

Н.Д. ОЗЕРНЮК, В.В. ИСАЕВА

ЭВОЛЮЦИЯ  
ОНТОГЕНЕЗА

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского  
Национального научного центра морской биологии ДВО РАН

**Н.Д. ОЗЕРНИЮК, В.В. ИСАЕВА**

# **ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА**

Товарищество научных изданий КМК  
Москва 2016

УДК 591.3

**Н.Д. Озернюк, В.В. Исаева.** Эволюция онтогенеза. М.: Тов-во научных изданий КМК. М.: 2016. 407 с.

Эволюция онтогенеза рассматривается как основная проблема эволюционной биологии развития, поскольку эволюционные преобразования организмов обусловлены изменениями их онтогенеза. Интеграция современных данных и гипотез эволюционной биологии развития, генетики развития и сравнительной геномики с классическими концепциями эволюции онтогенеза дает новые возможности для понимания механизмов преобразований индивидуального развития и различий эволюционной стратегии разных таксонов Metazoa. В монографии рассматриваются такие фундаментальные факторы эволюционных трансформаций индивидуального развития, как контроль пространственно-временной организации развивающегося зародыша генными регуляторными сетями, включающими *Hox*-гены, эпигенетическая регуляция процессов развития, возникновение новых клеточных ресурсов роста и развития, а также, роль гетерохроний и других классических механизмов эволюционных изменений. Обсуждаются геномно-морфогенетические корреляции, способствующие эволюционным преобразованиям онтогенеза Metazoa по типу ароморфоза либо идиоадаптаций.

87 илл.

Ответственный редактор: академик С.В. Рожнов

Рецензент: д.б.н., профессор Л.В. Белоусов

ISBN 978-5-9909296-6-1

© Н.Д. Озернюк, В.В. Исаева, текст,  
илюстрации, 2016.

© Институт биологии развития  
им. Н.К. Кольцова РАН, 2016.

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2016.

© Институт биологии моря

им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, 2016.

© ООО “КМК”, издание, 2016.

Koltzov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences  
A N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution  
of the Russian Academy of Science

A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, National Scientific Center  
of Marine Biology, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences

**N.D. OZERNYUK, V.V. ISAEVA**

# **EVOLUTION OF ONTOGENESIS**

KMK Scientific Press  
Moscow 2016

**Ozernyuk N.D., Isaeva V.V.** EVOLUTION OF ONTOGENESIS. Moscow: KMK Scientific Press. 2016. 407 p., 87 figs.

The evolution of ontogenesis is considered as the main problem of evolutionary developmental biology, because evolutionary transformations of organisms are due to changes in their ontogeny. Integration of contemporary data and hypotheses of evolutionary developmental biology, developmental genetics and comparative genomics with classical concepts of ontogenetic evolution gives new possibilities for understanding the mechanisms of evolutionary transformations of individual development and evolutionary strategies of different metazoan taxa. The book addresses such fundamental factors of evolutionary transformation of individual development, as a control of space-time organization of a developing embryo by gene regulatory networks, including the Hox-genes, epigenetic regulation of developmental processes, the emergence of new cell resources of growth and development, as well as the role of heterochronies and other classic mechanisms of evolutionary changes. Genome-morphogenetic correlations promoting evolutionary transformations of metazoan ontogenesis (aromorphoses and idioadaptations) are discussed.

Responsible Editor S.V. Rozhnov

Reviewer: L.V. Belousov

ISBN 978-5-9909296-6-1

© Ozernyuk N.D., Isaeva V.V., text,  
illustrations, 2016

© Kol'tsov Institute of Developmental Biology  
RAS, 2016.

© A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution  
RAS, 2016.

© A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology,  
National Scientific Center of Marine Biology,  
FEB RAS, 2016.

© KMK Scientific Press, 2016.

