

«УТВЕРЖДАЮ»

Декан биологического факультета МГУ

Академик М.П.Кирпичников

2015 г.



Рабочая программа дисциплины (модуля)

1. Код и наименование дисциплины (модуля) **«ГЕНЕТИКА РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ»**
2. Уровень высшего образования – подготовка научно-педагогических кадров в аспирантуре.
3. Направление подготовки – **06.06.01 Биологические науки**. Направленность (профиль) программы – **Генетика**.
4. Место дисциплины (модуля) в структуре ООП: вариативная часть ООП (**осенний семестр**), спецкурс по выбору (читается на кафедре **генетики**)
5. Планируемые результаты обучения по дисциплине (модулю), соотнесенные с планируемыми результатами освоения образовательной программы (компетенциями выпускников)

Формируемые компетенции (код компетенции)	Планируемые результаты обучения по дисциплине (модулю)
<i>УК-1: Способность к критическому анализу и оценке современных научных достижений, генерированию новых идей при решении исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях</i>	Владеть: навыками анализа методологических проблем, возникающих при решении исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях Код В1 (УК-1) Владеть: навыками критического анализа и оценки современных научных

	<p>достижений и результатов деятельности по решению исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях</p> <p>Код В2 (УК-1)</p>
<p>УК-2 Способность проектировать и осуществлять комплексные исследования, в том числе междисциплинарные, на основе целостного системного научного мировоззрения с использованием знаний в области истории и философии науки.</p>	<p>Знать: методы научно-исследовательской деятельности</p> <p>Код З1 (УК-2)</p>
<p>УК-3: Готовность участвовать в работе российских и международных исследовательских коллективов по решению научных и научно-образовательных задач</p>	<p>Владеть: технологиями оценки результатов коллективной деятельности по решению научных и научно-образовательных задач, в том числе ведущейся на иностранном языке</p> <p>Код В2 (УК-3)</p>
<p>УК-4: Готовность использовать современные методы и технологии научной коммуникации на государственном и иностранном языке</p>	<p>Владеть: навыками анализа научных текстов на государственном и иностранном языках</p> <p>Код В1 (УК-4)</p> <p>Знать: стилистические особенности представления результатов научной деятельности в устной и письменной форме на государственном и иностранном языках</p> <p>Код З2 (УК-4)</p>
<p>ОПК-1 Способность самостоятельно осуществлять научно-исследовательскую деятельность в соответствующей профессиональной области с использованием современных методов исследования и информационно-коммуникационных технологий</p>	<p>Уметь: собирать, отбирать и использовать необходимые данные и эффективно применять количественные методы их анализа</p>

Оценочные средства для промежуточной аттестации по дисциплине (модулю) приведены в Приложении.

6. осенний *семестр*. Объем дисциплины (модуля) составляет 2 зачетных единицы, всего **72** академических часа, из которых **24** часа составляет контактная работа аспиранта с преподавателем (24 часа занятий лекционного типа) и 48 часов составляет самостоятельная работа аспиранта (**выполнение домашних заданий и написание реферата**).

7. Входные требования для освоения дисциплины (модуля), предварительные условия:

ЗНАТЬ: общая генетика, генетический анализ, молекулярная генетика, генетика человека, генетическая инженерия, рекомбинация, эмбриология, физиология человека и животных, биоинформатика.

УМЕТЬ: вырабатывать на основе рационального анализа экспериментальных результатов свою точку зрения в вопросах **генетики и эпигенетики развития растений** и отстаивать ее во время дискуссии со специалистами и неспециалистами; читать и реферировать научную литературу в области **генетики развития растений**, в том числе на иностранных языках, при условии соблюдения научной этики и авторских прав.

ВЛАДЕТЬ: современными информационно-коммуникационными технологиями, иностранным языком.

8. Образовательные технологии: классические лекционные технологии.

