

Статья посвящена столетию создания профессором П.П. Ивановым кабинета эмбриологии — предшественника кафедры эмбриологии Санкт-Петербургского государственного университета

ДОГАСТРУЛЯЦИОННОЕ РАЗВИТИЕ АМФИБИЙ: ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

© 2023 г. А. Г. Десницкий*, **

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра эмбриологии,
Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: adesnitskiy@mail.ru

**e-mail: a.desnitsky@spbu.ru

Поступила в редакцию 27.09.2022 г.

После доработки 30.01.2023 г.

Принята к публикации 15.02.2023 г.

В обзоре анализируются сравнительные и экологические аспекты преобразований раннего развития в классе Amphibia. Используются данные по разнообразию онтогенезов в ряде семейств отрядов Anura и Caudata, у которых многие виды утратили связь с водной средой. Модельные представители класса Amphibia (*Ambystoma mexicanum*, *Rana temporaria* и *Xenopus laevis*) имеют яйца небольшого размера (диаметр не более 2.5 мм), а замедление темпов клеточных делений и потеря их синхронности происходят на стадии средней бластулы. Однако филогенетически базальные виды амфибий (*Ascaplus truei*, *Cryptobranchus alleganiensis*) характеризуются крупными (диаметр 4–6 мм) и богатыми желтком яйцами и короткой серией синхронных делений бластомеров (синхронность теряется уже на 8-клеточной стадии дробления). У них нет “среднебластульного перехода” (midblastula transition), который характерен, например, для перечисленных выше модельных видов. С другой стороны, многие эволюционно продвинутые немодельные виды хвостатых и бесхвостых амфибий (например, *Desmognathus fuscus*, *Gastrotheca riobambae*, *Philoria sphagnicolus*) так же, как и базальные виды, характеризуются крупными, богатыми желтком яйцами и ранней потерей синхронности клеточных делений. Филогенетический анализ предполагает, что паттерн дробления зародышей у двух наиболее подробно изученных представителей амфибий, мексиканского аксолотля (Caudata) и африканской шпорцевой лягушки (Anura), представляет гомоплазию. Среднебластульный переход, который характерен для этих двух видов, мог эволюционировать конвергентно в двух отрядах амфибий как эмбриональная адаптация к протеканию развития в стоячей воде.

Ключевые слова: амфибии, паттерн делений дробления, размер яйца, репродуктивные стратегии, среднебластульный переход, эволюция развития

DOI: 10.31857/S0475145023020027, EDN: XEUFTM

ВВЕДЕНИЕ

Хвостатые амфибии *Ambystoma mexicanum*, *Lisotriton vulgaris*, *Pleurodeles waltl*, бесхвостые амфибии *Rana pipiens*, *Rana temporaria*, *Xenopus laevis* и еще несколько видов европейских, японских и североамериканских тритонов и лягушек являются модельными и обстоятельно изученными объектами биологии развития (Rugh, 1951; Dettlaff, Vassetzky, 1991; Nieuwkoop, Faber, 1994; Nieuwkoop, 1996; Детлаф, 2001 и др.). В частности, первичная дифференциация на анимальные и вегетативные бластомеры происходит на стадии

восьми клеток (в результате третьего деления дробления, борозды которого являются широтными); в анимальном полушарии раннего зародыша после оплодотворения протекают 10–12 быстрых синхронных делений дробления. Затем на стадии средней бластулы наступает так называемый “среднебластульный переход”, когда замедляется скорость клеточных делений и материнский контроль раннего онтогенеза сменяется на зиготический (Signoret, Lefresne, 1971; Newport, Kirschner, 1982; Collart et al., 2017; Jiang et al., 2017; Zhang et al., 2017; Vastenhouw et al., 2019).

Однако мексиканский аксолотль, африканская шпорцевая лягушка и несколько видов лягушек и тритонов из умеренных широт Северного полушария не представляют всех земноводных. Класс Amphibia (согласно данным на 12 сентября 2022 г.) включает 7500 видов Anura (бесхвостые амфибии), 774 вида Caudata (хвостатые амфибии) и 215 видов Gymnophiona (безногие амфибии) (AmphibiaWeb, 2022). Амфибии характеризуются большим экологическим и онтогенетическим разнообразием (Duellman, Trueb, 1994; Elinson, del Pino, 2012; Gomez-Mestre et al., 2012; Pereira et al., 2017; Liedtke et al., 2022 и др.). Их репродуктивную стратегию (reproductive mode) определяют как сочетание особенностей размножения и развития, которые включают: место откладки яйца, характеристику яйца и кладки, скорость и длительность развития, стадию и размер организма при вылуплении и тип родительской заботы, если она есть (Duellman, 1985). Особенно разнообразны репродуктивные стратегии в отряде Anura, где по новейшим данным их насчитывают около 70 (Nunes-de-Almeida et al., 2021).

Уже около ста лет тому назад было известно значительное число видов бесхвостых и хвостатых амфибий с крупными, богатыми желтком яйцами (Sampson, 1900, 1904; Eycleshymer, 1904; Hilton, 1904; Smith, 1906; Noble, 1927 и др.). Процесс дробления у них существенно отличается от “стандартного” раннего развития у таких животных, как, например, обыкновенный тритон, мексиканский аксолотль, шпорцевая и травяная лягушки. Тем не менее, в течение многих десятилетий амфибии с крупными яйцеклетками (диаметр более 2.5–3 мм) практически не привлекали внимания эмбриологов. Определенное оживление интереса к исследованиям раннего развития этих животных появилось лишь примерно 30–40 лет тому назад (del Pino, Escobar, 1981; Elinson, del Pino, 1985, del Pino, 1989; Elinson et al., 1990; Collazo, Marks, 1994; Wake, Hanken, 1996). Однако до настоящего времени больше внимания уделяли сравнительному анализу гастрюляции в классе амфибий (Keller, Shook, 2004; del Pino et al., 2007; Moysa et al., 2007; Elinson, del Pino, 2012; Desnitskiy, 2020), чем догастрюляционным этапам их эмбриогенеза.

Настоящая статья посвящена главным образом сравнительным и эволюционно-экологическим аспектам протекания догастрюляционного развития в пределах класса Amphibia. При этом неизбежно приходится использовать также и некоторые данные литературы по последующим этапам онтогенеза. Наибольшее внимание мы уделяем представителям отряда Anura, самой обширной группы земноводных. В качестве отправной точки берется рассмотрение догастрюляционного эмбриогенеза двух видов неотропических лягушек *Eleutherodactylus coqui* и *Gastrotheca riobambae*, развитие ко-

торых изучали в последние годы. Далее привлечены данные по раннему онтогенезу лягушек из других семейств и/или из других частей света. Затем после рассмотрения данных соответствующей литературы по отряду Caudata кратко обсуждаются данные по эмбриональному развитию представителей отряда Gymnophiona. Наконец, представлены результаты филогенетического анализа процесса дробления зародышей амфибий. Анцестральными онтогенетическими признаками для класса Amphibia являются крупный размер яйца (диаметр более 2.5 мм), вертикальные борозды третьего деления дробления и утрата синхронности blastomeres уже на ранних стадиях дробления (чаще всего на 8-клеточной стадии), что предполагает отсутствие среднебластульного перехода в развитии самых примитивных представителей Anura и Caudata.

РАННЕЕ РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ “НЕМОДЕЛЬНЫХ” БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Подавляющее большинство видов бесхвостых амфибий, изучаемых эмбриологами, обитают в умеренных широтах Европы, Азии и Северной Америки. Как правило, эти животные (например, *Bufo bufo*, *Rana pipiens*, *R. temporaria*) характеризуются бифазным жизненным циклом: откладывают яйца в стоячую воду и имеют личиночную стадию плавающего экзотрофного головастика, который затем претерпевает метаморфоз перед выходом на сушу. Такой же бифазный цикл развития характерен для африканских лягушек *X. laevis* и *X. tropicalis* (семейство Pipidae), ставших к настоящему времени модельными объектами эмбриологии амфибий (Dettlaff, Vassetzky, 1991; Nieuwkoop, Faber, 1994; Hirsch et al., 2002), а также для некоторых других тропических лягушек и жаб (Haddad, Prado, 2005).

