужны иммунологическая специфичность ответа и иммунологическая память? Распознавание молекулярных паттернов, ассоциированных с патогенами, концепция паттерн-распознавания Ч. Джонуэя и Р. Меджитова. «Концепции сигнала тревоги» П. Матцингер. Есть ли иммунная система у беспозвоночных, и какой у них бывает иммунитет? Иммунная или «коммунная» система нужна многоклеточным?

2. Воспаление: архитипическая реакция системы врожденного иммунитета у позвоночных. Активирующие сигналы и воспринимающие их клетки. Медиаторы воспаления. Ответ сосудистого русла. Волны клеточной миграции. Клеточные и молекулярные эффекторные механизмы. Завершение воспаления.

3. Эпителиальный иммунный ответ насекомых на примере кишечного ответа *Drosophila melanogaster*. Организация кишечника, питание, кишечная комменсальная микробиота и основные естественные пищевые патогены дрозофилы. Ответ кишечного эпителия на акт питания – «пищеварительно воспаление»: роль и строение перитрофической мембраны, продукция активных форм кислорода, обновление кишечного эпителия и его регуляция. IMD-каскад и его регуляция в кишечнике *Drosophila*: как при паттерн-распознавании отличить комменсалов от патогенов.

4. Эпителиальный и системный иммунный ответ насекомых на примере комара *Anopheles gambiae* при заражении малярий-

ным плазмодием *Plasmodium falciparum*. Стадии развития малярийного плазмодия в комаре. Взаимодействия в полости кишки, роль перитрофической мембраны и кишечных симбионтов. Инвазия эпителия, апоптоз как защитная реакция и его регуляция. Продукция активных форм азота, сигнальные каскады Jun-киназы и Jak/STAT. Взаимодействия в базальном лабиринте кишки, системные реакции – инкапсуляция и меланизация, роль тиоэфир-содержащих белков. Разнообразие тиоэфир-содержащих белков у животных: каскад комплимента, регуляция и функции, его гомологи и аналоги у беспозвоночных. Клеточная составляющая системного ответа: разнообразие гемоцитов, их происхождение, строение и функции. Соматическая рекомбинация распознающих рецепторов и память в работе иммунитета комара.

5. Системный ответ дрозофилы. Жировое тело: сложный и многофункциональный орган, главный производитель гуморальных защитных факторов. Toll-каскад и IMD-каскад как регуляторы продукции антимикробных пептидов в жировом теле. Жировое тело – ключевой метаболический регулятор в теле насекомого: как конкурирует иммунитет за энергетические запасы с другими физиологическими функциями. Клеточный ответ: разнообразие гемоцитов у дрозофилы на разных стадиях развития. Гемопоз и роль гемоцитов в развитии дрозофилы. Коагуляция как защитный каскад. Механизмы коагуляции у членистоногих.

6. Биология развития насекомых на примере *Drosophila* и *Anopheles*. Общие представления о развитии насекомых. Морфология развития *Drosophila*. Спецификация осей, формирование сегментов тела, спецификация сегментов. Роль в эмбриональном развитии сигнальных каскадов WNT, Notch, DPP. Участие в процессах развития насекомых каскадов Toll и JAK/STAT. Развитие *Anopheles*. Сравнение молекулярных аспектов развития *Anopheles* и *Drosophila*.

7. Врожденный иммунитет и феномен облигатного симбиоза с бактериями у насекомых. Взаимоотношения *Glossina palpalis*, *Wigglesworthia glossina*, *Sodalis glossinidium* и *Trypanosoma brucei*: как паттерн-распознавание различает полезных и вредных симбионтов и как формируется иммунологическая толерантность? *Acyrtosyphon pisum* в союзе с *Buchnera aphidicola* и *Hamiltonella defensa*: искусственный иммунодефицит ради симбионтов как эволюционная стратегия выживания.

8. Иммунитет у нематоды: *Caenorhabditis elegans* – не похожий ни на кого модельный объект. Основные регуляторные каскады, вовлеченные в иммунитет. Нервная система как регулятор иммунного ответа. Поведение как защитный ответ на присутствие патогенов.

9. Биология развития нематод и других групп беспозвоночных. Общие представления о развитии нематод. Морфология развития нематод на примере *Caenorhabditis elegans*. Молекулярные аспекты развития *C. elegans*. Роль основных сигнальных каскадов и их компонентов в развитии Lophotrochozoa. Общие представления о развитии книдарий. Роль в развитии книдарий основных сигнальных каскадов Bilateria и их компонентов.

10. Разнообразие иммунных реакций. *Dictyostellum*: клеточный иммунитет у социальных простейших. *Hydra*: иммунитет на базе двух эпителиев. Иммунные феномены у аннелид, иглокожих и асцидий: разнообразие целомочитов и их функций; цитотоксичность, фагоцитоз, инкапсуляция. Анализ геномных проектов как инструмент иммунологии.

11. Противовирусный ответ и microRNA. Внутриклеточное распознавание. Аутофагия и апоптоз как защитные реакции. Разнообразие РНК в клетке. РНК-интерференция, семейство аргонавт-белков и их клеточные функции. Роль microRNA в развитии.

Список рекомендованной литературы:

1. Гилберт С.Ф. 2010. Биология развития [пер. с англ.]. 7-е изд. СПб.: Политехника: Информ-Планета. 828 с.