9. Содержание дисциплины (модуля), структурированное по темам (разделам) с указанием отведенного на них количества академических часов и виды учебных занятий

Наименование и краткое содержание разделов и тем дисциплины (модуля), форма промежуточной аттестации по дисциплине (модулю)	Всего (часы)	В том числе								
		Контактная работа (работа во взаимодействии с преподавателем), часы из них					Самостоятельная работа обучающегося, часы из них			
		Занятия лекционного типа	Занятия семинарского типа	Групповые консультации	Индивидуальные консультации	Учебные занятия, направленные на проведение текущего контроля успеваемости коллоквиумы, практические занятия и др)*	Всего	Выполнение домашних заданий	Подготовка рефератов и т.п.	Всего
Введение в генетику развития. Основные проблемы и методы генетики развития растений. Клональный анализ у растений. Генетически - направленное удаление клеток и тканей.	20	6					8	14		14
Генетический контроль эмбриогенеза растений.. Изучение генетического контроля сигнальных путей. Молекулярные механизмы клеточной сигнализации.	30	6					6	24		24
. Генетический контроль гормональных сигналов у растений. Генетика ствольных клеток растений. Генетический контроль	18	6					6	12		12

развития листа										
Генетический контроль перехода растений на репродуктивную стадию развития цветка. Генетический контроль развития меристемы цветка. Генетический контроль развития органов цветка.	20	6					6		12	12
Генетический контроль развития однополого цветка. Эпигенетическая регуляция процессов развития и генетические основы морфологической эволюции.	20	4					4	6	8	14
Промежуточная аттестация - зачет										
Итого:	108	28					28	60	20	80

10. Учебно-методические материалы для самостоятельной работы аспирантов.

Конспекты лекций, аудио- и видеозаписи лекций, файлы презентаций лекций, основная и дополнительная учебная литература (см. п.11)

11. Ресурсное обеспечение:

Основная литература.

1. Лутова Л.А., Ежова Т.А., Додуева И.Е., Осипова М.А. Генетика развития растений. Учебник под редакцией академика РАН С.Г. Инге-Вечтомова. С-пб.: Изд-во Н-Л. 2011 432 с.: ил, с CD-диском. ISBN: 978-5-94869-104-6

2. Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н., и др. Генетика развития растений. Санкт-Петербург, Наука. 2000. 539 с.

Дополнительная литература

3. Moyroud et al. LEAFY blossoms. Trends in Plant Science. 2010. V.15: 346–358.
4. Zeevaart Leaf-produced floral signals. Curr. Opin. Plant Biol. 2008 V.11: 541–547.
5. Bowman et al. Genetic interactions among floral homeotic genes of Arabidopsis. Development. 1991. V.112, 1-20.
6. Bowman et al. Control of flower development in Arabidopsis thaliana by APETALA1 and interacting genes. Development. 1993. V. 119: 721-743.
7. Coen, E. S. and Meyerowitz, E. M. (1991). The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. Nature 353, 31-37.
8. Kimura et al. [Natural Variation in Leaf Morphology Results from Mutation of a Novel KNOX Gene](#). Current Biology, 2008. V.18 (9): 672-677.
9. Tsukaya H. [Leaf Development](#). . The Arabidopsis book. 2013; doi/10.1199/tab.0163.
10. Kim, Sung. Genetic and Epigenetic Mechanisms Underlying Vernalization. The Arabidopsis Book 12: e0171. 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1199/tab.0171>
11. Olszewski et al. [Gibberellin signaling: Biosynthesis, catabolism, and response pathways](#). Plant Cell, 2002. 14 (SUPPL.), pp. S61-S80.
12. [Zeevaart](#) et al. Flowering time control: another window to the connection between antisense RNA and chromatin. Trends in Genetics. 2012. [V.28 \(9\)](#): 445–453.

Перечень ресурсов информационно-телекоммуникационной сети «Интернет»

- <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK21054/>

Перечень используемых информационных технологий, используемых при осуществлении образовательного процесса, включая программное обеспечение, информационные справочные системы (при необходимости):


Интернет-браузер, базы данных PubMed (NCBI, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed>)

Описание материально-технической базы.

Кафедра генетики биологического факультета МГУ располагает необходимым аудиторным фондом, компьютерами, проекторами и экранами, аудиоаппаратурой.