Однако у значительного числа тропических видов Anura имеет место прямое развитие без стадии головастика. Из яиц, откладываемых на землю, в подземные норы или в гнезда на деревьях, вылупляются миниатюрные лягушата (Lutz, 1947; Callery, 2006; Hedges et al., 2008; Padial et al., 2014; Liedtke et al., 2022). Стадия головастика отсутствует более чем у 1800 видов бесхвостых амфибий (более 25% от числа всех описанных видов). Прямое развитие возникало в пределах отряда Anura независимо более 10 раз. В эволюционном отношении оно является более продвинутым по сравнению с анцестральным бифазным жизненным циклом, включающим личиночную стадию (Duellman, 1989; Elinson, 1990, 2013). Прямое развитие у лягушек всегда сопряжено с увеличением диаметра яйца, значительным уменьшением числа яиц в кладке, а также наличием родительской заботы о потомстве (Gomez-Mestre et al., 2012).

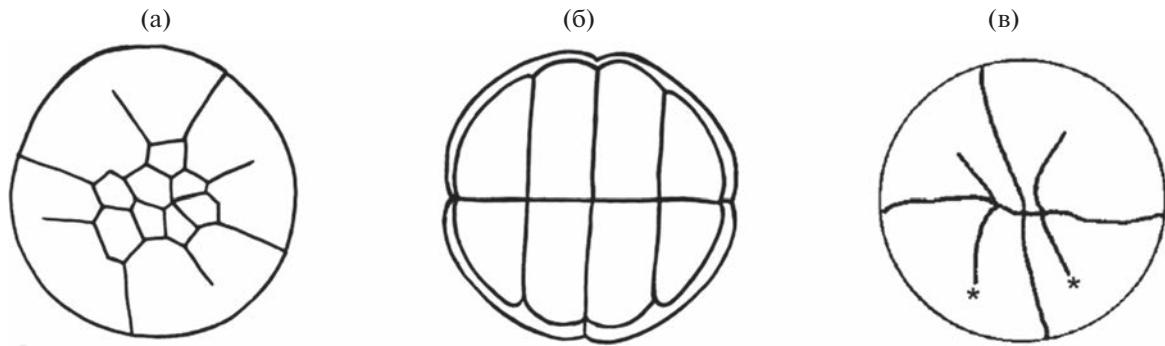


Рис. 1. Схематичное изображение ранних зародышей трех видов лягушек. Вид с анимального полюса. (а) зародыш *Eleutherodactylus portoricensis* на стадии 16 бластомеров (по: Gitlin, 1944, с упрощениями); (б) зародыш *Rana temporaria* на стадии 16 бластомеров (по: Morgan, 1897, с упрощениями); (в) зародыш *Gastrotheca riobambae* при формировании стадии восьми бластомеров (по: del Pino, Looor-Vela, 1990, с упрощениями). Звездочками обозначены две вертикальные борозды третьего деления дробления зародыша *G. riobambae*. Диаметр яйца у *E. portoricensis*, *R. temporaria* и *G. riobambae* составляет соответственно 3–4 мм, около 2 мм и около 3 мм.

Среди бесхвостых амфибий, у которых нет стадии головастика, наиболее изученным видом является листовая лягушка *E. coqui* (семейство Eleutherodactylidae), типичный представитель фауны острова Пуэрто-Рико (Elinson, 2021). Семейство Eleutherodactylidae включает 233 вида лягушек (AmphibiaWeb, 2022), обитающих во влажных тропических лесах Центральной и Южной Америки, а также на островах Карибского бассейна. Почти все эти виды, по-видимому, характеризуются прямым развитием (Callery et al., 2001). Названное семейство лягушек вместе с другими близко родственными неотропическими семействами Brachycephalidae (77 видов), Ceuthomantidae (6 видов), Craugastoridae (129 видов) и Strabomantidae (775 видов) объединяют в обширную группу Tettaraia (более 1200 видов на огромной территории от юга США до севера Аргентины). Характерными признаками для этой группы являются размножение на земле и прямое развитие, без стадии головастика (Heinike et al., 2007, 2018; Hedges et al., 2008). Самка *Eleutherodactylus* откладывает примерно 40 богатых желтком и почти непигментированных яиц диаметром 3.5–4.0 мм (Elinson et al., 1990). Напомним, что зрелое яйцо *X. laevis* имеет диаметр 1.2–1.4 мм и, таким образом, его объем примерно в 20 раз меньше объема яйца *E. coqui*. В лабораторных условиях при температуре 25°C приблизительно через 17 сут инкубации из яиц *Eleutherodactylus* вылупляются лягушата.

Более 500 видов Anura из нескольких других семейств, обитающих в Африке, Южной и Юго-Восточной Азии, Австралии и Океании также характеризуются прямым развитием (Duellman, Trueb, 1994; Callery et al., 2001; Desnitskiy, 2012; AmphibiaWeb, 2022). Однако ранний эмбриогенез у них практически не изучен и поэтому мы их сейчас не рассматриваем.

Некоторые сведения о начальных этапах эмбриогенеза *E. coqui* даны в ряде статей (del Pino, Elinson, 2003; Elinson, 2009; Elinson et al., 2011; Schmid et al., 2012; Karadge, Elinson, 2013). Порядок прохождения борозд раннего дробления отличается от такового у *Xenopus*, *Rana* и многих других бесхвостых амфибий. Так, у большинства зародышей *E. coqui* морфологическая дифференциация на анимальные и вегетативные бластомеры происходит только на 16-клеточной стадии, т.е. после четвертого деления дробления. Возникающие на этой стадии дробления восемь маленьких анимальных бластомеров составляют всего лишь около 1% от общего объема яйца *E. coqui* и впоследствии образуют очень тонкую, полупрозрачную крышу бластоцеля, состоящую из одного слоя клеток.

Сходный паттерн раннего дробления характерен и для других представителей семейства Eleutherodactylidae: *Eleutherodactylus nubicola* (Lynn, 1942), *Eleutherodactylus portoricensis* (Gitlin, 1944) и *Adelophryne maranguapensis* (de Lima et al., 2016). Однако они изучены в меньшей степени, чем *E. coqui*. На рис. 1а–1б представлено сопоставление ранних зародышей *E. portoricensis* и одного из модельных видов лягушек *R. temporaria*.

У зародышей *E. coqui* синхронность делений раннего дробления поддерживается, по-видимому, минимум до 32-клеточной стадии (del Pino, Elinson, 2003; Schmid et al., 2012). Эмбриональное развитие характеризуется быстрыми темпами, однако продолжительность интервалов между первыми пятью синхронными делениями дробления точно не определена. Очень важно отметить, что инициация зиготической транскрипции (сходной с таковой при среднебластальном переходе у *X. laevis*) сопряжена у *Eleutherodactylus* не со стадией средней бластулы, а с началом гаструляции (Chatterjee, Elinson, 2014). Полной аналогии

со среднебластульным переходом, характерным для модельных видов амфибий, скорее всего нет: у *A. mexicanum* и *X. laevis* при формировании средней бластулы происходит не только обширная активация зиготической транскрипции, но одновременно также потеря синхронности делений клеток и перестройка клеточного цикла. Таким образом, у некоторых немодельных видов Анига активация зиготической транскрипции и потеря синхронности делений бластомеров не обязательно “сцеплены” между собой и могут происходить на разных стадиях раннего развития. Разумеется, необходимо более подробный морфологический и молекулярно-генетический анализ догастрюляционных этапов эмбриогенеза неотропической лягушки *E. coqui*.