Разработчики программы:

Мальцева Арина Леонидовна, кандидат биологических наук, старший преподаватель Кафедры зоологии беспозвоночных, arina.maltseva@spbu.ru

Старунов Виктор Вячеславович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Кафедры зоологии беспозвоночных, viktor.starunov@spbu.ru

6. Экология и морская биология

6.1. Биология моря

Трудоемкость в зачетных единицах: 3

Регистрационный номер рабочей программы: 020880

Реализация (семестр): 1

Промежуточная аттестация: экзамен.

Океаносфера и факторы, определяющие особенности ее биоты.

Океаносфера как часть гидросферы Земли. Структура гидросферы Земли, Мировой океан и океаносфера. Представления о происхождении Мирового океана, основные черты эволюции химического состава его вод, теория тектоники литосферных плит, их значение для понимания биологических закономерностей. Структура и характеристики глобального водообмена в океаносфере.

Главные типы морских биотопов и их населения.

Пелагиаль. Характерные океанические водные массы и особенности состава их населения. Закономерности вертикального и горизонтального распределения организмов фито- и зоопланктона, nekтона. Миграции организмов фито- и зоопланктона, их причины, масштабы и биологическое значение. Особенности биогеографии пелагиали.

Бенталь. Вертикальная смена геоморфологических и гидрологических факторов, их влияние на распределение бентоса. Особенности шельфа (супралитораль, литораль, сублитораль), батии, псевдобатии, псевдоабиссали, абиссали и ультраабиссали. Биогеографическое районирование шельфа, батии и абиссали.

Ключевые абиотические факторы в океаносфере. Основные физико-химические свойства воды, природная вода как среда жизни. Представление о ключевых экологических факторах в водной среде.

Температура, ее экологическое и физиологическое воздействие. Пространственно-временные градиенты температурных условий в современной океаносфере. Роль температуры в формировании вертикальной стратификации вод. Коэффициент Вант-Гоффа, температурная кривая Крога-Арениуса. Температурные адаптации эктотермных и эндотермных организмов. Эври- и стенотермные формы.

Соленость, ее экологическое и физиологическое воздействие. Классификация, причины и степень различий природных вод по величине минерализации и особенностям солевого состава. Роль солености в формировании вертикальной стратификации вод. Морские, пресноводные, солоноватоводные и ультрагалинные организмы. Критическая соленость. Соленостный (адаптации гидробионтов к вели-

чине концентрации солей в воде) и рапический (адаптации к изменениям ионного состава вод) эффекты. Эври- и стеногалинные формы. Осмоконформеры и осморегуляторы.

Газовый режим. Основные газы в природных водах (кислород, углекислый газ, сероводород, метан), их источники, содержание, пути трансформации и характер влияния на гидробионтов. Особенности дыхания гидробионтов. Анаэробноз. Адаптации гидробионтов в условиях дефицита кислорода.

Свет. Распространение света в воде. Свет как сигнальный фактор в жизни гидробионтов. Явление биолюминисценция моря, ее причины и значение для гидробионтов.

Активная реакция среды. Величина активной реакции среды (рН) и окислительно-восстановительного потенциала (Eh), их связь с особенностями химизма воды и грунта. Смещения показателей рН и Eh водной среды как факторы физиологического и экологического действия. Еври- и стеноионные гидробионты.

Гидродинамические условия. Причины вертикальных и горизонтальных переносов вод в океаносфере. Механизмы формирования и характерные проявления стратификации вод. Понятие о полярном фронте. Роль течений в жизни гидробионтов. Условия перемешивания вод как фактор экологического действия, ограничивающий качественное разнообразие и количественные параметры биоты.

Эдафические факторы. Морской грунт и его типы. Свойства грунтов, важные для гидробионтов. Особенности эпибентических и эндобентических организмов.

Живые системы в океаносфере

Структурные уровни организации морской биоты и среды ее обитания. Экоморфология, экофизиология, экогеография как важные элементы экологии моря.

Уровень организма. Таксономический состав биоты моря. Главные жизненные формы морских гидробионтов: планктон, нектон, бентос, нейстон, плейстон. Экологические особенности унитарных и модульных организмов, сессильных и вагильных форм. Трофологические классификации морских гидробионтов (по типу питания, механизмам питания и источникам пищи), пищевая элективность у гетеротрофов. Обзор трофических типов морских животных. Способы размножения морских организмов, основные подходы к типологии их онтогенезов и жизненных циклов.

Популяционно-видовой уровень. Степень однородности экотопов в водной среде, размеры и пространственная структура популяций. Методы изучения пространственной структуры: пространственно-

зависимые и пространственно-независимые данные. Что такое пространственный анализ? Пространственная и трофическая ниша вида.

Основные особенности демографической структуры популяций морских организмов. Типы популяционной структуры вида, открытые и закрытые популяции. Размерно-частотная и возрастная структура. Способы определения возраста морских организмов и изучения возрастной структуры популяций. Рост организма и значение изучения ростовых процессов для понимания свойств морских систем. Основные модели роста. Половая структура популяции и ее типы, особенности у организмов с разными способами воспроизводства. Основные положения динамики популяций гидробионтов и факторы, определяющие их динамику. Метапопуляции.