## Содержание

ВВЕДЕНИЕ .....	5
Глава 1. ФЕНОМЕНОЛОГИЯ И МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ .....	9
Становление эволюционной биологии развития .....	9
Механизмы эволюционных преобразований: гетерохрония, гетеротопии, сопряженность гетерохроний, гетеротопий и аллометрии .....	14
Эволюционные преобразования плана строения в онтогенезе животных .....	26
Модульный принцип организации Metazoa .....	33
Морфоцентрический и геноцентрический подходы .....	37
Глава 2. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ОНТОГЕНЕЗА .....	41
Некоторые механизмы и ограничения эволюционных преобразований онтогенеза .....	46
Палеонтологические данные об эволюционных изменениях развития отдельных групп животных .....	48
Глава 3. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ И ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ .....	62
Сравнительная геномика .....	62
Эволюция регуляторных систем: транскрипционные факторы .....	68
Сходство и различия генетического контроля развития у животных и растений .....	71
Генетический контроль морфогенеза: роль <i>Hox</i> -генов в развитии биполярных животных .....	74
Эволюционные преобразования системы <i>Hox</i> -генов .....	80
Модификации и нарушения целостности <i>Hox</i> -кластера: транслокации, инверсии и потери <i>Hox</i> -генов .....	96
Гены, определяющие временный контроль процессов развития .....	101
Роль микроРНК .....	102
Сети генных взаимодействий .....	105
Глава 4. РОЛЬ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ РЕГУЛЯЦИИ ПРОЦЕССОВ РАЗВИТИЯ .....	111
Метилирование ДНК .....	113
Модификации гистонов .....	131
Короткие РНК и РНК-интерференция .....	138
Инактивация X-хромосомы .....	146
Геномный импринтинг .....	150
Эффект положения гена .....	153
Параметутизации .....	156
Супрессия транспозонов .....	157
Прионизация белков .....	160

<b>Глава 5. ДУПЛИКАЦИИ ГЕНОВ И АЛЬТЕРНАТИВНЫЙ СПЛАЙСИНГ – ПОСТАВЩИКИ МАТЕРИАЛА ДЛЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ .....</b>	163
Дупликации генов .....	163
Полиплоидия .....	180
Альтернативный сплайсинг .....	189
<b>Глава 6. ГОМОЛОГИЯ ГЕНОВ И КОДИРУЕМЫХ ИМИ БЕЛКОВ .....</b>	<b>193</b>
Гомеобоксы-содержащие гены и гомеодомены .....	194
Гемоглобины .....	195
Гены, контролирующие развитие отдельных органов и тканей .....	199
Регуляторные гены миогенеза .....	199
<i>Rax6</i> и развитие глаза .....	207
<b>Глава 7. ПОЗИЦИОННАЯ ИНФОРМАЦИЯ, МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОЛИЯ, ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЛАНДШАФТ УОДДИНГТОНА .....</b>	<b>210</b>
Позиционная информация и морфогены .....	210
Морфогенетические поля зиготы и зародыша .....	213
Эпигенетический ландшафт Уоддингтона .....	231
Динамика метаболических процессов в онтогенезе и эпигенетические ландшафты .....	234
<b>Глава 8. СМЕНА И ПЕРЕКЛЮЧЕНИЕ СТАДИЙ И ПРОГРАММ РАЗВИТИЯ ..</b>	<b>239</b>
Проморфология яйцеклетки .....	239
Контакт гамет, оплазматическая сегрегация, осевая симметрия .....	241
Переключение материнской программы развития на зиготическую .....	243
Прямое и непрямое развитие .....	264
Эмбриогенез растений .....	272
<b>Глава 9. СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ КАК РЕСУРС РАЗВИТИЯ И РАЗМНОЖЕНИЯ ОРГАНИЗМА .....</b>	<b>277</b>
Системы стволовых клеток многоклеточных организмов .....	277
Детерминация линии гаметогенных клеток в развитии .....	280
Гаметогенные и соматические стволовые клетки: сходство и различия .....	289
Эволюционные преобразования клеточных ресурсов развития .....	292
Сходство и различия стволовых клеток животных и растений .....	296
<b>Глава 10. РАЗНООБРАЗИЕ, ПЛАСТИЧНОСТЬ И ЦЕЛОСТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА .....</b>	<b>300</b>
Разнообразие жизненных циклов Metazoa .....	300
Эмбриогенез и бластогенез .....	307
Регулятивные возможности систем эмбриональных клеток .....	313
Пластичность онтогенеза и жизненных циклов животных и растений .....	316
Целостность онтогенеза и эволюционная стратегия .....	320
Преобразования симметрии и топологии в развитии и эволюции Metazoa ....	323
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ: АРОМОРФОЗЫ И ИДИОАДАПТАЦИИ В ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЯХ ОНТОГЕНЕЗА .....</b>	<b>334</b>
<b>ЛИТЕРАТУРА .....</b>	<b>338</b>