Среди других неотропических бесхвостых амфибий с “нестандартными” паттернами раннего онтогенеза относительно подробно изучали только сумчатую лягушку *G. riobambae* (семейство Hemiphractidae, которое состоит из 122 видов) (del Pino, Escobar, 1981; Elinson, del Pino, 1985; del Pino, Elinson, 2003; del Pino, 1989, 2019, 2021). Она обитает в горных долинах Эквадора на высоте 2500–3200 м над уровнем моря. Спаривание лягушек происходит на земле, а в кладке в среднем 130 богатых желтком и очень слабо пигментированных яиц диаметром около 3 мм. Зародыши развиваются в сумке на спине матери примерно в течение 3–3.5 мес. (температура в террариуме 17–23°C), после чего сформировавшиеся головастики освобождаются из сумки в воду. Таким образом, для этой сумчатой лягушки характерен бифазный жизненный цикл. Ранний эмбриогенез *G. riobambae* характеризуется очень медленными темпами: длительность первого клеточного цикла в периоде дробления при 17°C составляет около 12 ч (однако зависимость скорости развития от температуры не изучали).

В анализе особенностей начальных этапов эмбриогенеза *G. riobambae* (del Pino, Looor-Vela, 1990) была использована классификация паттернов дробления у позвоночных, предложенная Нельсеном (Nelsen, 1953, p. 283). Борозды первых двух дроблений являются меридиональными и постепенно проходят по яйцу *Gastrotheca* от анимального полюса к вегетативному. Однако борозды третьего дробления не меридиональные, а вертикальные (рис. 1в). Предполагают, что это связано с большим размером яйца (del Pino, Looor-Vela, 1990). Вертикальные борозды (так же как и меридиональные борозды предыдущих делений дробления) имеют тенденцию проходить в направлении от анимального полюса к вегетативному, но они не пересекают оба полюса яйца и не проходят через его центр. Потеря синхронности делений, появление ядрышек и связанная с этим активация синтеза рРНК происходят уже на стадии восьми бластомеров (del Pino, Looor-Vela, 1990; del

Pino, 2018). Напомним, что у *X. laevis* период синхронных делений дробления включает около десяти клеточных циклов, каждый из которых при 17°C длится 45 мин (Dettlaff, Vassetzky, 1991).

По ряду физиологических признаков (очень медленный темп дробления, ранняя потеря синхронности клеточных делений, активация синтеза РНК на начальных стадиях дробления) эмбриогенез *G. riobambae*, происходящий под защитой материнского организма, в какой-то степени напоминает раннее развитие млекопитающих. Сходство с зародышами млекопитающих проявляется еще и в том, что зародыши этой сумчатой лягушки получают от материнского организма воду, а также с помощью матери осуществляется газообмен (del Pino, Escobar, 1981; del Pino, 2018). Однако раннее развитие сумчатых лягушек, разумеется, отличается от раннего развития млекопитающих крупным размером яйцеклеток и большим запасом желтка.

Стадии средней бластулы и ранней гастрюлы у *G. riobambae* достигаются соответственно примерно через 4 и 7 дней после оплодотворения (del Pino, Escobar, 1981; Elinson, del Pino, 1985; Elinson et al., 1990; del Pino, 2019). Бластула гастрютеки состоит из маленьких анимальных бластомеров, которые образуют однослойную, полупрозрачную крышу бластоцеля, и крупных, богатых желтком вегетативных бластомеров.

Перейдем к рассмотрению раннего развития некоторых других лягушек, имеющих бифазный жизненный цикл, у которых онтогенез имеет особенности, отличные от модельных бесхвостых амфибий со стадией активно плавающего экзотрофного головастика. Особый интерес представляют данные (de Bavay, 1993) по эмбриологии австралийской моховой лягушки *Philoria* (*Kyarranus*) *sphagnicolus* (семейство Myobatrachidae), живущей во влажных горных субтропических лесах штата Новый Южный Уэльс. В кладке 30–90 непигментированных и богатых желтком яиц диаметром около 3.3 мм. Развитие протекает в пенном гнезде, находящемся в небольшой норе или впадине во влажном мху. Синхронность делений дробления утрачивается уже на 8-клеточной стадии. В этой статье показано, что “плоскость третьего дробления вертикальная, как у многих амфибий с богатыми желтком яйцами” (de Bavay, 1993, p. 151). Скорость развития достаточно медленная: при 18°C гастрюляция начинается не ранее, чем через 60 ч после оплодотворения. После вылупления головастики *P. sphagnicolus* остаются в гнезде. Они малоподвижны и питаются эндотрофно, за счет большого запаса желтка. Метаморфоз происходит в гнезде и завершается примерно через 55 дней после оплодотворения.

Развитие в пенных и студенистых гнездах вообще характерно для нескольких больших се-

мейств у тропических и субтропических лягушек на разных континентах (Gomez-Mestre et al., 2012; Pereira et al., 2017 и др.). Такие гнезда являются проявлением заботы о потомстве и создаются на базе специальных выделений одной или обеих родительских особей (в зависимости от вида). Гнезда могут защищать отложенную кладку яиц от хищников, микробных заражений, высыхания, солнечного облучения и колебаний температуры. Наличие пенного гнезда не обязательно коррелирует с большим размером яйца, развитием вне воды и формированием эндотрофного головастика.

Возвращаясь к австралийскому семейству Myobatrachidae, включающему 136 видов, заметим, что развитие эндотрофных малоподвижных головастика в наземных пенных или студенистых гнездах (сходно с *P. sphagnicolus*) характерно для примерно 10 видов из родов *Philoria*, *Crinia* и *Geocrinia* (Desnitskiy, 2010). Уместно вспомнить также о 116 эндемичных видах тропического острова Мадагаскар видах подсемейства Cophylinae (семейство Microhylidae), хотя их эмбриогенез не изучен. Узкоротые лягушки этого подсемейства имеют большие, богатые желтком яйца, из которых в пенных гнездах (на земле, под землей или в дуплах деревьев) развиваются эндотрофные малоподвижные головастики (Scherz et al., 2016; AmphibiaWeb, 2022). В нашу задачу сейчас не входит перечислять все семейства бесхвостых амфибий с крупными яйцами, которые развиваются в пенных или студенистых гнездах вне воды. Трудно назвать точное число таких видов лягушек и жаб, однако очевидно, что их не менее нескольких сотен.

Особого внимания заслуживает состоящее из двух видов семейство Ascaphidae. Эти очень примитивные (филогенетически базальные) лягушки, живущие в штатах Айдахо, Вашингтон, Калифорния, Монтана, Орегон (США) и провинции Британская Колумбия (Канада), откладывают крупные, богатые желтком и непигментированные яйца (диаметр около 4 мм) под камнями или скалами на дне горных рек с холодной быстро текущей водой. Экзотрофные плавающие головастики приступают к метаморфозу не ранее, чем после одного года личиночного развития (AmphibiaWeb, 2022). Изучение раннего эмбриогенеза *Ascaphus truei* показало, что борозды третьего деления дробления являются вертикальными, а синхронность делений бластомеров утрачивается на 8-клеточной стадии (Brown, 1975, 1989). Данные по особенностям паттерна дробления у зародышей бесхвостых амфибий из ряда других семейств, а также предложенную нами классификацию типов дробления в классе Amphibia можно найти в предыдущих публикациях (Desnitskiy, 2014; Десницкий, 2019).

Любопытно сопоставить данные по догаструляционному развитию и репродуктивным стратегиям у трех видов лягушек с крупными яйцами, вертикальной ориентацией борозд третьего дробления и очень ранней утратой синхронности клеточных делений. Как указано выше, репродуктивные стратегии этих лягушек совершенно разные: эмбриональное развитие у *G. riobambae* протекает в сумке на спине материнской особи, у *P. sphagnicolus* — в наземном пенном гнезде, а у *A. truei* — в текущей воде. Однако эти репродуктивные стратегии оказывают весьма сходное влияние на паттерн раннего дробления у представителей разных семейств бесхвостых амфибий из разных частей света.

РАННЕЕ РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ “НЕМОДЕЛЬНЫХ” ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

Традиционно основными модельными объектами экспериментальной эмбриологии из числа Caudata были североамериканские амфибии *Ambystoma maculatum*, *A. mexicanum*, европейские *L. vulgaris*, *P. waltl* и еще несколько других видов из семейств Ambystomatidae и Salamandridae (Rugh, 1962; Dettlaff, Vassetzky, 1991; Signoret, Collenot, 1991; Детлаф, 2001). В отношении паттерна дробления и наличия среднебластульного перехода их догаструляционный онтогенез сходен с таковым у модельных видов Anura. Большинство немодельных хвостатых амфибий обитает в Северной Америке, герпетофауна которой вообще отличается максимальным разнообразием Caudata (AmphibiaWeb, 2022). Там живут представители девяти из десяти семейств, входящих в данный отряд амфибий (причем пять семейств обитают только на этом континенте).

