

## МАЙКЛ ЭЙКЕМ И ПОДЪЕМ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ\*

В 2007 г. Майкл Эйкем был награжден медалью А.О. Ковалевского за большой вклад в эволюционную биологию развития. Благодаря четко поставленным задачам своих научных исследований, глубоким обзорно-теоретическим статьям, самоотверженной работе с научной молодежью, руководству Зоологическим музеем Кембриджского университета М. Эйкем способствовал дальнейшему прогрессу эволюционной биологии развития.

### ЛАУРЕАТ МЕДАЛИ КОВАЛЕВСКОГО 2007 г.

Профессор Майкл Эйкем, один из основателей современной эволюционной биологии развития, в 2007 г. был награжден медалью Александра Ковалевского Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей (рис. 1). Эта награда отмечает выдающийся вклад в эволюционную биологию, в какой бы стране мира он ни был сделан. Медаль учреждена в память о выдающемся русском эмбриологе XIX столетия Александре Ковалевском (подробнее см.: Mikhailov, Gilbert, 2002).

### ЭВОЛЮЦИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО БИОЛОГА РАЗВИТИЯ

Свою первую научную степень Майкл Эйкем получил на кафедре зоологии Кембриджского университета в 1974 г. В лаборатории Дэвида Роберта в Оксфордском университете он занимался изучением белков сыворотки личинки *Drosophila melanogaster*, и эта работа была представлена к защите на степень доктора философии (PhD). У Майкла рано проснулся интерес к естественной истории и развитию и в ходе работы над диссертацией он рассчитывал изучать генетику и эмбриологию животных. В определенной степени это ему удалось, однако белки личиночной сыворотки далеки от того, чтобы дать представление о закономерностях становления формы животного – главному предмету его научных интересов. В 1978 г. Эд Льюис опубликовал свой знаменитый генетический анализ комплекса *bithorax*. Некоторым, в том числе и Майклу, было ясно, что клонирование *Нох*-генов должно иметь решающее значение для проникновения в сущность развития, поэтому в 1979 г. он покидает Кембридж и становится стажером в лаборатории Дэвида Хогнесса в Стэнфордском университете. Работая в ла-

боратории Хогнесса, он стал соавтором статьи, опубликованной в журнале “Science” в 1983 г. и ныне признанной классической, где было описано клонирование комплекса *bithorax* дрозофилы (Bender et al., 1983). После возвращения в Кембридж Майкл работал в отделе генетики, в лаборатории, где в это время трудилась и группа Майкла Эшбернера. Как вспоминает Майкл Эшбернер, это было веселое и плодотворное время для обеих групп. В 1980-е гг. Майкл публикует многочисленные статьи о роли *Нох*-генов в генетике развития, в том числе изящные исследования паттерна эмбриональной экспрессии комплекса генов *bithorax* (рис. 2). Эта работа, требующая высочайшего методического уровня, продемонстрировала прекрасное соответствие между паттерном экспрессии гомеозисных генов и развитием соответствующих областей тела, изменявшимся у гомеозисных мутантов (Akam, 1983; Akam, Martinez-Arias, 1985; Akam et al., 1985; Martinez-Arias et al., 1987). В конце 1980-х гг. Майкл был приглашен в качестве члена-учредителя Института Wellcome CRC (ныне Институт, возглавляемый Дж. Гердоном). Он принимал непосредственное участие в конструировании открытых лабораторных пространств, которые содействовали созданию в Институте такой замечательной среды. В это время стало ясно, что ортологические *Нох*-гены, как и другие гены, вовлеченные в регуляцию развития, обнаруживаются у организмов, не связанных близким родством (McGinnis et al., 1984; Kassis et al., 1986; Akam, 1989). Оказалось, что животные, характеризующиеся высокой степенью дивергенции и внешне резко различающиеся, тем не менее используют одни и те же молекулярные механизмы во время развития. Майкл быстро понял, что эти факты дают возможность исследовать проблему эволюции молекулярных механизмов, лежащих в основе создания биологического разнообразия. Начиная с 1990 г. из лаборатории Эйкема выходит серия статей, посвященных паттерну экспрессии *Нох*-генов у ракообразных и у насекомых, далеких от двукрылых (рис. 3). Большая часть этой работы была сделана в “догеномную” эру, когда геномы животных еще не были описаны, в том числе не были доступны и геномы всех любимых Майклом существ, далеких от дрозофилы. Она потребовала больших затрат времени: приходилось часто осуществлять множественные раунды вырожденной полимеразной цепной реакции, экстенсивный скрининг клонов, а также разрабатывать новые протоколы гибридизации *in situ* и окрашивания препаратов антителами.