Репродуктивная стратегия как часть жизненной стратегии вида. Признаки, используемые для описания репродуктивных стратегий морских организмов, филогенетические, морфофункциональные и экологические ограничения, обуславливающие существование стратегий. Основные теории, объясняющие репродуктивные стратегии (r/K- отбор, «теория перестраховки», балансовая теория и др.); системы ценотипов Л.Г. Раменского и Дж. Грайма. Пластичность признаков, характеризующих жизненные стратегии, как проявление адаптивных возможностей вида.

Уровень многовидовых систем. Основные понятия биоценологии применительно к океаносфере. Морские биоценозы как исторически сложившиеся, экологически и ценотически обусловленные сообщества, принципы их выделения. Границы и размеры гидробиоценозов, экотоны. Типология морских сообществ, пространственные, экологические и функциональные единицы. Разнообразие форм межвидовых взаимодействий в морской среде. Особая роль трофических отношений, уровни потока вещества и энергии, трофическая структура экосистем. Top-down и bottom-up – регуляция в море. Трофические каскады. Роль ключевых хищников в формировании структуры сообществ. “Nutrient/productivity model” (N/PM) и “Environmental stress model” (EMS). Значение эдификаторов. Концепция биологической структуры океана Зенкевича–Богорова. Характерные водные массы и циркуляции вод и принципиальная биогеографическая структура Мирового океана. Роль исторических объяснений в понимании современной структуры морских экосистем. Сукцессии экосистем, их причины и направление. Понятия климакс и гомеостаз. Структурные особенности бентосных и пелагических экосистем, взаимосвязь пелагиали и бентали.

Существуют ли биоценозы: «организмизм» и «континуализм» о природе многовидовых систем, пространственный анализ как методология для исследования реальной ситуации.

Эпибиоз и биообрастание как сообщество организмов. Эпибиоз и биообрастание в морских и пресных водах, их экологическая роль. Эпибиоз и биообрастание как процессы: закономерности динамики и классификации. Хозяйственное значение и практическое использование морских эпибиозов и биообрастания. Биообрастание как экономическая и техническая проблема, борьба с ним.

Биологические ресурсы океаносферы

Рыболовство как предмет изучения в биологических и социальных науках. Ресурсы, способы лова, менеджмент – история, современность, перспективы. Роль науки в рыболовном менеджменте. Рыболовство как комплексный экологический фактор, влияние промысла на популяции рыб. Рыболовство и охрана среды. Рыболовство и законодательство. Рыболовство и концепция устойчивого развития. Проблемы биоэтики. Рыболовство как часть культуры, традиции промысла и потребления морепродуктов. История рыболовства в России. Основные черты промысла на разных водоемах. Развитие океанического промысла. Изменение промысла в России в постсоветское время.

Марикультура как направление в рыбохозяйственной деятельности человека, ее цели. Марикультура нерыбных объектов. История, современное состояние и перспективы культивирования морских гидробионтов. Марикультура в зарубежных странах и в России. Теоретические основы культивирования морских беспозвоночных и водорослей. Системная природа марикультуры. Взаимодействие марикультуры с окружающей живой и неживой природой. Понятие об экологической емкости акваторий, экологическая безопасность марикультуры.

Гидробиологический режим окраинных морей России

Дальневосточные, арктические и южные моря: особенности их геоморфологии и геологического прошлого, гидрологического режима, состава и биогеографической структуры биоты, ее генезиса. Продукционные возможности водоемов. Особенности биологических ресурсов морей, в.ч. ихтиофауны, основные промысловые виды рыб, особенности их биологии, динамики численности и промысла. Рыбохозяйственные перспективы и проблемы регионов. Акклиматизационные мероприятия.

Список литературы:

1. Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат.
2. Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. 1992. Беспозвоночные; новый обобщенный подход. М.: Мир.

3. Беклемишев В.Н. 1970. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука.
4. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология: особи, популяции и сообщества: в 2 т. /пер. с англ. под ред. А.М. Гилярова. М.: Мир.
5. Зенкевич Л.А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря. М.: Советская наука. Т. 1–2.
6. Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР. М.
7. Константинов А.С. 1986. Общая гидробиология. М.: Высшая школа.
8. Кузнецов А.П. 1980. Экология донных сообществ шельфовых зон Мирового океана. М.
9. Макрушин А.В. 1974. Биологический анализ качества вод. Л.: ЗИН АН СССР.
10. Методики биологических исследований по водной токсикологии. 1971. / Под ред. Н.С. Строганова. М.: Наука.
11. Рамад Ф. 1981. Основы прикладной экологии. Л.: Наука.
12. Gray J.S., Elliott M. 2009. Ecology of Marine Sediments. From Science to Management. Second edition. New York: Oxford University Press.

Разработчики программы:

Гришанков Алексей Владимирович, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных, a_grishankov@spbu.ru

Варфоломеева Марина Александровна, кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры зоологии беспозвоночных, m.varfolomeeva@spbu.ru

6.2. Экологическая физиология животных

Трудоемкость в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 008093

Реализация (семестр): 1

Промежуточная аттестация: зачет.

Введение. Предмет экофизиологии. Понятие биоэнергетики. Экологическая и физиологическая биоэнергетика. Понятия энергии и энтропии. Законы термодинамики. Баланс энергии в живых системах. Основное балансовое равенство и его производные. Поток энергии. Определение составляющих потока энергии, единицы измерения. Коэффициенты эффективности ассимиляции, роста. P/B коэффициент и время оборота. Схема потока энергии на разных трофических уров-

нях. Трансформация и рассеяние энергии при переходе на последующие трофические уровни. Калорийность.