В начале XX века североамериканские хвостатые амфибии с крупными, богатыми желтком яйцами из семейств Cryptobranchidae, Plethodontidae и Proteidae неоднократно служили в качестве объектов экспериментально-эмбриологических исследований (Eycleshymer, 1904; Goodale, 1911; Smith, 1922). Однако затем интерес биологов развития к этим амфибиям угас, вероятно, вследствие достижений школы Ганса Шпемана (Spemann, 1938) и других известных авторов (например, Briggs, 1972; Nieuwkoop, 1973; Toivonen et al., 1975), работавших с зародышами Caudata из семейств Ambystomatidae и Salamandridae.

Начнем с семейства Plethodontidae (безлегочные саламандры), включающего 495 видов, что составляет более 60% от общего числа видов в отряде хвостатых амфибий. Для этого семейства характерно значительное экологическое и онтогенетическое разнообразие. Большинство видов характеризуется прямым развитием, протекающим вне воды: например, в расщелинах между камнями

ми, под корой гниющих бревен, в кронах деревьев и т.д. Однако встречаются также и различные варианты бифазного жизненного цикла с водной личинкой (Wake, Hanken, 1996; AmphibiaWeb, 2022). Догастрюляционное развитие зародышей безлегочных саламандр было исследовано в ряде работ; диаметр яйца варьировал у изученных видов от 2.2 до 6.9 мм (Hilton, 1904; Goodale, 1911; Humphrey, 1928; Collazo, Marks, 1994; Marks, Collazo, 1998; Collazo, Keller, 2010 и др.). Несмотря на различия репродуктивных стратегий, синхронность делений клеток у ранних зародышей всех видов утрачивалась уже на 8-клеточной стадии (обзор: Desnitskiy, 2011). У большинства видов семейства Plethodontidae борозды третьего деления дробления проходят в направлении от анимального полюса яйца к вегетативному полюсу.

Представители семейств Cryptobranchidae (5 видов) и Proteidae (8 видов) откладывают в воду непигментированные и богатые желтком яйца диаметром 5–7 мм. У Cryptobranchidae догастрюляционный онтогенез изучен на примере американского скрытожаберника *Cryptobranchus alleganiensis* (Smith, 1906, 1922, 1926), а также азиатских *Andrias davidianus* (Luo et al., 2007) и *Andrias japonicus* (*Megalobatrachus maximus*) (de Bussy, 1905). Описания раннего дробления у зародышей этих животных хорошо совпадают с соответствующими данными, полученными на Plethodontidae (период синхронных делений короткий, а дифференцировка на анимальные и вегетативные blastomeres происходит только после четвертого деления дробления). У Proteidae начальные этапы развития изучены только у американского протей *Necturus maculosus* (Eycleshimer, 1904; Eycleshimer, Wilson, 1910; Nelsen, 1953). Паттерн дробления в основном сходен с таковым у Cryptobranchidae и Plethodontidae, однако отличается большей вариабельностью прохождения борозд раннего дробления (даже у зародышей из одной и той же кладки). Так, борозды первых двух делений дробления у *Necturus* иногда могут быть не меридиональными, а вертикальными; борозды третьего дробления вертикальные (Nelsen, 1953).

Перейдем к рассмотрению азиатского семейства Hynobiidae (88 видов). У большинства представителей этого семейства диаметр откладываемого в воду пигментированного яйца составляет 1.5–3.2 мм. Борозды третьего дробления широтные, синхронность делений анимальных blastomeres утрачивается на 16-клеточной стадии у *Hynobius nebulosus* (Kunitomo, 1910) и *Salamandrella keyserlingii* (Сытина и др., 1987). Однако для обоих этих видов характерны различия в размерах более мелких анимальных и более крупных вегетативных blastomeres такого же порядка, как у уже упомянутых зародышей аксолотля и тритонов. В целом, по-видимому, у дробления этих представителей семейства Hynobiidae имеется больше

сходства со стандартным дроблением Ambystomidae и Salamandridae, чем с нестандартным дроблением Plethodontidae, Proteidae и Cryptobranchidae. Особого внимания заслуживает *Onychodactylus japonicus* (Iwasawa, Kera, 1980). У этого вида яйцеклетки крупные и непигментированные, диаметром около 5 мм, борозды третьего дробления вертикальные (в отличие от вышеупомянутых представителей семейства Hynobiidae) и процесс дробления весьма сходен с таковым у зародышей безлегочных саламандр, американского протей и скрытожаберника. В литературе нет данных об особенностях догастрюляционного онтогенеза у четырех небольших семейств хвостатых амфибий (Amphiumidae, Dicamptodontidae, Rhyacotritonidae и Sirenidae), живущих в Северной Америке и объединяющих 16 видов.

Наконец, вернемся к семействам Ambystomidae (32 вида) и Salamandridae (130 видов), к которым принадлежат несколько хорошо изученных модельных видов со среднебластульным переходом. Отметим, что оба эти семейства представляют лишь чуть более 20% от общего числа видов хвостатых амфибий. Однако есть основания предполагать, что в семействе Salamandridae имеются виды с отклонениями от стандартного протекания догастрюляционного онтогенеза. Значительное число европейских и азиатских видов семейства Salamandridae — *Calotriton asper*, *Echinotriton andersoni*, *Euproctus montanus*, *Mertensiella caucasica*, *Pachytriton brevipes*, *Pachytriton labiatus*, *Salamandra salamandra* и другие — характеризуется крупными и богатыми желтком яйцами (Noble, 1927; Gasser, 1964; Tarkhishvili, Serbinova, 1997; Buckley et al., 2007; AmphibiaWeb, 2022). Самые начальные этапы развития происходят у *Echinotriton* на земле под опавшими листьями недалеко от водоема, у *Salamandra* в яйцеводах материнской особи, а у остальных упомянутых видов в текущей воде. Данные по паттерну дробления у живородящей *S. salamandra* (Grönroos, 1895) больше сходны с данными, полученными на видах из семейств Cryptobranchidae, Plethodontidae и Proteidae, чем с таковыми у обыкновенного, альпийского, испанского или японского тритона.

О РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ В ОТРЯДЕ БЕЗНОГИХ АМФИБИЙ

Представители отряда Gymnophiona обитают в тропиках Южной и Центральной Америки, Африки, Южной и Юго-Восточной Азии. У видов с водной личинкой и видов с прямым развитием яйца крупные и богатые желтком (диаметр соответственно до 8–10 мм и 3–6 мм); в кладке не более нескольких десятков яиц (Exbrayat, 2006; Gomez et al., 2012). У живородящих видов диаметр яйца 1–2 мм и самка обычно вынашивает лишь несколько зародышей (Wake, 2015). Первые эм-

бриологические исследования безногих амфибий были выполнены в конце XIX века (Sarasin, Sarasin, 1887; Brauer, 1899). Однако данные по раннему эмбриогенезу носили предварительный характер, по-видимому, вследствие трудностей в получении материала. Проблема получения данных по анализу ранних стадий эмбриогенеза гимнофион оставалась весьма актуальной и на протяжении всего последующего столетия, поскольку опубликованные за последние 30 лет три таблицы развития не включают стадии дробления и гаструляции (Sammouri et al., 1990; Dünker et al., 2000; Pérez et al., 2009). Таким образом, среди безногих амфибий на сегодня нет ни одного хорошо изученного модельного вида.