\* Перевод с англ. Д.Г. Полтевой.



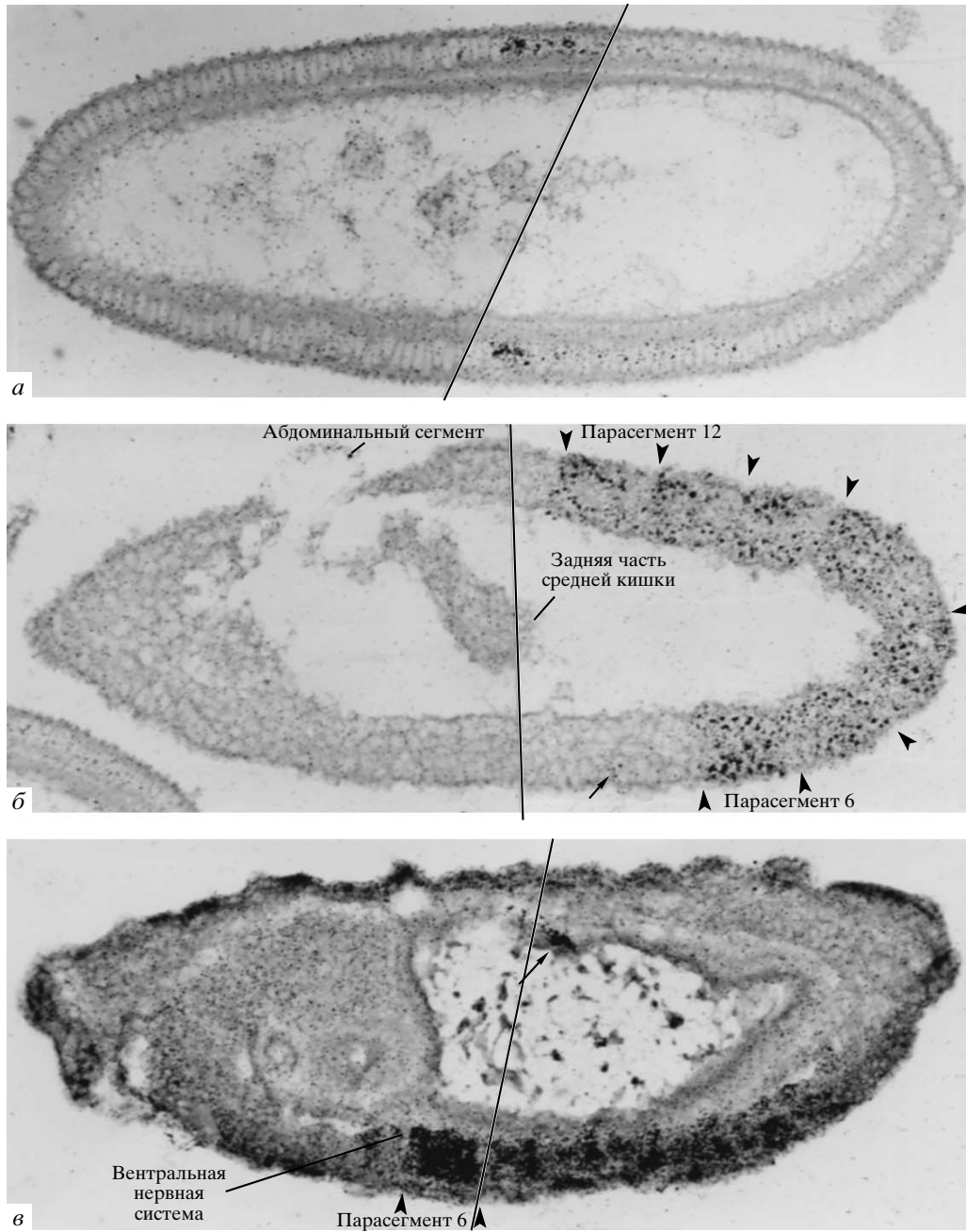
**Рис. 1.** Награждение Майкла Эйкема медалью Ковалевского (слева – А.К. Дондуа, Президент Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей).