Питание. Гетеротрофное питание как способ поступления энергии в живые системы. Классификация типов питания. Элективность. Индексы Шорыгина и Ивлева. Рацион. Методы изучения рациона. Фильтрация, методы определения. Дискуссия о валидности современных методов (Бэйн–Рисгард). Зависимость скорости питания от размеров организма. Факторы среды, влияющие на скорость питания (температура, концентрация пищи, качество пищи). Фильтраторы (на примере моллюсков). Степень развития фильтрующего аппарата в связи с концентрацией пищи. Периодичность фильтрации. Отбор и сортировка пищевых частиц и эффективность улавливания. Образование псевдофекалий. Понятие биоосаждения, экологический и физиологический рацион. Механистическое представление о фильтрации. Собирающие детритофаги. Хищники. Модели оптимального питания бентосных хищников. Усвояемость пищи. Понятие «чистой» и «валовой» усвояемости. Metabolic Fecal Loss. Методы определения. Факторы (масса тела, температура, качество и количество пищи). Стратегии регуляции скорости питания, физиологические компенсационные механизмы.

Обмен. Рассеяние энергии. Из чего складываются траты на обмен. Методы оценки трат на обмен (измерение теплопродукции системы, определение скорости потребления кислорода СПК и скорости выделения CO_2). Работы В.С. Ивлева, оксикалорийный и дыхательный коэффициенты. СПК, как наиболее содержательная мера скорости аэробного обмена. Методы определения СПК (замкнутые и проточные респирометры, манометрические методы, картезианский поплавок). Химические, электрохимические, оптические методы определения концентрации O_2 в воде. Условия корректности определения СПК. Факторы, влияющие на СПК. Размеры тела (закон поверхности Рубнера, работы Цойтена, Винберга, Хеммингсена, универсальная аллометрия, аллометрические уравнения для крупных систематических групп, коррекция и приведение к «стандартной» массе). Современные теории, объясняющие аллометрию метаболизма (теория фракталов, теория мембранных пейсмейкеров и др.). Рацион – эксплуатационная и консервационная стратегии. Specific Dynamic Action и «энергетическая стоимость» питания. Вклад активности. Понятия стандартного, рутинного и активного обмена. Парциальное давление кислорода в среде. Зависимость СПК от температуры. «Нормальная кривая» Крога. Уравнение Вант-Гоффа. Коэффициент Q_{10} и уравнение Аррениуса. Работы И.В. Ивлевой. Влияние возраста и стадии гаметогенеза.

Рост. Определения. Приемы изучения роста. Методы определения возраста. Линейный рост и рост массы. Соотношение массы тела и

линейных размеров. Понятия прироста, мгновенной и удельной скорости роста. Типы роста животных (экспоненциальный, параболический, асимптотический). Чистая и валовая эффективность и «энергетическая стоимость» роста. Синтез и оборот белка. Вклад роста. Голодание и «отрицательный» рост. Влияние температуры на скорость роста. Правило суммы температур. Включение градусодней в уравнения роста. Связь рациона и скорости роста. Сезонные изменения скорости роста. Соматический и генеративный рост. Абсолютная и удельная плодовитость. Репродуктивное усилие, «энергетическая стоимость» генеративного роста и размножения. Максимальные размеры животных с постоянным ростом. Географическая изменчивость скорости роста и дефинитивных размеров. Правило Бергманна.

Экскреция. Мукус, выведение продуктов белкового распада. Зависимость от субстратов, используемых для окисления. O/N соотношение.

Теория адаптаций. Понятие гомеостаза. Поддержание гомеостаза. Анастатическая регуляция. Факторы среды. Оптимум, толерантность и резистентность организмов. Стресс. Понятие адаптации. Классификации адаптаций. Акклимация, деакклимация и акклиматизация. Адаптации и адаптивность, разные уровни биологической организации.

Адаптации к температуре. Температура как фактор окружающей среды. Широтные и сезонные пределы колебаний. Отношение гидробионтов к температуре (гомео- и эктотермные, эври- и стенотермные, термо- и криофильные организмы). Температура и скорость химических реакций. Сванте Аррениус и концепция энергии активации. Почему активность ферментов зависит от температуры. Лактатдегидрогеназа – модель для изучения температурно-зависимых конформационных изменений ферментов. Гипотеза метаболической компенсации – аргументы «за» и «против». Критические температуры, переход на анаэробный гликолиз. Системная регуляция метаболизма. Роль вне- и внутриклеточной pH. «Быстрые» и «медленные» ферменты. Температурная акклимация. Термостабильность белков. Белки теплового и холодового шока. Вязкость мембран (липиды). Замораживание и холодоустойчивость, антифризы. Устойчивость к высокой температуре. Термофильные организмы.

Соленостные адаптации. Фактор солености. Классификация вод по солености, распределение видов. Эстуарии. Сезонные колебания солености. Понятие осмоса. Осмотическая концентрация. Транспорт воды и ионов (механизмы). Эври- и стеногалинность. Осморегуляторы и осмоконформеры. Гипо- и гиперосмотическая регуляция (проницаемость покровов, особенности выделительных систем, удержание и выведение ионов). Осмоконформеры. Внутриклеточная изосмотическая регуляция. Работы Хлебовича, Бергера, Наточина. Роль

неорганических ионов и органических молекул в поддержании осмотического баланса. Аминокислоты. Механизм работы ионных насосов. Осмотическая толерантность и резистентность организмов, ступенчатая акклимация.