Единственной работой, в которой достаточно подробно анализировали дробление яйца гимнофион, является статья Свенссона (Svensson, 1938) на азиатском виде с личиночным развитием *Ichthyophis glutinosus* (семейство Ichthyophiidae, включающее 57 видов). Дробление у этого вида голобластическое с очень маленькими анимальными бластомерами. В целом оно напоминает дробление тех представителей бесхвостых и хвостатых амфибий, которые имеют крупные яйца с большим содержанием желтка. Поэтому трудно согласиться с основанным на работах конца XIX в. мнением О.М. Ивановой-Казас (1995, с. 230) о меробластическом характере дробления у Gymnophiona. Все изученные до сих пор представители класса Amphibia имеют голобластическое дробление (Elinson, del Pino, 2012; del Pino, 2018).

ПОПЫТКА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ДОГАСТРУЛЯЦИОННОГО РАЗВИТИЯ

Описываемый в учебниках (например, Signoret, Collenot, 1991; Barresi, Gilbert, 2020) паттерн догаструляционного онтогенеза характерен далеко не для всех амфибий. По-видимому, не многим более 50–60% видов отряда Anura имеют такой же (стандартный) паттерн раннего развития, как, например, *R. temporaria* или *X. laevis* и не более 20% видов отряда Caudata — такой же, как *A. mexicanum* или *P. waltil*. В отряде Gymnophiona видов со стандартным паттерном дробления (характерным для модельных видов Anura и Caudata) и последующим среднебластическим переходом, по-видимому, вообще нет.

Большой размер яйца очень часто связан с переходом к асинхронным делениям уже на ранних этапах дробления зародыша (Desnitskiy, 2018; Десницкий, 2019). Это могут быть как филогенетически базальные виды (хвостатые амфибии *A. davidianus*, *A. japonicus*, *C. alleganiensis*, лягушка *A. truei*), так и эволюционно продвинутые виды (безлегочная саламандра *Ensatina eschscholtzii*, лягушки *G. riobambae*, *P. sphagnicolus*, *Rhacophorus ar-*

boreus). Такой же ход дробления характерен и для двоякодышащих рыб *Lepidosiren paradoxa* и *Neoceratodus forsteri* (Kemp, 1982; Kershaw et al., 2009; Desnitskiy, 2015), которые являются ближайшими живыми родственниками наземных позвоночных (Brinkmann et al., 2004; Liang et al., 2013).

Было высказано предположение (Desnitskiy, 2014), что паттерн догаструляционного онтогенеза с утратой синхронности делений уже на 8-клеточной стадии и отсутствием дифференцировки на анимальные и вегетативные бластомеры в ходе третьего дробления является анцестральным для класса Amphibia, хотя многие эволюционно продвинутые виды бесхвостых и хвостатых земноводных тоже имеют этот же паттерн развития. Стандартный паттерн раннего онтогенеза (обширная серия 10–12 быстрых синхронных делений бластомеров, включая широтные борозды третьего дробления), характерный для модельных видов *A. mexicanum* и *X. laevis*, вероятно, является эволюционно продвинутым и возник независимо в отрядах Anura и Caudata. На наш взгляд, в пользу конвергентного возникновения среднебластического перехода говорит факт некоторых различий в отношении цитофизиологии стадии бластулы у этих двух видов. У аксолотля развитие блокируется на среднебластическом переходе под воздействием ингибитора транскрипции α -аманитина (Signoret, 1980; Lefresne et al., 1998). Напротив, у шпорцевой лягушки процесс десинхронизации клеток не чувствителен к α -аманитину (Newport, Kirschner, 1982). Наконец, сразу после среднебластического перехода клетки зародыша *X. laevis* приобретают индивидуальную подвижность, тогда как у зародыша *A. mexicanum* этого не наблюдали (Andéol, 1994; Lefresne et al., 1998).

Представляло интерес выполнить сравнительно-филогенетический анализ процесса догаструляционного развития амфибий с целью проверить и уточнить наши интуитивные предположения. Исследование такого типа не имеет аналогов в мировой литературе. Однако нам пришлось ограничиться только отрядом Caudata, поскольку ситуация в систематике и филогении Anura менее стабильна, чем ситуация в систематике и филогении хвостатых амфибий. Представления о классификации и эволюции бесхвостых амфибий постоянно уточняются или даже пересматриваются (например, Streicher et al., 2018). Кроме того, число современных видов Anura почти в десять раз превышает число современных видов Caudata (AmphibiaWeb, 2022). Данные по особенностям паттерна дробления известны примерно для 4.65% видов хвостатых амфибий. Для бесхвостых амфибий соответствующая информация имеется в литературе менее чем для 1% видов.

Для проведенного нами сравнительного и филогенетического анализа процесса дробления у

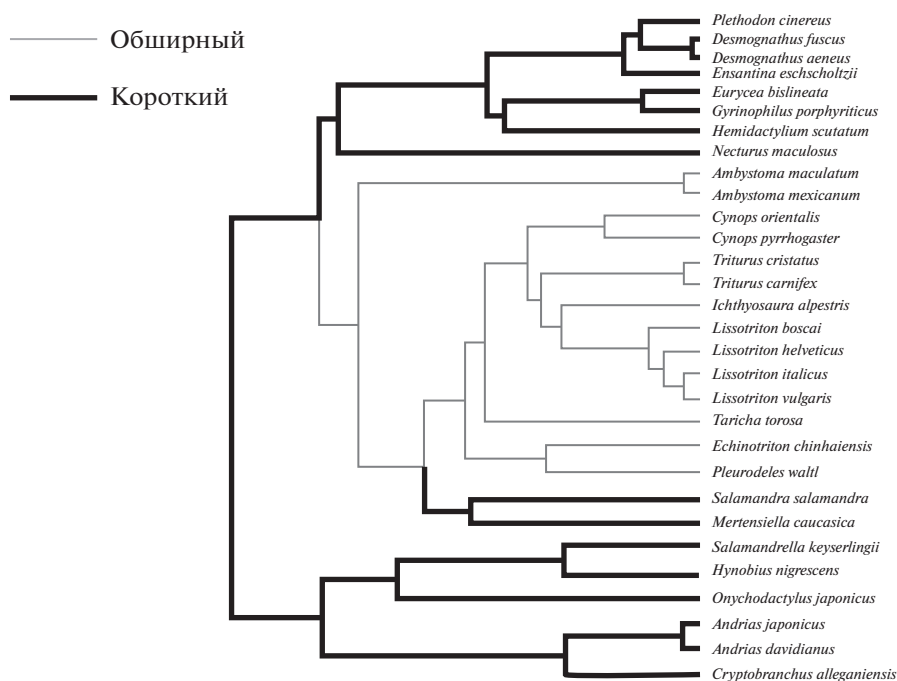


Рис. 2. Особенности дробления зародышей у разных видов Caudata, помещенные на филогенетическое дерево этого отряда (по: Desnitskiy, Litvinchuk, 2015, с упрощениями). Размер периода синхронных делений дробления: обширный (до 10–12 делений) или короткий (до 3–4 делений).

зародышей отряда Caudata (Desnitskiy, Litvinchuk, 2015) были важны 1) наличие или отсутствие обширной серии быстрых синхронных делений дробления (до 10–12 клеточных циклов) в анимальном полушарии раннего зародыша и 2) ориентация борозды третьего деления дробления: широтная, вертикальная или варьирующая. У видов с варьированием борозд третьего дробления они в пределах одной и той же кладки у одних зародышей широтные, а у других вертикальные. Были собраны опубликованные в эмбриологической и герпетологической литературе данные по зародышам 36 видов из шести семейств: Ambystomatidae, Cryptobranchidae, Hynobiidae, Proteidae, Plethodontidae и Salamandridae. Каждый признак был помещен на филогенетическое дерево отряда Caudata, построенное по результатам эволюционных исследований последних лет (San Mauro, 2010; Pyron, Wiens, 2011; Vieites et al., 2011; Zheng et al., 2012; Shen et al., 2013 и др.) (рис. 2 и 3). Кроме того, в нашем анализе были использованы данные по размеру яйца, которые известны для представителей всех десяти семейств отряда хвостатых амфибий, и признак “размер яйца” был тоже помещен на филогенетическое дерево (рис. 4).