Выполненная в этот период работа вопреки существовавшим предположениям свидетельствовала об отсутствии прямой корреляции между усложнением плана строения тела членистоногих и возникновением у них новых *Hox*-генов. Результаты, представленные лабораторией Майкла, подчеркивали важность точного пространственного и временного контроля экспрессии *Hox*-генов, который не только необходим для обеспечения развития *D. melanogaster*, но и обеспечивает существенные эволюционные изменения. Вслед за тем как Майкл осознал потенциальную важность регуляторной эволюции, в его лаборатории была продемонстрирована эволюция *Hox*-комплекса. Более того, анализ дивергенции последовательностей *Hox*-генов прояснил некоторые стороны филогении беспозвоночных. Эти фундаментальные открытия легли в основу современного понимания эволюции развития животных.

В 1994 г. Майкл вместе с Питером Холландом, Филом Ингхэмом и Грегом Реем организовали первое научное собрание, посвященное обсуждению новых данных нарождающейся отрасли эволюционной биологии развития. Это совещание, собранное туманной холодной весной в Эдинбурге (тогда первый из авторов этой статьи оказался под впечатлением как от этих данных, так и от сырого шотландского климата), показало, что биологи разви-

тия за короткое время получили множество новых данных об эволюции механизмов развития. Гомологичные гены обнаруживались здесь и там; в изобилии были представлены демонстрации паттернов экспрессии *Hox*-генов у зародышей животных, которые до той поры не были в поле зрения молекулярных биологов развития. Майкл и другие организаторы этой конференции так или иначе собрали этот “зверинец” под обложкой тома, послужившего первым важным обзором современной эволюционной биологии развития. И предисловие с кратким историческим экскурсом до конца XIX столетия, и глава о роли *Hox*-генов, написанные Майклом и его коллегами по лаборатории, все еще сохраняют важный познавательный интерес.