12. Язык преподавания: русский

13. Преподаватель (преподаватели): профессор кафедры **генетики Т.А.Ежова**



**Оценочные средства для промежуточной аттестации по дисциплине (модулю) «ГЕНЕТИКА РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ»
на основе карт компетенций выпускников**

РЕЗУЛЬТАТ ОБУЧЕНИЯ по дисциплине (модулю)	КРИТЕРИИ и ПОКАЗАТЕЛИ ОЦЕНИВАНИЯ РЕЗУЛЬТАТА ОБУЧЕНИЯ по дисциплине (модулю), баллы БРС					ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА
	1,	2	3	4	5	
Владеть: навыками анализа методологических проблем, возникающих при решении исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях Код В1 (УК-1)	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, реферат, зачет
Владеть: навыками критического анализа и оценки современных научных достижений и результатов деятельности по решению исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях Код В2 (УК-1)	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- - индивидуальное собеседование, реферат, зачет
Знать: методы научно-исследовательской деятельности Код З1(УК-2)	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, реферат, зачет

Владеть: технологиями оценки результатов коллективной деятельности по решению научных и научно-образовательных задач, в том числе ведущейся на иностранном языке Код В2(УК-3)	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, реферат, зачет
Знать: стилистические особенности представления результатов научной деятельности в устной и письменной форме на государственном и иностранном языках Код З2(УК-4)	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, реферат, зачет
Владеть: навыками анализа научных текстов на государственном и иностранном языках Код В1(УК-4)	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, реферат, зачет
Уметь: собирать, отбирать и использовать необходимые данные и эффективно применять количественные методы их анализа	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, реферат, зачет

Фонды оценочных средств, необходимые для оценки результатов обучения

Примеры вопросов к промежуточному контролю (темы рефератов, вопросы для индивидуального собеседования):

- 1) Особенности развития растений. Основные проблемы генетики развития и методы их решения.
- 2) Клональный анализ, его роль в генетике развития. Общие представления о методах клонального анализа.
- 3) Типы химер, методы их получения.
- 4) Изучение закономерностей дифференцировки вегетативных и генеративных органов (на примере анализа цитохимер дурмана).
- 5) Изучение механизмов взаимодействия клеток меристем при формировании органов с использованием маркерных мутаций (на примере химер томата).
- 6) Путешествия продуктов гена *FLO* и *LFY* при формировании цветка (химеры львиного зева и арабидопсис)
- 7) Методы генетически направленного удаления клеток у растений -использование в изучении индуктивных взаимодействий клеток и закономерностей развития (на примере изучения закономерностей развития органов цветка).
- 8) Генетический контроль эмбриогенеза растений. Функция основных генов.
- 9) Стволовые клетки растений. Генетический контроль стволовости клеток побеговой меристемы (основные группы генов, функция). Генные взаимодействия *WUS-CLV*.
- 10) Взаимодействие генов *WUS* и *AG* в меристеме цветка. Роль фитогормонов в регуляции экспрессии генов гомеобоксных генов, поддерживающих пул стволовых клеток.
- 11) Этапы морфогенеза листа. Роль генов, контролирующих синтез и полярный транспорт ауксина в контроле филлотаксиса. Молекулярно-генетические механизмы детерминации клеток листовой меристемы.
- 12) Роль *KNOX*-генов в регуляции развития листа; особенности их экспрессии в листьях у растений с разной структурой листа. Влияние *KNOX*-генов на биосинтез гиббереллина; гены *AS1,2*.
- 13) Роль гормональных мутантов растений в изучении генетических и молекулярных механизмов рецепции и передачи гормональных сигналов (на примере гиббереллинового сигнала)