Наше исследование показало, что догаструляционное развитие больших, богатых желтком яиц с короткой серией синхронных делений и вертикальными бороздами третьего дробления — это анцестральный набор онтогенетических признаков для отряда Caudata. Напротив, широтные бо-

розды третьего дробления и период 10–12 быстрых синхронных делений, за которым следует среднебластульный переход, являются эволюционно продвинутыми признаками. Филогенетический анализ догаструляционного онтогенеза у зародышей хвостатых амфибий (Desnitskiy, Litvinchuk, 2015) полностью подтвердил идею об эволюционных взаимоотношениях типов дробления, высказанную ранее (Десницкий, 2014).

Анализ размера яйцеклеток показал, что одним из важных анцестральных признаков отряда Caudata является большой размер яйца. Кроме того, для хвостатых амфибий характерен эволюционный переход от крупного размера яйца к маленькому, а затем неоднократные обратные переходы от малого размера яйца к большому размеру в семействе Salamandridae, например у *C. asper* и *S. salamandra* (Desnitskiy, Litvinchuk, 2015). Отметим, что уменьшение размера яйца в семействах Ambystomatidae и Salamandridae было сопряжено с приобретением серии 10–12 быстрых синхронных делений, сопровождаемой среднебластульным переходом (*A. mexicanum*, *L. vulgaris*, *P. waltl* и несколько других видов).

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Согласно молекулярно-филогенетическим данным (San Mauro, 2010), отряды хвостатых и бесхвостых амфибий дивергировали около 290 миллио-

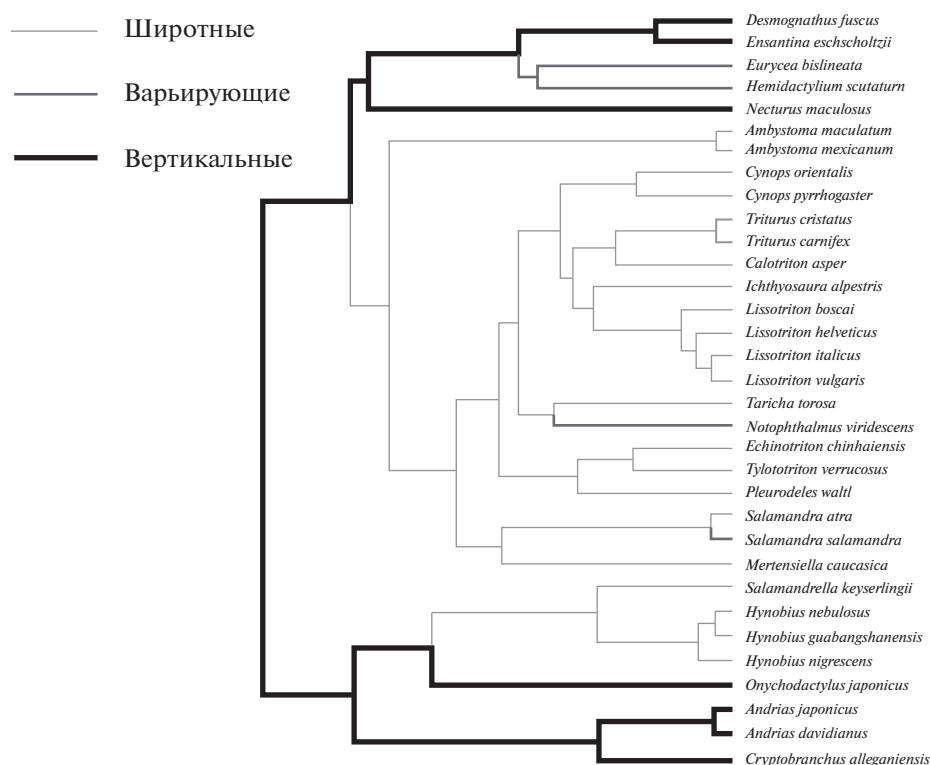


Рис. 3. Особенности дробления зародышей у разных видов Caudata, помещенные на филогенетическое дерево этого отряда (по: Desnitskiy, Litvinchuk, 2015, с упрощениями). Ориентация борозд третьего деления дробления: широтные, варьирующие или вертикальные.

нов лет тому назад (в начале пермского периода). Наши исследования предполагают, что паттерн дробления, характерный для ранних зародышей модельных видов *A. mexicanum* (Caudata) и *X. laevis* (Anura), представляет гомоплазию. Этот паттерн дробления сопряжен с наличием в кладках многочисленных маленьких яиц, а также с протеканием эмбрионального и личиночного развития в стоячих водоемах (где возможности для экзогенного питания личинок гораздо лучше, чем в текущей воде). В связи со сказанным, логичным является предположение, что среднебластульный переход, который следует за периодом синхронных делений яйца у значительного числа модельных и немодельных видов Anura и Caudata, возник конвергентно в двух отрядах класса Amphibia как эмбриональная адаптация к обитанию и развитию в стоячей воде.

Для дальнейшего сравнительного анализа догаструляционного развития представляют определенный интерес некоторые немодельные виды отряда бесхвостых амфибий. Например, крупное и богатое желтком яйцо, вертикальные борозды третьего дробления и отсутствие среднебластульного перехода характерны не только для филогенетически базальной лягушки *A. truei* (Archaeobatrachia), но также и для представителей различных семейств эволюционно продвинутых лягушек

(Neobatrachia) — *E. coqui*, *G. riobambae* и *P. spanglicolus*. Всегда ли в нескольких филогенетических линиях Neobatrachia сохранялся крупный размер яйца или последовательно происходили утрата и повторное приобретение упомянутого признака (и других сопутствующих особенностей)? В настоящее время однозначного ответа на это вопрос нет.

Наконец, у некоторых немодельных видов Anura переход от материнского контроля онтогенеза к зиготическому происходит не на стадии средней бластулы, но на других этапах развития: на стадии раннего дробления у сумчатой лягушки *G. riobambae* и в начале гастрюляции у *E. coqui*, имеющей прямое развитие. В связи с этим возникает ряд вопросов. Когда происходит смена контроля над развитием у других групп лягушек с прямым развитием: из Австралии, Азии, Африки или Океании (поскольку оно у них возникало независимо от прямого развития неотропических Terrarana)? Когда происходит смена контроля над ранним развитием у безлегочных саламандр (Plethodontidae) с прямым развитием и с бифазным жизненным циклом?

Завершая обзор, заметим, что как в случае отряда Anura, так и в случае отряда Caudata, несомненно, существует достаточно гибкая связь между репродуктивной стратегией и особенностями догаструляционного развития. Онтогенетическое разнообра-