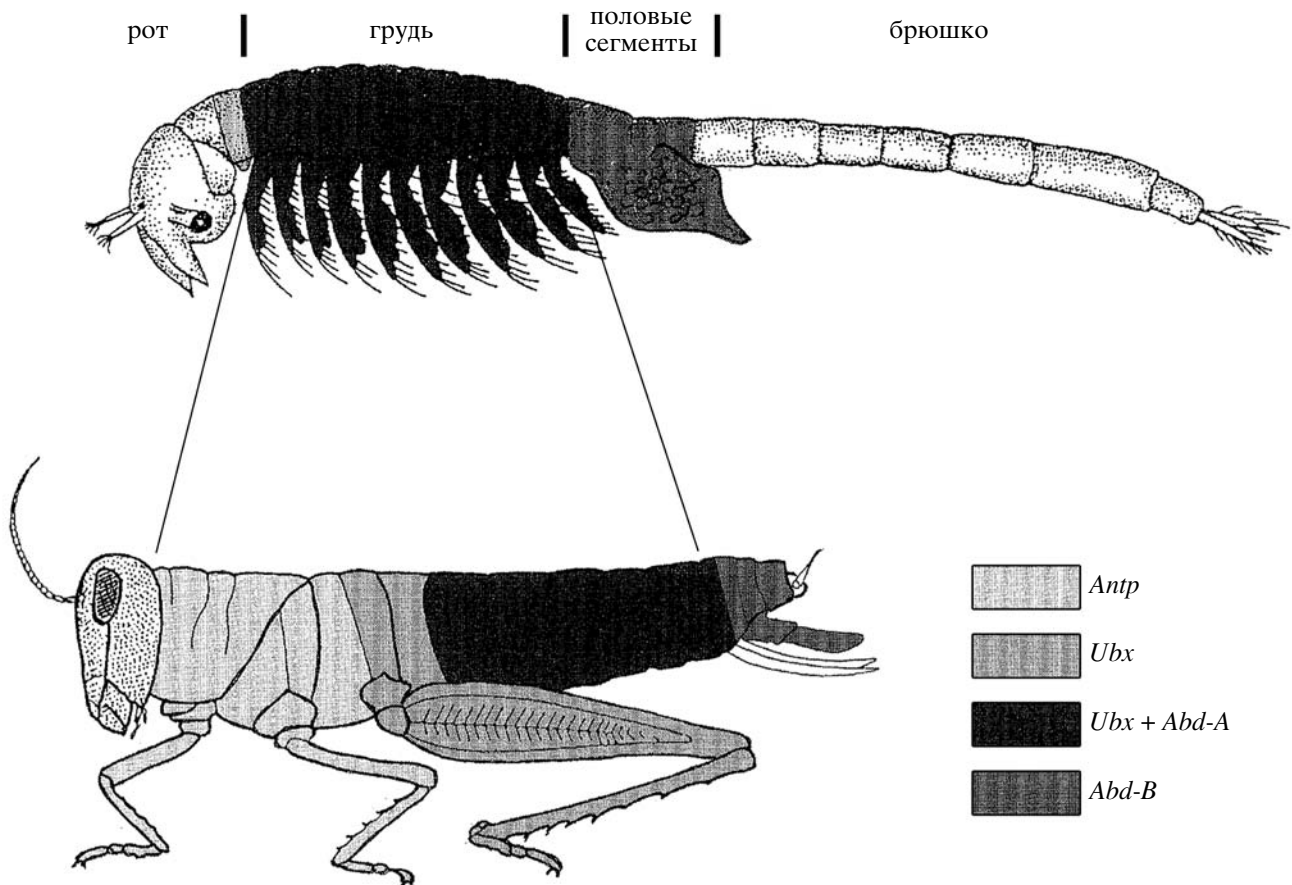
В середине 1990-х гг. Майкл стал директором Кембриджского зоологического музея. Это было смелым решением, так как Майкл уже работал в замечательном научном институте (Wellcome-CRC Institute). Кроме того, Майкл понимал, что обязанности директора связаны с затратой огромного времени, которое необходимо для развития потенциала музея. Вместе с тем он понимал, что эта деятельность открывает новые интересные возможности. И ему удалось не только продолжить работу по совершенствованию музея, но и превратить связанные с ним лаборатории в мощный микрокосм для изучения эволюционной биологии развития. Он



**Рис. 2.** Выявленные методом молекулярной гибридизации *in situ* транскрипты *Ultrabithorax* на трех стадиях развития *Drosophila melanogaster*: *a* – стадия клеточной бластодермы; *б* – стадия зародышевой полоски; *в* – зародыш в возрасте 2–14 ч (по: Akam et al., 1985).

привлек в музей Пэт Симпсон с ее лабораторией, которая расположена этажом выше. Он разделил помещение своей лаборатории, превратив часть его в “инкубатор” для молодых исследователей. Майкл приглашал стажеров для работы в этой лаборатории в качестве “полунезависимых” исследователей. Эта модель оказалась исключительно удачной: каждый из этих молодых исследователей – его протеже – в дальнейшем продолжил свой самостоятельный путь в науке, основав успешные независимые

лаборатории ( в хронологическом порядке: Дэвид Стерн – в Принстонском университете, Макс Телфорд – в Университетском колледже Лондона, Касандра Экстравур – в Гарвардском университете и Клаудио Алонсо – в Университете Сассекса). Эта идея организации научной лаборатории полностью принадлежит Майклу, она свидетельствует о его уникальной способности использовать существующие возможности, трансформировать их, превра-



**Рис. 3.** Модель эволюции паттернов экспрессии *Hox*-генов у ракообразных и насекомых, иллюстрирующая, что традиционно определяемый торакс ракообразных, возможно, является гомологом всего прегенитального туловища насекомых (по: Akam, 1995).

Гены: *Antp* – *Antennapedia*; *Ubx* – *Ultrabithorax*; *Abd-A*, *Abd-B* – *Abdominal-A* и *Abdominal-B*.

щая в нечто большее, чем первоначально от них можно было ожидать.