Роль кислорода и адаптации к гипоксии. Первые организмы на Земле – анаэробы. Преадаптации к существованию в среде в присутствии кислорода. Возникновение фотосинтеза и накопление O_2 в атмосфере. Изменения концентрации O_2 в атмосфере в процессе геологической эволюции Земли и связанные с этим этапы эволюции жизни. Парциальное давление кислорода в воде в разных биотопах. Аэробное дыхание, денитрификация и ферментативный гликолиз. Облигатные и факультативные анаэробы. Особенности морфологии, транспорт O_2 в организме. Гипоксия (функциональная и средовая). Оксиконформеры и оксирегуляторы. Респираторные пигменты у рыб и беспозвоночных, адаптации к гипоксии. Пути ферментативного гликолиза у беспозвоночных. Снижение скорости метаболизма (metabolic arrest). Регуляция синтеза белка (translational arrest), и другие механизмы клеточных реакций при гипоксии.

Оксидативный стресс. Митохондрии – строение и функции. Окислительное фосфорилирование. Мембранный потенциал, утечка протонов. Свободные радикалы кислорода и азота (образование, основные реакции). Ионы железа и реакции Фентона. Свободные радикалы кислорода в клетках. Взаимодействие с белками, липидами и нуклеиновыми кислотами. Цепные реакции, промежуточные и конечные продукты. Липофусцин. Способы изучения оксидативного стресса. Продукция свободных радикалов как неспецифический ответ на стресс. Антиоксиданты (ферменты, витамины С и Е, глутатион), их свойства, реакции, значение. Сигнальная роль свободных радикалов.

Теории и механизмы старения гидробионтов. Определения старения и основных терминов демографических исследований. Продолжительность жизни, вариабельность, приемы изучения и ограничения. Все ли организмы стареют? Основные объекты геронтологических исследований. Животные с постоянным ростом – старение и увеличение размера. Эволюционные теории старения (накопление негативных мутаций, антагонистическая плейотропия, теория «одноразового тела») – общие принципы, универсальность. Генетические теории (биологические часы, ограниченное число делений, теломеры) – общие принципы, универсальность. Теории «стохастического» старения (теория «изнашивания», теория «скорости жизни», теория свободных радикалов) – общие принципы, универсальность.

Современные проблемы экологии с позиций экофизиологии. Эвтрофикация и загрязнения. Глобальные климатические изменения

– современное состояние знаний. Палеоклиматические данные – методы исследования, точность оценки. Потепления и похолодания в геологической истории Земли, их причины и последствия для биосферы. Парниковые газы, парниковый эффект, роль индустриальной цивилизации в изменениях климата. Изменения ионного состава вод, рН. Водные экосистемы, находящиеся под угрозой.

Список рекомендованной литературы

1. Шмидт-Ниельсен К. 1982. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир.
2. Проссер Л. (ред.). 1977–1978. Сравнительная физиология животных. Т. 1–3. М.: Мир.
3. Слоним А.Д. 1971. Экологическая физиология животных. М.
4. Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. New York: Oxford University Press.
5. Шмидт-Нильсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир.

Разработчики программы

Сухотин Алексей Александрович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, директор Беломорской биологической станции Картеш, Зоологический институт РАН, alexey.sukhotin@zin.ru

7. Методические дисциплины

7.1. Методы световой и электронной микроскопии

Трудоемкость в зачетных единицах: 2

Регистрационный номер рабочей программы: 051828

Реализация (семестр): 2

Промежуточная аттестация: зачет.

Теоретические занятия

Световая микроскопия:

1. Основы геометрической оптики, работа одиночной линзы и многолинзовых систем. Теория светового микроскопа. Основные формулы, описывающие работу оптической системы.

2. Аберрации в оптических системах. Типы объективов по коррекции аберраций. Бинокулярная оптика. Фазовый контраст и контраст Номарского. Микроскопия в отраженном свете.

3. Флюоресцентная микроскопия. Физические основы флюоресценции. Устройство флюоресцентного микроскопа. Гашение флюоресценции и «антифэйдинг». Принципы работы конфокального микроскопа.

4. Методы и принципы сверхразрешающей микроскопии. Преобразование Фурье и оптическая деконволюция. Структурное и стохастическое сверхразрешение. Основные системы сверхразрешающих оптических микроскопов.

5. Методы фиксации изображения. Аналоговая и цифровая фотофиксация. Особенности работы фотосистем микроскопов и основные правила получения высококачественного изображения.

Электронная микроскопия:

I. Теоретические занятия. Обзор основных методов электронной микроскопии особенностей получаемых данных и их ограничений. Особенности пробоподготовки для каждого из методов.

1. Устройство электронного микроскопа и принципы построения электронного изображения. История развития электронной микроскопии.

2. Типы электронных микроскопов и особенности подготовки материала для каждого из них.

3. Основные принципы пробоподготовки для электронной микроскопии.

4. Пробоподготовка для трансмиссионной электронной микроскопии I: фиксация, обезвоживание, заключение, ультратонкая резка и контрастирование ультратонких срезов.

5. Пробоподготовка для трансмиссионной электронной микроскопии II: изготовление тотальных препаратов клеток и макромолекул методом негативного контрастирования или косого напыления.