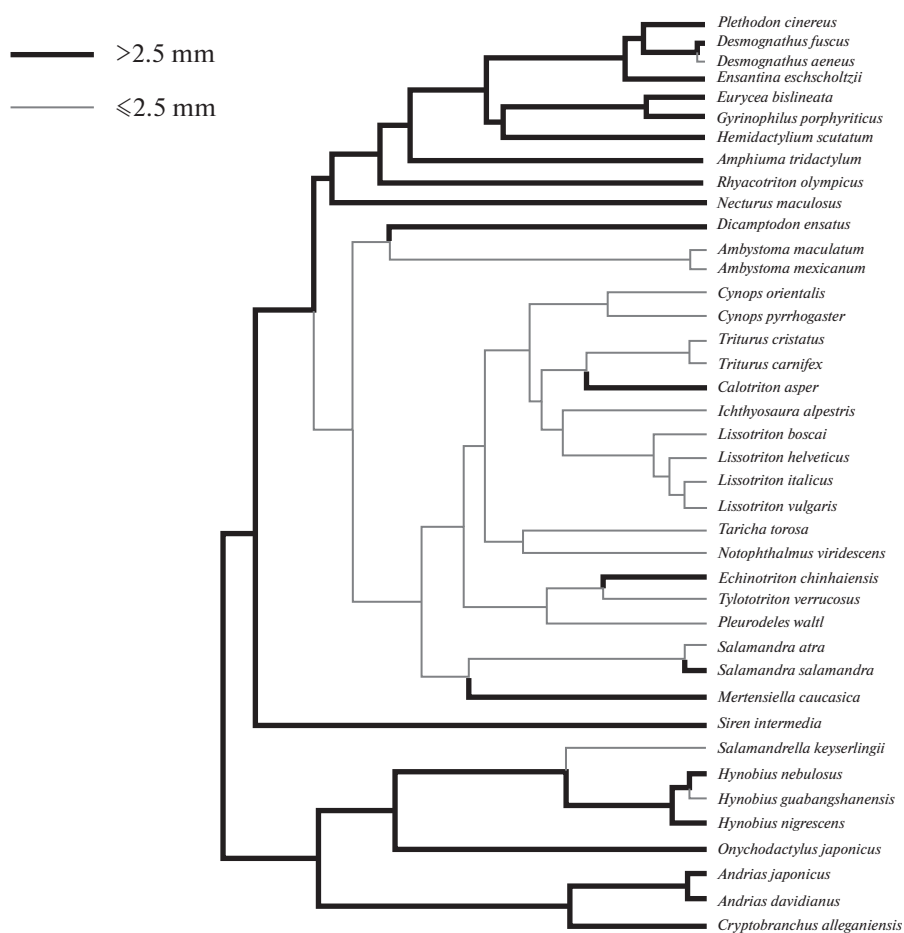


Рис. 4. Размер яйца у разных видов Caudata, помещенный на филогенетическое дерево этого отряда (по: Desnitskiy, Litvinchuk, 2015, с упрощениями).

разие амфибий является отражением их экологического разнообразия, и разные репродуктивные стратегии могут, по-видимому, оказывать весьма сходное (хотя не обязательно идентичное) влияние на паттерн дробления. Для дальнейшей разработки этой концепции (и выяснения причинно-следственных связей между экологическими и онтогенетическими признаками) было бы важно привлечь дополнительную информацию по начальным этапам развития у значительного числа немодельных видов амфибий, которые, однако, пока почти не привлекают внимание эмбриологов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Статья посвящена столетию создания профессором П.П. Ивановым кабинета эмбриологии — предшественника кафедры эмбриологии Санкт-Петербургского государственного университета.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При подготовке этой статьи люди и животные не были использованы в качестве объектов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Десницкий А.Г. Разнообразие начальных этапов эмбриогенеза у амфибий. СПб.: Лань, 2019. 112 с.
- Детлаф Т.А. Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: Наука, 2001. 211 с.
- Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.
- Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б. Развитие сибирского углозуба. М.: Наука, 1987. 88 с.
- AmphibiaWeb. Information on amphibian biology and conservation. Berkeley (California): Electronic database accessible at <http://amphibiaweb.org/>. 2022. Accessed: 12 September 2022.
- Andéol Y. Early transcription in different animal species: implication for transition from maternal to zygotic control in development // Wilhelm Roux's Arch. 1994. V. 204. № 1. P. 3–10.

- Barresi M.J.F., Gilbert S.F. Developmental biology. 12th ed. N.Y., Oxford: Oxford Univ. Press, 2020. 1258 p.
- Brauer A. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. II. Die Entwicklung der äussern Form. Zool. Jahrb. Anat. 1899. Bd. 12. № 3. P. 477–508.
- Briggs R. Further studies on the maternal effect of the *o* gene in the Mexican axolotl // J. Exp. Zool. 1972. V. 181. № 2. P. 271–280.
- Brinkmann H., Venkatesh B., Brenner S. et al. Nuclear protein-coding genes support lungfish and not the coelacanth as the closest living relatives of land vertebrates // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2004. V. 101. № 14. P. 4900–4905.
- Brown H.A. Temperature and development of the tailed frog, *Ascaphus truei* // Comp. Biochem. Physiol. 1975. V. 50. № 2. P. 397–405.
- Brown H.A. Developmental anatomy of the tailed frog (*Ascaphus truei*): a primitive frog with large eggs and slow development // J. Zool. (London). 1989. V. 217. № 4. P. 525–537.
- Buckley D., Alcobendas M., Garcia-Paris M. et al. Heterochrony, cannibalism, and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra* // Evol. Devel. 2007. V. 9. № 1. P. 105–115.
- Callery E.M. There's more than one frog in the pond: a survey of the Amphibia and their contributions to developmental biology // Semin. Cell Devel. Biol. 2006. V. 17. № 1. P. 80–92.
- Callery E.M., Fang H., Elinson R.P. Frogs without polliwogs: evolution of anuran direct development // BioEssays. 2001. V. 23. № 3. P. 233–241.
- Chatterjee S., Elinson R.P. Commitment to nutritional endoderm in *Eleutherodactylus coqui* involves altered nodal signaling and global transcriptional repression // J. Exp. Zool. B. Mol. Devel. Evol. 2014. V. 322. № 1. P. 27–44.
- Collart C., Smith J.C., Zegerman P. Chk1 Inhibition of the replication factor Drf1 guarantees cell-cycle elongation at the *Xenopus laevis* mid-blastula transition // Dev. Cell. 2017. V. 42. № 1. P. 82–96.
- Collazo A., Marks S.B. Development of *Gyrinophilus porphyriticus*: identification of the ancestral developmental pattern in the salamander family Plethodontidae // J. Exp. Zool. 1994. V. 268. № 3. P. 239–258.
- Collazo A., Keller R. Early development of *Ensatina eschscholtzii*: an amphibian with a large, yolky egg // EvoDevo. 2010. V. 1. P. 6. <https://doi.org/10.1186/2041-9139-1-6>
- de Bavay J.M. The developmental stages of the sphagnum frog, *Kyarranus sphagnicolus* Moore (Anura: Myobatrachidae) // Austral. J. Zool. 1993. V. 41. № 2. P. 151–201.
- de Bussy L.P. Die ersten Entwicklungsstadien des *Megalobatrachus maximus* // Zool. Anz. 1905. Bd. 28. P. 523–536.
- de Lima A.V., Reis A.H., Amado N.G. et al. Developmental aspects of the direct-developing frog *Adelophryne maranguapensis* // Genesis. 2016. V. 54. № 5. P. 257–271.
- del Pino E.M. Modifications of oogenesis and development in marsupial frogs // Development. 1989. V. 107. № 2. P. 169–187.
- del Pino E.M. The extraordinary biology and development of marsupial frogs (Hemiphractidae) in comparison with fish, mammals, birds, amphibians and other animals // Mech. Dev. 2018. V. 154. P. 2–11.
- del Pino E.M. Embryogenesis of marsupial frogs (Hemiphractidae), and the changes that accompany terrestrial development in frogs // Res. Probl. Cell Differ. 2019. V. 68. P. 379–418.
- del Pino E.M. From egg to embryo in marsupial frogs // Curr. Top. Dev. Biol. 2021. V. 145. P. 91–109.
- del Pino E.M., Escobar B. Embryonic stages of *Gastrotheca riobambae* (Fowler) during maternal incubation and comparison of development with that of other egg-brooding hylid frogs // J. Morphol. 1981. V. 167. № 3. P. 277–295.
- del Pino E.M., Looor-Vela S. The pattern of early cleavage of the marsupial frog *Gastrotheca riobambae* // Development. 1990. V. 110. P. 781–789.
- del Pino E.M., Elinson R.P. The organizer in amphibians with large eggs: problems and perspectives // The Vertebrate Organizer / Ed. by H. Grunz. Berlin: Springer, 2003. P. 359–374.
- del Pino E.M., Venegas-Ferrín M., Romero-Carvajal A. et al. A comparative analysis of frog early development // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. № 29. P. 11882–11888.
- Desnitskiy A.G. Evolutionary reorganizations of ontogenesis in related frog species of the family Myobatrachidae // Russ. J. Dev. Biol. 2010. V. 41. № 3. P. 133–138.
- Desnitskiy A.G. On the diversity of the primary steps of embryonic development in the caudate amphibians // Russ. J. Dev. Biol. 2011. V. 42. № 4. P. 207–211.
- Desnitskiy A.G. On the diversity of the initial steps of embryonic development in anuran amphibians // Russ. J. Herpetol. 2012. V. 19. № 3. P. 221–231.
- Desnitskiy A.G. On the classification of the cleavage patterns in amphibian embryos // Russ. J. Dev. Biol. 2014. V. 45. № 1. P. 1–10.
- Desnitskiy A.G. On the features of embryonic cleavage in diverse fish species // Russ. J. Dev. Biol. 2015. V. 46. № 6. P. 326–332.
- Desnitskiy A.G. Cell cycles during early steps of amphibian embryogenesis: a review // Biosystems. 2018. V. 173. P. 100–103.
- Desnitskiy A.G. Surface contraction waves or cell proliferation waves in the presumptive neurectoderm during amphibian gastrulation: Mexican axolotl versus African clawed frog // Biosystems. 2020. V. 198. P. 104286. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2020.104286>
- Desnitskiy A.G., Litvinchuk S.N. Comparative and phylogenetic perspectives of the cleavage process in tailed amphibians // Zygote. 2015. V. 23. № 5. P. 722–731.
- Dettlaff T.A., Vassetzky S.G. Animal Species for Developmental Studies: Vertebrates. N.Y.: Consultants Bureau, 1991. V. 2. 453 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-3654-3>
- Duellman W.E. Reproductive modes in anuran amphibians: phylogenetic significance of adaptive strategies // South Afr. J. Sci. 1985. V. 81. P. 174–178.
- Duellman W.E. Alternative life-history styles in anuran amphibians: evolutionary and ecological implications // Alternative Life-History Styles of Animals / Ed. by