Директорствуя в музее, Майкл не только имеет возможность продолжать исследовательскую работу, но и может реализовать свою давнюю склонность к популяризации научных знаний, к просветительству. Кроме того, он активно ищет сотрудников в разных отраслях биологии развития. Примером может быть недавнее в высшей степени успешное сотрудничество с Татьяной Андреевой при изучении *Hox*-генов *Nereis* (Kulakova et al., 2007). Майкл продолжает способствовать развитию эволюционной биологии развития в Европе, являясь соучастником создания консорциума лабораторий, известного под названием “Зоонет” ([www.zoonet.eu.com](http://www.zoonet.eu.com)).

В последние годы Майкл собрал обильный урожай общественного признания его научных достижений. В 1999 г. он был избран членом Линнеевского общества, а в 2000 г. – членом Королевского общества. В 2005 г. Майкл получил медаль Уоддингтона Британского общества биологии развития, в 2006 г. был избран членом Американской асо-

циации прогресса науки (American Association for the Advancement of Science), а в 2002 г. – почетным членом Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей.

### ТРИ ОСНОВНЫХ ВКЛАДА МАЙКЛА ЭЙКЕМА В ЭВОЛЮЦИОННУЮ БИОЛОГИЮ РАЗВИТИЯ

Перечитав в ходе подготовки нашей статьи некоторые из работ Майкла, мы выделили в его деятельности три заметных направления. Во-первых, Майкл сделал значительный вклад в понимание биологии развития *D. melanogaster*. Эта работа дала ему фундаментальные знания и опыт для успешных сравнительных исследований. Во-вторых, Майкл постоянно держал в поле зрения некоторые ключевые проблемы эволюционной биологии развития. Сначала он сосредоточился на креативной роли *Hox*-генов в эволюции животных. Позднее его лаборатория обратила внимание на эволюцию механизма сегментации (Dearden, Akam, 2000; Peel, Akam, 2003; Chipman et al., 2004a,b; Peel et al., 2005; Peel et al.,

2006; Chipman, Akam, 2008). Эта концентрация внимания тоже оказалась плодотворной. Наконец, Майкл написал несколько важных обобщающих обзоров. Из них наиболее ранним и одним из тех, которыми Майкл справедливо гордится, был обзор 1987 г. о механизмах сегментации у *Drosophila*. В 1990-х гг. Майкл написал серию обзорно-теоретических статей, которые объединили два эмпирически связанную модель эволюции *Hox*-генов (Akam, 1995, 1998; Akam et al., 1994; Averof, Akam, 1995b). Эти глубокие обзоры, написанные без суеты и крикливости и свободные от новомодного жаргона (за что мы очень признательны), оказали большое влияние на интеллектуальное развитие авторов данной статьи.

### МАЙКЛ КАК НАУЧНЫЙ РУКОВОДИТЕЛЬ

Один из наиболее важных вкладов Майкла в науку – это его любовь к педагогической работе и особый подход к воспитанию молодых ученых. Мы попросили некоторых из наших коллег, работавших в лаборатории Майкла в течение более чем 20 лет, поделиться своими впечатлениями о стиле научного руководства Майкла. Их ответ совпал с нашим опытом. В комментариях наших коллег высветилось несколько положений, и мы с уверенностью можем сказать, что они отражают основную суть подхода Майкла к воспитанию ученого.

Майклу свойственна самая здоровая форма самоуверенности – уверенности, которая позволяет вести поиск научного ответа ради научной истины, а не ради личной выгоды или славы; уверенности, которая позволяет бескорыстно и искренне поддерживать других. В общем, именно сочетание интеллектуальной строгости и искренней заинтересованности и поддержки других является наиболее замечательным свойством Майкла. У него невероятно высокий порог требовательности к научному исследованию. На него не так просто произвести впечатление. Но если его удовлетворит фундаментальная достоверность наблюдений, он, обдумав и проанализировав эти наблюдения на основе глубокого понимания проблем развития и сравнительной биологии, всегда (действительно, всегда!) возвратится к вам с заинтересованным, касающимся самой сути проблемы вопросом. Это качество впечатлило многих, с кем мы говорили. Быстрее, чем это свойственно большинству, Майкл усваивает факты и задает вопросы, которые способствуют более глубокому пониманию сути дела и облегчают планирование дальнейших экспериментов.