6. Пробоподготовка для сканирующей электронной микроскопии: особенности фиксации, обезвоживания и высушивания в критической точке. Монтаж образца и напыление проводящей пленки.
 7. Обзор комбинированных методов электронной микроскопии: скоррелированная световая и трансмиссионная электронная микроскопия, криоэлектронная микроскопия, серийная сканирующая электронная микроскопия (serial block face SEM, «3D-микроскопия»).
- II. Практические занятия. На практических занятиях обучающиеся, как правило, уже имеющие практический опыт работы с объектами своих исследований, под руководством преподавателя готовят их к проведению электронномикроскопических исследований и осваивают базовые навыки работы с микроскопами на базе Ресурсного центра «Развитие молекулярных и клеточных технологий» СПбГУ.

Практические занятия (по всему курсу):

1. Знакомство с основными приемами настройки и работы со световым микроскопом. Знакомство с фазовым контрастом и контрастом Номарского. Демонстрация использования четвертьволновой пластинки в ходе луча в микроскопе.
2. Знакомство с работой на флюоресцентном микроскопе, демонстрация основных приемов и методов работы.
3. Фиксация, обезвоживание и заключение материала для трансмиссионной электронной микроскопии.
4. Затачивание и ультратонкая резка блоков на ультрамикротоме (2 занятия);
5. Контрастирование ультратонких срезов.
6. Практическое знакомство с электронным микроскопом: просмотр и фотографирование ультратонких срезов.
7. Подготовка материала к исследованию в сканирующем электронном микроскопе: фиксация материала, обезвоживание, сушка в критической точке, монтаж на столике и напыление проводящей пленки.
8. Знакомство с основными приемами работы на сканирующем электронном микроскопе на примере приготовленного материала.

Список рекомендованной литературы

1. Брэдбери С.Д., Эвеннет П.Д., Хоробин Р.В. 1992. Световая микроскопия в биологии: методы. / Под ред. А. Лейси; пер. с англ. И.А. Воробьева. М.: Мир.
2. Коржевский Д.Э., Кирик О.В. 2014. Молекулярная морфология. Методы флуоресцентной и конфокальной микроскопии. Спец. Лит.
3. Пиз Д. 1965. Гистологическая техника в электронной микроскопии.

4. Уикли К. 1975. Электронная микроскопия для начинающих.
5. Гайер Г. 1974. Электронная гистохимия. М.: Мир.
6. Гудхью П.Д., Бистон Б.Е.П., Хорн Р.В., Маркхэм Р. 1980. Практические методы в электронной микроскопии. Л.: Машиностроение.

Разработчики программы:

Кудрявцев Александр Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий Лабораторией клеточной и молекулярной протистологии Зоологического института РАН, alexander.kudryavtsev@zin.ru

Смирнов Алексей Валерьевич, кандидат биологических наук, доцент Кафедры зоологии беспозвоночных, alexey.smirnov@spbu.ru

7.2. Линейные модели, дисперсионный и регрессионный анализ с использованием R

Трудоемкость в зачетных единицах: 3

Регистрационный номер рабочей программы: 040045

Реализация (семестр): 1

Промежуточная аттестация: зачет.

Знакомство с R. Что такое R, история создания, плюсы и минусы использования. Синтаксис, структуры данных и простейшие функции языка R.

Основы работы с данными и построения графиков в R. Основные пакеты для работы с графиками.

1. **Базовая статистика.** Теорема центрального предела. Нормальное распределение, стандартизация, t-распределение.
2. **Тестирование гипотез.** t-тест. Анализ мощности.
3. **Простая линейная регрессия.** Корреляционный анализ vs. построение моделей. Коэффициент корреляции Пирсона. Линейные модели. Способы подбора коэффициентов линейных моделей: метод наименьших квадратов. Интерпретация коэффициентов линейной регрессии. Стандартизованные коэффициенты.

Краткое введение в мир линейной алгебры. Структура и разновидности матриц. Операции с матрицами. Применение матричной алгебры для решения биологических задач. Подбор параметров линейной регрессии методом наименьших квадратов с использованием матричной алгебры. Вариационно-ковариационная матрица. Использование матричной алгебры для построения графиков линейных моделей.

4. **Описание, проверка значимости и валидности линейных моделей.** Тестирование значимости коэффициентов. Доверительные

интервалы коэффициентов, доверительная зона регрессии. Доверительные интервалы к предсказанным значениям, доверительная область значений регрессии. Коэффициент детерминации – обычный и скорректированный. Анализ остатков. Проверка условий применимости регрессионных моделей (независимость значений переменной-отклика, линейная связь, нормальное распределение остатков, гомогенность дисперсий остатков). Анализ остатков. Проверка на наличие влиятельных наблюдений, расстояние Кука. Способы борьбы с нарушениями условий применимости. Представление результатов регрессионного анализа.

5. **Множественная линейная регрессия.** Техника подгонки множественных регрессионных моделей. Проверка на мультиколлинеарность – коэффициент инфляции дисперсии. Сравнение линейных моделей. Принципы выбора лучшей линейной модели. Переобучение.
6. **Линейные модели с непрерывными и дискретными предикторами.** Анализ ковариаций. Значение и интерпретация коэффициентов в линейной модели с дискретными предикторами. Параметризация индикаторных переменных. Взаимодействие непрерывного и дискретного предикторов. Скорректированные средние. Способы представления результатов линейных моделей с непрерывными и дискретными предикторами.
7. **Линейные модели только с дискретными предикторами.** Множественные сравнения. Поправка Бонферрони. Дисперсионный анализ как линейная модель. Параметризация индикаторных переменных. Параметризация эффектов. Пост хок тесты. Представление результатов дисперсионного анализа.
8. **Многофакторный дисперсионный анализ.** Взаимодействие факторов. Анализ несбалансированных данных. Типы расчета сумм квадратов в дисперсионном анализе. Пост хок тест для взаимодействия факторов. Представление результатов многофакторного дисперсионного анализа.