## CONTENTS

INTRODUCTION .....	5
Chapter 1. PHENOMENOLOGY AND EVOLUTIONARY MECHANISMS OF INDIVIDUAL DEVELOPMENT .....	
Evolutionary developmental biology .....	9
Mechanisms of the evolutionary transformations: heterochrony, heterotopy, allometry .....	14
The evolutionary transformations of a body pattern in animal ontogenesis .....	26
The modular organization of Metazoa .....	33
Morphocentric and genocentric approaches .....	37
Chapter 2. PALEONTOLOGICAL EVIDENCE OF EVOLUTIONARY CHANGES IN ONTOGENESIS .....	
Some mechanisms and constraints of evolutionary transformations of ontogeny .....	46
Paleontological evidence of evolutionary changes in development of certain animal groups .....	48
Chapter 3: GENETIC CONTROL OF A SPACE-TIME ORGANIZATION OF ONTOGENETIC AND EVOLUTIONARY PROCESSES .....	
Comparative genomics .....	62
The evolution of regulatory systems: transcription factors .....	68
Similarities and differences in the genetic control of development in animals and plants .....	71
Genetic control of morphogenesis: the role of <i>Hox</i> -genes in bilaterian development .....	74
Evolution of <i>Hox</i> -gene system .....	80
Modifications and disturbances of the <i>Hox</i> -cluster integrity: translocations, inversions and loss of <i>Hox</i> -genes .....	96
Genes determining time control of developmental processes .....	98
Role of microRNAs .....	102
Gene regulatory networks .....	105
Chapter 4. THE ROLE OF EPIGENETIC MECHANISMS IN THE REGULATION OF DEVELOPMENTAL PROCESSES .....	
DNA methylation .....	111
Modifications of histones .....	131
Short RNAs and RNA-interference .....	138
X-chromosome inactivation .....	146
Genomic imprinting .....	150
The effect of gene position .....	153
Paramutations .....	156
Transposon suppression .....	157
Protein prionization .....	160

<b>Chapter 5. GENE DUPLICATIONS AND ALTERNATIVE SPLICING AS MATERIAL SUPPLIER FOR EVOLUTIONARY AND ONTOGENETIC TRANSFORMATIONS .....</b>	163
Gene duplications .....	163
Polyploidy .....	180
Alternative splicing .....	189
<b>Chapter 6. HOMOLOGY OF GENES AND THEIR PROTEIN PRODUCTS .....</b>	193
Homeobox-containing genes and homeodomains .....	194
Hemoglobins .....	195
The genes that control the development of individual organs and tissues .....	199
Regulatory genes in myogenesis .....	199
<i>Pax6</i> and the eye development .....	207
<b>Chapter 7. POSITIONAL INFORMATION, MORPHOGENETIC FIELDS, WADDINGTON' EPIGENETIC LANDSCAPE .....</b>	210
Positional information and morphogens .....	210
Morphogenetic fields of a zygote and embryo .....	213
Waddington' epigenetic landscape .....	231
The ontogenetic dynamics of metabolic processes and epigenetic landscape .....	234
<b>Chapter 8. CHANGE OF STAGES AND PROGRAMS IN DEVELOPMENT .....</b>	239
Egg promorphology .....	239
Gamete contact, ooplasmic segregation, axial symmetry .....	241
Maternal-zygotic switch of developmental programs .....	243
Direct and indirect development .....	264
Plant embryogenesis .....	272
<b>Chapter 9. STEM CELLS AS A RESOURCE FOR DEVELOPMENT AND REPRODUCTION OF AN ORGANISM .....</b>	277
Stem cell systems in multicellular organisms .....	277
Determination of gametogenic stem cell line in development .....	280
Gametogenic and somatogenic stem cells: similarities and differences .....	289
Evolutionary transformations of developmental cell resources .....	292
The similarities and differences between stem cells in animals and plants .....	296
<b>Chapter 10. DIVERSITY, PLASTICITY AND INTEGRITY OF ONTOGENESIS ..</b>	300
The diversity of life cycles among Metazoa .....	300
Embryogenesis and blastogenesis .....	307
Regulatory capabilities of embryonic cell systems .....	313
Plasticity of ontogenesis and life cycles in animals and plants .....	316
The ontogenetic integrity and evolutionary strategy .....	320
Symmetry and topology transformations in metazoan development and evolution .....	323
<b>CONCLUSION. Aromorphoses and idioadaptations in evolutionary transformations of ontogenesis .....</b>	334
<b>REFERENCES .....</b>	338