Критический склад ума Майкла и необычайно высокий уровень его требовательности могут создать образ сурового и несколько отстраненного ученого. Однако это далеко не так. Майкл снисходителен и никогда не дает “директивных указаний”. Вспоминая времена работы над своими диссертаци-

ями в лаборатории Майкла, многие из его успешных учеников признаются, что только теперь с благоговейным страхом они поняли, насколько терпелив был Майкл. Роб Келш пишет: “Его работа как руководителя действительно жертвенна – я живо вспоминаю, что когда я дописывал свою работу, то для обсуждения ее глав я ездил к нему домой, поскольку он еще не совсем оправился от пневмонии. Он всегда был удивительно терпелив. Он всегда поощрял наши самостоятельные занятия, и если требовалось вмешательство руководителя, то оно было справедливым и мягким. (При этом ни у кого из нас не возникало сомнений относительно реакции Майкла в тех случаях, когда он думал, что мы говорим глупость, – это всегда было видно по его лицу и молчанию.)”

Хотя известно, что наилучший способ обучения студентов – дать им возможность “открывать предмет для себя”, немногие исследователи обладают терпением Майкла, позволяя обучающимся проводить самостоятельные исследования! Однако это отнюдь не значит, что в лаборатории Майкла студенты и стажеры были просто отпущены в самостоятельное плавание. Майкл искусно сочетал свободу исследования с достаточным контролем руководителя, и это поддерживало рабочий тонус, необходимый для выполнения проекта. К Майклу легко обращаться за советом или консультацией – он всегда прост и доступен. И если подчас можно прийти в уныние, услышав острое, как бритва, суждение, горькую правду, – это с избытком компенсируется тем обстоятельством, что его совет ясен, обоснован, индивидуализирован и очень ценен. Майкл очень серьезно относится к этому аспекту воспитания своих учеников и не жалеет времени, необходимого для детального обсуждения особенностей каждой ситуации. Один из бывших сотрудников лаборатории говорит: “Я бы сказал, что во всех случаях его совет оказывался очень полезным как для дела, так и лично для меня”. И это общее мнение.

Те же черты отчасти объясняют и успех, с которым Майкл поддерживает молодых ученых, начинающих свой самостоятельный путь в науке. Макс Телфорд пишет: “Работать с ним было подлинным удовольствием, так как Майкл умел отступать на второй план, позволяя вам чувствовать себя совершенно независимым и в то же самое время осознавать, что рядом, за соседней дверью, можно получить мудрый совет и поговорить обо всем – от науки и работы до заявок на грант”.

Майкл очень привязан к своей семье. Он ей предан и гордится любыми успехами своих домочадцев. Когда его дети были помладше, Майкл старался выстраивать свою работу так, чтобы выкроить, насколько возможно, максимальное время для семьи. Он приносил рукописи, черновики тезисов и журнальные статьи домой, чтобы поработать попозже вечером, а иногда мог предложить студенту продол-

жить беседу у себя дома. Студенты, стажеры, коллеги – все любили проводить время в семье Майкла (занимаясь любимым делом – от работы в саду до участия в подготовке приема по случаю дня рождения!). Особенно яркое впечатление оставляют званные (Pot-luck) ужины, которые устраивались в этом доме. Вспоминает Дэвид Феррье: “Хорошо запомнились Pot-luck ужины. Большое разнообразие яств, помноженное на многонациональный состав исследовательской группы, – все было живо и увлекательно. При этом все знали, что свой хлеб придется отрабатывать, когда начнется научная дискуссия, что и было истинной целью вечера. Эта замечательная среда учила молодых ученых – вчерашних студентов – настоящему отношению к науке”.

Преданность Майкла своей семье влечет за собой искреннее понимание этого и у других. Сам Майкл очень любит знакомиться с семьями своих коллег. Недавно он совершенно очаровал четырехлетнюю дочь одного из авторов (Р. Доос-Хаанг) рассказами о поисках ископаемых животных и обещанием организовать экскурсию в музей, когда мы в следующий раз вернемся в Кембридж. Доброжелательный интерес Майкла к человеку, к “личности во всех ее проявлениях”, в свою очередь, делает советы Майкла такими ценными.