- 14) Использование мутантов для изучения путей биосинтеза и катаболизма фитогормонов и их регуляции (гены арабидопсис *GAI* – *GA5*, функции; ген гороха *SLE*, его ортологи, роль в катаболизме гиббереллин, регуляция экспрессии генов *GA4*, *GA5*, и генов 2β-гидроксилаз конечным продуктом).
- 15) Негативные регуляторы передачи гиббереллинового сигнала (гены *GAI*, *RGA*, *SPY*). DELLA-домен и его функции (доказательства участие в деградации белка). Представители генов GRAS-семейства пшеницы *RHT*, кукурузы *D8*, риса *SLR1*, ячменя *SLN1*, функции.
- 16) Гены риса и арабидопсис, кодирующие рецептор гиббереллина. Позитивный регулятор гиббереллинового сигнала *SLY*, функция. Молекулярные механизмы взаимодействия генов и их продуктов, контролирующего гиббереллиновый сигнальный путь.
- 17) Белковые компоненты сигнальных систем. Небелковые медиаторы передачи гормональных сигналов (фосфатидил-инозитол-бифосфат, диацилглицерол, инозитол-3фосфат, Са, их роль в возникновении быстрых ответов и усилении сигналов.
- 18) Основные этапы морфогенеза цветка. Внутренние и внешние факторы, управляющие цветением, их взаимодействие. Генетический контроль инициации цветения – основные группы генов, их функция.
- 19) Генетический контроль фотопериодического пути инициации цветения. Гены, контролирующие работу циркадных часов (принцип функционирования циркадных часов). Транскрипционный активатор *CO*, уровни регуляции его активности.
- 20) Понятие «флориген» М.Х.Чайлахяна. Ген *FT*, особенности экспрессии, мишени FT, его универсальность. Репрессор *FT* – ген *FWA*, молекулярные механизмы его регуляции.
- 21) Генетический контроль инициации цветения холодом. Ген *FLC*, функции. Молекулярно-генетические механизмы эпигенетического замолкания *FLC* в ответ на яровизацию. Мишени *FLC*.
- 22) Гены – ортологи *LFY/FLO* и *TFL1/CEN* арабидопсис и львиного зева, их идентификация и функция. Механизмы регуляции гена *LFY*. Генетические механизмы эволюции типа соцветия.
- 23) Основные регуляторы генов ABC-классов. Выявления цис-регуляторных элементов, определяющих специфичность экспрессии генов.
- 24) Генетический контроль детерминации пола у двудомных растений (*Carica papaya*, *Silene latifolia*, *Rumex acetosa*).
- 25) Однополые цветки I и II типа и возможные механизмы их дифференцировки.
- 26) Механизм детерминации и дифференцировки мужских и женских цветков у однодомных растений *Zea mays*. Ключевые гены развития однополого цветка кукурузы - *TS1*, *TS2*, *SKL*, *AN*, *D*.

- 27) Роль химического и инсерционного мутагенеза в изучении функции генов. Метод TILLING.
- 28) Метод выделения генов «вытягиванием» за инсерцию (на примере клонирования гена *GAI* арабидопсис).
- 29) Метод геномного вычитания (на примере клонирования генов арабидопсис *RGA*, *GAI*).
- 30) Роль трансгенных растений в генетике развития.

ПРОГРАММА
зачета по спецкурсу «ГЕНЕТИКА РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ»

Введение в генетику развития. Основопологающие понятия генетики развития - детерминация и дифференцировка. Компетентность. Индуктивные взаимодействия клеток. Основные пути передачи индуктивных сигналов от одной группы клеток к другой. Уровни развития. Вклад отечественных ученых в разработку основ генетики развития. Особенности развития растений. Факторы, влияющие на процессы развития растений. Комплексное действие разных факторов в регуляции развития.

Основные проблемы и методы генетики развития растений. Модельные объекты. Основные проблемы. Методы генетики развития растений. Клональный анализ. Генетический анализ. Методы молекулярной генетики (клонирование и молекулярный анализ генов, изучение особенностей экспрессии генов, выявление механизмов и уровней регуляции экспрессии; поиск регуляторных участков, отвечающих за эти особенности; выявление факторов, регулирующих генную экспрессию). Методы получения трансгенных растений и их роль в современной генетике развития растений (получение инсерционных мутаций, функциональный анализ генов, изучение индуктивных взаимодействий клеток и тканей и пр.).