Обобщенные линейные модели для нормально распределенных данных. Обобщенные линейные модели. Биномиальное распределение, распределение Пуассона, отрицательное биномиальное распределение. Функции связи в обобщенных линейных моделях. Обобщенные линейные модели для нормально распределенных данных. Метод максимального правдоподобия. Критерий Вальда. Анализ девиансы. Тесты отношения правдоподобий.

9. **Обобщенные линейные модели для счетных данных.** Распределение Пуассона, отрицательное биномиальное распределение. Формулировка обобщенных линейных моделей для счетных данных с Пуассоновским распределением отклика, их условия приме-

нимости, интерпретация коэффициентов. Сверх- и недодисперсия в моделях с Пуассоновским распределением отклика. Оценка величины сверхдисперсии. Квазипуассоновские модели. Формулировка обобщенных линейных моделей с отрицательным биномиальным распределением, их условия применимости, интерпретация коэффициентов. Графическое представление результатов подбора обобщенных линейных моделей для счетных данных.

- 10. Обобщенные линейные модели для бинарных данных. Логистическая регрессия.** Биномиальное распределение. Вероятности, шансы и логиты. Формулировка обобщенных линейных моделей для бинарных данных. Логистическая функция. Условия применимости обобщенных моделей для бинарных данных. Интерпретация коэффициентов. Графическое представление результатов.
- 11. Смешанные линейные модели для нормально распределенных данных.** Фиксированные и случайные факторы. Методы подбора смешанных линейных моделей (метод максимального правдоподобия, метод ограниченного максимального правдоподобия). Индуцированная корреляция. Коэффициент внутриклассовой корреляции. Условия применимости смешанных линейных моделей для нормально распределенных данных. Линейные модели со случайным отрезком и случайным углом наклона. Иерархические (вложенные) случайные факторы. Графическое представление результатов подбора смешанных линейных моделей.
- 12. Моделирование структуры дисперсии в обычных и смешанных линейных моделях.** Коррекция гетерогенности дисперсии в линейных моделях. Способы моделирования гетерогенности дисперсии.
- 13. Обобщенные смешанные модели для счетных данных.** Формулировка обобщенных смешанных моделей с Пуассоновским или с отрицательным биномиальным распределением отклика. Условия применимости. Сверхдисперсия в обобщенных смешанных моделях для счетных данных. Модели со случайным отрезком на уровне наблюдения (observation level random intercept). Проверка остатков линейных моделей на наличие нелинейных зависимостей при помощи аддитивных линейных моделей. Представление результатов обобщенных смешанных моделей для счетных данных.
- 14. Обобщенные смешанные линейные модели для бинарных данных.** Формулировка обобщенных смешанных моделей для бинарных данных. Условия применимости. Интерпретация коэффициентов. Представление результатов обобщенных смешанных линейных моделей для бинарных данных.

Список рекомендованной литературы:

1. Quinn G.G.P., Keough M.J. 2014. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press.
2. Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N., Saveliev A.A., Smith G.M. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology With R. Springer.
3. Кабаков Р. 2014. R в действии. Анализ и визуализация данных на языке R. ДМК-Пресс.
4. Chang W. 2012. R graphics cookbook. O'Reilly.
5. Logan M. 2010. Biostatistical Design and Analysis Using R. Wiley-Blackwell.
6. Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry The Principles and Practices of Statistics in Biological Research. 4th edition. New York: W. H. Freeman and Company.
7. Teetor P. 2011. R cookbook. O'Reilly.

Разработчики программы:

Варфоломеева Марина Александровна, кандидат биологических наук, старший преподаватель Кафедры зоологии беспозвоночных, m.varfolomeeva@spbu.ru

Хайтов Вадим Михайлович, кандидат биологических наук, доцент Кафедры зоологии беспозвоночных, v.haitov@spbu.ru

7.3. Анализ и визуализация многомерных данных с использованием R

Трудоемкость в зачетных единицах: 3

Регистрационный номер рабочей программы: 040046

Реализация (семестр): 2

Промежуточная аттестация: зачет.

Введение в анализ многомерных данных. R и Q анализ. Обзор многомерных методов. Меры сходства и различия между объектами и простейшие методы работы с ними.

Методы анализа, основанные на матрицах расстояний. Анализ главных координат (PCoA), неметрическое многомерное шкалирование (nMDS): монотонная регрессия, диаграмма Шеппарда, стресс, сравнение ординаций, прокрустово преобразование, интерпретация результатов nMDS. Анализ связи между наборами данных: envfit, ordisurf.

Анализ связи между наборами данных. Корреляция Мантела, тест Мантела, Bio-Env, ANOSIM, SIMPER.

PerMANOVA. Проблема множественных сравнений и дисперсионный анализ, как решение. Основные дизайны дисперсионного анализа. PerMANOVA, условия применимости, пост хок тесты в PerMANOVA.