#### ВМЕСТО ЗАКЛЮЧЕНИЯ

Майкл любит рассказывать, как его обучение биологии в бытность студентом в Кембридже началось с разборки и сборки микроскопа. Он считает это знаковым событием для начала работы в биологии. Он всегда страстно желает понять внутренние механизмы явлений природы и это механистическое знание использует для понимания явления в целом. Этот подход к науке проявился в сочетании тщательного анализа функции *Hox*-генов с его сравнительными исследованиями эволюции формы.

*Мы хотели бы поблагодарить Дэвида Феррье, Роберта Келлиа, Макса Телфорда и Майкла Аиберна за их впечатления и воспоминания о работе с Майклом Эйкемом и их замечания по поводу этой статьи.*

*Д.Л. Стерн, Медицинский институт Говарда Хьюза и Отдел экологии и эволюционной биологии Принстонского университета (Howard Hughes Medical Institute and Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton, NJ 08544, USA)*

*E-mail: dstern@princeton.edu*

*Р.Е. Доос-Хоанг, Отдел биологии Хэйверфордского колледжа (Department of Biology, Haverford College, 370 Lancaster Avenue, Haverford, PA 19041, USA)*

*E-mail: rhoang@haverford.edu*

#### СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ М. ЭЙКЕМА

*Akam M.E.* The location of Ultrabithorax transcripts in *Drosophila* tissue sections // EMBO J. 1983. V. 2. P. 2075–2084.

*Akam M.* Insect evolution. Molecules and morphology // Nature. 1987a. V. 327. P. 184–185.

*Akam M.* The molecular basis for metamerism in the *Drosophila* embryo // Development. 1987b. V. 101. P. 1–22.

*Akam M.* *Hox* and *HOM*: homologous gene clusters in insects and vertebrates // Cell. 1989. V. 57. P. 347–349.

*Akam M.* *Hox* genes and the evolution of diverse body plans // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 1995. V. 49. P. 313–319.

*Akam M.* *Hox* genes, homeosis and the evolution of segment identity: no need for hopeless monsters // Int. J. Devel. Biol. 1998. V. 42. P. 445–451.

*Akam M.E., Martinez-Arias A.* The distribution of Ultrabithorax transcripts in *Drosophila* embryos // EMBO J. 1985. V. 4. P. 1689–1700.

*Akam M.E., Roberts D.B., Richards G.P., Ashburner M.* *Drosophila*: the genetics of two major larval proteins // Cell. 1978. V. 13. P. 215–225.

*Akam M.E., Martinez-Arias A., Weinzierl R., Wilde C.D.* Function and expression of ultrabithorax in the *Drosophila* embryo // Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 1985. V. 50. P. 195–200.

*Akam M., Averof M., Castelli-Gair J. et al.* The evolving role of *Hox* genes in arthropods // Development. 1994. Suppl. P. 209–215.

*Averof M., Akam M.* *HOM/Hox* genes of *Artemia*: implications for the origin of insect and crustacean body plans // Curr. Biol. 1993. V. 3. P. 73–78.

*Averof M., Akam M.* *Hox* genes and the diversification of insect and crustacean body plans // Nature. 1995a. V. 376. P. 420–423.

*Averof M., Akam M.* Insect-crustacean relationships: insights from comparative developmental and molecular studies // Philos. Trans. R. Soc. 1995b. V. 347. P. 293–303.

*Bender W., Akam M., Karch F. et al.* Molecular genetics of the *bithorax* complex in *Drosophila melanogaster* // Science. 1983. V. 221. P. 23–29.

*Castelli-Gair J., Akam M.* How the *Hox* gene *Ultrabithorax* specifies two different segments: the significance of spatial and temporal regulation within metameres // Development. 1995. V. 121. P. 2973–2982.

*Chipman A.D., Akam M.* The segmentation cascade in the centipede *Strigamia maritima*: involvement of the Notch pathway and pair-rule gene homologues // Devel. Biol. 2008. V. 319. P. 160–169.

*Chipman A.D., Arthur W., Akam M.* A double segment periodicity underlies segment generation in centipede development // Curr. Biol. 2004a. V. 14. P. 1250–1255.

*Chipman A.D., Arthur W., Akam M.* Early development and segment formation in the centipede, *Strigamia maritima* (Geophilomorpha) // Evol. Devel. 2004b. V. 6. P. 78–89.