Клональный анализ у растений. Возможности клонального анализа. Генетические химеры, классификация. Структурно-генетический и функционально-генетический химеризм. Методы получения. Методология клонального анализа С. Сатиной. Использование цитохимер дурмана для изучения закономерностей развития. Анализ способов передачи индуктивных сигналов клетками и слоями клеток. «Организующие центры» морфогенеза и их функции (работы с химерами томата). Использование генов рекомбиназ и специфических промоторов для изучения способности генных продуктов к передвижениям по тканям.

Генетически - направленное удаление клеток и тканей. Гены, кодирующие цитотоксичные и условно токсичные продукты; их использование для генетического удаления клеток и тканей растений. Генетическая хирургия в изучении процессов детерминации, индуктивных взаимодействий клеток в процессах морфогенеза и закономерностей развития (на примере изучения закономерностей развития корня и органов цветка). Прикладные аспекты. Использование генетической хирургии для создания растений с мужской стерильностью. Повышение точности генетической хирургии с использованием генов *barnase* и *barstar* у растений.

Генетический контроль эмбриогенеза растений. Генетический контроль эмбриогенеза растений. Изучение функции генов эмбриогенеза на основе анализа мутантов с разной экспрессивностью. Гены, контролирующие поляризацию зиготы, осевую и радиальную

разметку эмбриона у растений, методы выявления. Молекулярная функция основных генов. Полярный транспорт ауксина и его генетический контроль. Роль полярного транспорта ауксина в эмбриогенезе растений. Выявление генов, контролирующих регионализацию растительных зародышей. Функции *WOX*-генов.

Изучение генетического контроля сигнальных путей. Молекулярные механизмы клеточной сигнализации. Внешние и внутренние сигналы, управляющие развитием, способы их восприятия клетками растений. Типичная структура сигнального пути. Рецепторы. Белки сигнальных путей. Роль небелковых медиаторов в «быстрых» ответах, в умножении и распространении сигнала. Регуляция устьичной проводимости абсцизовой кислотой - пример быстрого клеточного ответа на сигнал. Поиск генов, кодирующих компоненты сигнальных путей. Молекулярные механизмы взаимодействия разных сигнальных путей.

Генетический контроль гормональных сигналов у растений. Генетический контроль сигнальных путей на примере рецепции и восприятия гиббереллинового сигнала. Мутации, изменяющие рост стебля и идентификация на их основе генов, контролирующих уровень гиббереллинов и передачу гиббереллинового сигнала. Гены синтеза и катаболизма гиббереллинов, особенности их регуляции. Гены, контролирующие рецепцию и передачу гиббереллинового сигнала, консервативность и практическое значение. Методы выявления генов, контролирующих рецепцию и передачу других гормональных сигналов у растений.

Генетика ствольных клеток растений. Понятие ствольных клеток (СК). Структура апикальных меристем побега и корня. СК растений, функция. Генетический контроль «стволовости» клеток растений. Роль гомеобоксных генов *WUS*, *STM* и *KNAT* в инициации и поддержании пула СК апикальной меристемы побега. Взаимодействие генов *WUS* с генами *CLV* и его роль в поддержании постоянства пула СК. Позитивные и негативные регуляторы генов *WUS* и *STM*. Роль фитогормонов в регуляции экспрессии генов, поддерживающих пул СК. Влияние гомеобоксных генов на уровень цитокинина и гиббереллина в клетках апикальной меристемы.

Генетический контроль развития листа. Основные этапы развития листа. Гены, контролирующие синтез ауксина и его полярный транспорт - роль в разметке положения листьев. Ген *KNOTTED1* - структура и функция. Негативные регуляторы *KNOX* – генов (*ASI* и *AS2*), их роль в детерминации клеток листового примордия. Универсальности функции *KNOX* - генов у растений разных таксономических групп. Роль *KNOX* – генов в поддержании недетерминированности листовой меристемы и развитии рассеченных и сложных листьев. Гены, детерминирующие верхнюю и нижнюю стороны листа (гены полярности), особенности экспрессии, генные взаимодействия.