Иерархический кластерный анализ.

Краткое введение в мир линейной алгебры. Спектральное разложение и сингулярное разложение матриц.

Анализ главных компонент (PCA). Собственные векторы, собственные числа, график «каменистая осыпь», факторные нагрузки, интерпретация смысла главных компонент, ординация объекта в пространстве главных компонент, создание комплексных переменных. Геометрическая морфометрия, обобщенный прокрустов анализ (GPA).

Корреспондентный анализ (CA), проблемы применения анализа главных компонент к счетным данным, трансформация Хеллингера, расстояние хорды, анализ таблиц сопряженности, хи-квадрат, особенности интерпретации корреспондентного анализа.

Анализ избыточности (RDA), проверка значимости ординации, выбор оптимальной модели, частный анализ избыточности и компоненты объясненной инерции.

Канонический корреспондентный анализ (CCA). Разновидности градиентного анализа (обобщение).

Анализ избыточности по матрице расстояний (dbRDA).

Список рекомендованной литературы:

1. Borcard D., Gillet F., Legendre P. 2011. Numerical ecology with R. Springer.
2. Legendre P., Legendre L. 2012. Numerical Ecology. Elsevier. ProQuest Ebook Central.
3. Quinn G.G.P., Keough M.J. 2014. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press. 537 p.
4. Кабаков Р. 2014. R в действии. Анализ и визуализация данных на языке R. ДМК-Пресс.
5. Chang W. 2012. R graphics cookbook. O'Reilly.
6. Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry The Principles and Practices of Statistics in Biological Research. 4th edition. New York: W.H. Freeman and Company.
7. Teetor P. 2011. R cookbook. O'Reilly.
8. Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M. 2007. Analysing ecological data. Springer.

Разработчики программы:

Варфоломеева Марина Александровна, кандидат биологических наук, старший преподаватель Кафедры зоологии беспозвоночных, m.varfolomeeva@spbu.ru

Хайтов Вадим Михайлович, кандидат биологических наук, доцент
Кафедры зоологии беспозвоночных, v.haitov@spbu.ru

7.4. Интегративная зоология. Спецсеминар.

Дисциплина, рекомендуемая к обязательному включению в индивидуальный план студента, специализирующегося по Кафедре зоологии беспозвоночных.

Часть 1

Реализуется на английском языке.
Трудоемкость (границы трудоемкости) в зачетных единицах: 3
Регистрационный номер рабочей программы: 062030
Реализация (семестр): 3
Промежуточная аттестация: зачет.

Задачи и вызовы устной профессиональной коммуникации в сфере науки.

Структура научного доклада: введение, материалы и методы, результаты, обсуждение и заключение. Подходы к критической оценке формы научных докладов.

Введение: цель раздела; стандартные и оригинальные варианты построения; специфическая лексика. Анализ вводных частей по видеозаписям научных докладов. Практика подготовки введений к докладам.

Заключение: цель раздела; стандартные и оригинальные варианты построения; специфическая лексика. Анализ заключительных частей по видеозаписям научных докладов. Практика подготовки заключений к докладам.

Лексика для осуществления логических переходов между разделами доклада. Практика её использования.

Материалы и методы: лексические особенности описания оборудования и географических карт. Практика таких описаний.

Результаты: лексические особенности описания графиков, морфологических иллюстраций и филогенетических деревьев. Практика таких описаний.

Формулировка вопросов к докладчику и принципы ответов на них. Анализ вопросов-ответов по видеозаписям научных докладов. Практика задавания вопросов и формулировки ответов.

Обобщение принципов работы над научным докладом.

Часть 2

Реализуется на английском языке.
Трудоемкость (границы трудоемкости) в зачетных единицах: 1
Регистрационный номер рабочей программы: 062031
Реализация (семестр): 4
Промежуточная аттестация: экзамен

Значение невербальных элементов в научном докладе. Анализ их использования по видеозаписям научных докладов. Практика удачного применения.

Основные принципы визуальной поддержки научного доклада. Анализ их использования по видеозаписям научных докладов. Практика удачного применения.

Интонация и произношение: значение в устном докладе; способы тренировки и практика.

Подготовка выступления в формате журнального клуба. Выбор материала, разработка плана. Подготовка короткой двухминутной версии доклада, выступление, его критический анализ. Расширение короткой версии в полную десятиминутную. Работа с текстом: выверение лексики, интонации и произношения. Тренировка и совершенствование доклада.

Репетиция доклада на семинаре. Критическая оценка собственного выступления и выступлений коллег.

Список рекомендуемой литературы:

1. Wallwork A. 2016. English for presentations at international conferences. Springer.
2. Anholt R.R.H. 2006. Dazzle 'em with Style: The Art of Oral Scientific Presentation. Elsevier.
3. Alon U. 2009. How to give a good talk // Molecular Cell. 36.
4. Jalongo M.R., Machado C. 2016. Making Effective Presentations at Professional Conferences. Springer.
5. Walters D.E. 2002. Scientists Must Speak: Bringing Presentations to Life (Routledge study guides). Taylor & Francis Group / Books.
6. Wallwork A. 2016. English for writing research papers. Springer.
7. Wallwork A. 2013. English for research: usage, style and grammar. Springer.

Разработчики программы:

Гончар Анна Георгиевна, ассистент Кафедры зоологии беспозвоночных, a.gonchar@spbu.ru