- Cook C.E., Smith M.L., Telford M.J. et al. Hox genes and the phylogeny of the arthropods // *Curr. Biol.* 2001. V. 11. P. 759–763.
- Cook C.E., Jimenez E., Akam M., Salo E. The Hox gene complement of acoel flatworms, a basal bilaterian clade // *Evol. Devel.* 2004. V. 6. P. 154–163.
- Cook C.E., Yue Q., Akam M. Mitochondrial genomes suggest that hexapods and crustaceans are mutually paraphyletic // *Proc. Biol. Sci.* 2005. V. 272 P. 1295–1304.
- Dawes R., Dawson I., Falciani F. et al. Dax, a locust Hox gene related to fushi tarazu but showing no pair-rule expression // *Development.* 1994. V. 120. P. 1561–1572.
- Dearden P., Akam M. A role for Fringe in segment morphogenesis but not segment formation in the grasshopper, *Schistocerca gregaria* // *Devel. Genes Evol.* 2000. V. 210. P. 329–336.
- de Rosa R., Grenier J.K., Andreeva T. et al. Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution // *Nature.* 1999. V. 399. P. 772–776.
- Falciani F., Hausdorf B., Schroder R. et al. Class 3 Hox genes in insects and the origin of zen // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1996. V. 93. P. 8479–8484.
- Ferrier D.E., Akam M. Organization of the Hox gene cluster in the grasshopper, *Schistocerca gregaria* // *Ibid.* 1996. V. 93. P. 13024–13029.
- Kassis J.A., Poole S.J., Wright D.K., O'Farrell P.H. Sequence conservation in the protein coding and intron regions of the engrailed transcription unit // *EMBO J.* 1986. V. 5. P. 3583–3589.
- Kelsh R., Dawson I., Akam M. An analysis of abdominal-B expression in the locust *Schistocerca gregaria* // *Development.* 1993. V. 117. P. 293–305.
- Kelsh R., Weinzierl R.O., White R.A., Akam M. Homeotic gene expression in the locust *Schistocerca*: an antibody that detects conserved epitopes in Ultrabithorax and abdominal-A proteins // *Devel. Genet.* 1994. V. 15. P. 19–31.
- Kulakova M., Bakalenko N., Novikova E. et al. Hox gene expression in larval development of the polychaetes *Nereis virens* and *Platynereis dumerilii* (Annelida, Lophotrochozoa) // *Devel. Genes Evol.* 2007. V. 217. P. 39–54.
- Martinez-Arias A., Ingham P.W., Scott M.P., Akam M.E. The spatial and temporal deployment of Dfd and Scr transcripts throughout development of *Drosophila* // *Development.* 1987. V. 100. P. 673–683.
- McGinnis W., Garber R.L., Wirz J. et al. A homologous protein-coding sequence in *Drosophila* homeotic genes and its conservation in other metazoans // *Cell.* 1984. V. 37. P. 403–408.
- Mikhailov A.T., Gilbert S.F. From development to evolution: the re-establishment of the “Alexander Kowalevsky Medal” // *Int. J. Devel. Biol.* 2002. V. 46. P. 693–638.
- Peel A., Akam M. Evolution of segmentation: rolling back the clock // *Curr. Biol.* 2003. V. 13. P. R708–710.
- Peel A.D., Chipman A.D., Akam M. Arthropod segmentation: beyond the *Drosophila* paradigm // *Nat. Rev. Genet.* 2005. V. 6. P. 905–916.
- Peel A.D., Telford M.J., Akam M. The evolution of hexapod engrailed-family genes: evidence for conservation and concerted evolution // *Proc. Biol. Sci.* 2006. V. 273. P. 1733–1742.
- Stern D.L. A role of Ultrabithorax in morphological differences between *Drosophila* species // *Nature.* 1998. V. 396. P. 463–466.
- Tear G., Akam M., Martinez-Arias A. Isolation of an abdominal-A gene from the locust *Schistocerca gregaria* and its expression during early embryogenesis // *Development.* 1990. V. 110. P. 915–925.
- The evolution of developmental mechanisms / Eds. Akam M. et al. Cambridge: Company of Biologists, 1994.