Генетический контроль перехода растений на репродуктивную стадию развития цветка. Внутренние и внешние факторы инициации цветения, их взаимодействие. Основные группы генов инициации цветения (гены светового и гиббереллинового пути, гены, воспринимающие температурные и трофические сигналы, гены автономного пути). Гены, контролирующие работу циркадных «часов», их

роль в индукции цветения. Транскрипционный активатор *CO*, уровни регуляции его активности. Понятие «флориген» М.Х.Чайлахяна. Сходство белка FT с «флоригеном», эволюционная консервативность. Потребность в яровизации, генетический контроль. Эпигенетическая регуляция экспрессии гена *FLC*.

Генетический контроль развития меристемы цветка. Гены – интеграторы сигналов инициации цветения. Фолиарная и классическая теории происхождения цветка. Гены ортологи *LFY/FLO*, контролирующие метаморфоз побега в цветок у арабидопсис и львиного зева, взаимодействие с генами ортологами *TFL1/CEN*. Их роль в определении открытого/закрытого типа соцветия. Эволюция паралогов *TFL* и *FT*. Гены *API* и *CAL*. Взаимодействие генов, детерминирующих флоральную меристему, фенотип одиночных и двойных мутантов и трансгенных растений.

Генетический контроль развития органов цветка. Генетическая ABC - модель детерминации органов цветка, логика создания, ее развитие. Фолиарная теория морфогенеза цветка и гены ABC-классов. ABCE-модель, особенности экспрессии генов. Регуляция экспрессии гомеозисных генов ABCE-классов. Выявление факторов, регулирующих экспрессию генов, с использованием репортерных генов. Использование репортерных генов для выявления цис-регуляторных элементов, контролирующих экспрессию гомеозисных генов. MADS-домен содержащие белки, их взаимодействие. Роль гомеобоксных генов в поддержании пролиферации меристемы цветка. Взаимодействия генов *WUS*, *LFY*, *AG* в контроле терминации флоральной меристемы.

Генетический контроль развития однополого цветка. Половые типы растений. Детерминация и последующая дифференцировка бипотенциальной флоральной меристемы как основной принцип формирования однополого цветка. Генетические и онтогенетические механизмы детерминации однополого цветка на примере модельных двудомных (*Silene latifolia*, *Rumex acetosa*, *Carica papaya*) и однодомных (*Zea mays*) растений. Роль половых хромосом и пол-детерминирующих генов в поддержании полового диморфизма у растений. Эволюционная консервативность генов В и С классов, обеспечивающая репродуктивную функцию растений. Происхождение однополых цветков из обоеполых. Морфология однополых цветков I и II типа как результат реализации различных механизмов дифференцировки бипотенциальной структуры флоральной меристемы. Ключевые гены регуляции клеточных делений (*S.latifolia*) и программируемой гибели клеток (*Z.mays*) при формировании однополого цветка I типа. Специфическая регуляция генов В и С классов при развитии цветков II типа *Spinacia oleracea* и *Thalictrum dioicum*.

Эпигенетическая регуляция процессов развития. Генетические и эпигенетические механизмы регуляции экспрессии генов. Механизмы метилирования ДНК у растений и животных. Явления импринтинга и парамутаций – молекулярные основы. Модификация хроматина - роль в регуляции экспрессии генов и контроле перехода к репродуктивному развитию. Роль малых РНК в регуляции экспрессии

генов и эпигенетической регуляции процессов развития растений. Поддержание гормонального гомеостаза малыми РНК (на примере гиббереллина и ауксина). Посттранскрипционная регуляция экспрессии гена *AP2* малыми РНК (miРНК). Взаимосвязь разных механизмов эпигенетической регуляции.

Генетические основы морфологической эволюции. Универсальность генетических закономерностей развития растений и закон рядов гомологической изменчивости Н.И. Вавилова. Теория макроэволюции Гольдшмидта, счастливые монстры и гомеозисные гены растений. Генетические основы эволюции морфологических признаков. «Лабораторная эволюция» - исследование возможных путей эволюции на мутантах и трансгенных организмах. Связь между изменениями процессов морфогенеза и особенностями экспрессии генов. Доместикация как модель изучения генетических механизмов эволюции (на примере изучения кукурузы). Консервативность генетических и эпигенетических механизмов регуляции онтогенеза и моделирование процессов развития. Примеры конвергентной эволюции морфогенеза.