- M.N. Bruton. Dordrecht (Netherlands): Kluwer Acad. Publ., 1989. P. 101–126.
- Duellman W.E., Trueb L. The biology of amphibians, 2nd ed. Baltimore and London: Johns Hopkins Univ. Press, 1994. 671 p.
- Dünker N., Wake M.H., Olson W.M. Embryonic and larval development in the Caecilian *Ichthyophis kohtaoensis* (Amphibia, Gymnophiona). A staging table // J. Morphol. 2000. V. 243. № 1. P. 3–34.
- Elinson R.P. Direct development in frogs: wiping the recapitulationist slate clean // Semin. Devel. Biol. 1990. V. 1. P. 263–270.
- Elinson R.P. Nutritional endoderm: a way to breach the holoblastic-meroblastic barrier in tetrapods // J. Exp. Zool. Part B. 2009. V. 312. № 6. P. 526–532.
- Elinson R.P. Metamorphosis in a frog that does not have a tadpole // Curr. Top. Dev. Biol. 2013. V. 103. P. 259–276.
- Elinson R.P. Development of a non-amphibious amphibian – an interview with a coquí // Int. J. Dev. Biol. 2021. V. 65. № 1–3. P. 171–176.
- Elinson R.P., del Pino E.M. Cleavage and gastrulation in the egg-brooding, marsupial frog, *Gastrotheca riobambae* // J. Embryol. Exp. Morphol. 1985. V. 90. P. 223–232.
- Elinson R.P., del Pino E.M., Townsend D.S. et al. A practical guide to the developmental biology of terrestrial-breeding frogs // Biol. Bull. 1990. V. 179. № 2. P. 163–177.
- Elinson R.P., Sabo M.C., Fisher C. et al. Germ plasm in *Eleutherodactylus coqui*, a direct developing frog with large eggs // Evodevo. 2011. V. 2. P. 20. <https://doi.org/10.1186/2041-9139-2-20>
- Elinson R.P., del Pino E.M. Developmental diversity of amphibians // Wiley Interdisciplinary Reviews: Devel. Biol. 2012. V. 1. № 3. P. 345–369.
- Exbrayat J.-M. Fertilization and embryonic development // Reproductive Biology and Phylogeny of Gymnophiona (Caecilians) / Ed. by Exbrayat J.-M. Enfield (New Hampshire, USA): Science Publishers, 2006. P. 359–386.
- Eycleshymer A.C. Bilateral symmetry in the egg of *Necturus* // Anat. Anz. 1904. V. 25. P. 230–240.
- Eycleshymer A.C., Wilson J.M. Normal Plates of the Development of *Necturus maculosus*. Jena (Germany): Verlag von Gustav Fischer, 1910. 50 p.
- Gasser F. Observations sur les stades initiaux du développement de l'urodèle Pyrénéen *Euproctus asper* // Bull. Soc. Zool. France. 1964. V. 89. P. 423–428.
- Gitlin D. The development of *Eleutherodactylus portoricensis* // Copeia. 1944. V. 1944. № 2. P. 91–98.
- Gomes A.D., Moreira R.G., Navas C.A. et al. Review of the reproductive biology of caecilians (Amphibia, Gymnophiona) // South Amer. J. Herpetol. 2012. V. 7. № 3. P. 191–202.
- Gomez-Mestre I., Pyron R.A., Wiens J.J. Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs // Evolution. 2012. V. 66. № 12. P. 3687–3700.
- Goodale H.D. The early development of *Spelerpes bilineatus* (Green) // Amer. J. Anat. 1911. V. 12. P. 173–247.
- Grönroos H. Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders (*Salamandra maculosa* Laur.) // Anat. Hefte. 1895. Bd. 6. P. 153–247.
- Haddad C.F.B., Prado C.P.A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil // BioScience. 2005. V. 55. № 3. P. 207–217.
- Hedges S.B., Duellman W.E., Heinicke M.P. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation // Zootaxa. 2008. № 1737. P. 1–182.
- Heinicke M.P., Duellman W.E., Hedges S.B. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. № 24. P. 10092–10097.
- Heinicke M.P., Lemmon A.R., Lemmon E.M. et al. Phylogenomic support for evolutionary relationships of New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana) // Mol. Phylogenet. Evol. 2018. V. 118. P. 145–155.
- Hilton W.A. Segmentation of the ovum of *Desmognathus fusca* // Amer. Nat. 1904. V. 38. № 451–452. P. 498–500.
- Hirsch N., Zimmerman L.B., Grainger R.M. *Xenopus*, the next generation: *X. tropicalis* genetics and genomics // Devel. Dyn. 2002. V. 225. № 4. P. 422–433.
- Humphrey R.R. Ovulation in the four-toed salamander, *Hemidactylium scutatum*, and the external features of cleavage and gastrulation // Biol. Bull. 1928. V. 54. № 4. P. 307–323.
- Iwasawa H., Kera Y. Normal stages of development of the Japanese lungless salamander, *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn) // Japan. J. Herpetol. 1980. V. 8. № 3. P. 73–89.
- Jiang P., Nelson J.D., Leng N. et al. Analysis of embryonic development in the unsequenced axolotl: waves of transcriptomic upheaval and stability // Devel. Biol. 2017. V. 426. № 2. P. 143–154.
- Karadge U., Elinson R.P. Characterization of the nutritional endoderm in the direct developing frog *Eleutherodactylus coqui* // Devel., Genes Evol. 2013. V. 223. № 6. P. 351–362.
- Keller R., Shook D.R. Gastrulation in Amphibians // Gastrulation: From Cells to Embryo / Ed. by Stern C.D. Cold Spring Harbor, N.Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2004. P. 171–203.
- Kemp A. The embryological development of the Queensland lungfish, *Neoceratodus forsteri* (Krefft) // Mem. Queensland Mus. 1982. V. 20. P. 553–597.
- Kershaw F., Joss G.H., Joss J.M.P. Early development in Sarcophagid fishes // Development of Non-Teleost Fishes / Ed. by Kunz Y.W., Luer C.A. and Kapoor B.G. Enfield (NH, USA): Science Publishers, 2009. P. 275–289.
- Kunitomo K. Über die Entwicklungsgeschichte des *Hynobius nebulosus* // Anat. Hefte. 1910. Bd. 40. P. 193–283.
- Lefresne J., Andéol Y., Signoret J. Evidence for introduction of a variable G1 phase at the midblastula transition during early development in axolotl // Devel. Growth Differ. 1998. V. 40. № 5. P. 497–508.
- Liang D., Shen X.X., Zhang P. One thousand two hundred ninety nuclear genes from a genome-wide survey support lungfishes as the sister group of tetrapods // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. № 8. P. 1803–1807.

- Liedtke H.C., Wiens J.J., Gomez-Mestre I. The evolution of reproductive modes and life cycles in amphibians // Nat. Commun. 2022. V. 13. P. 7039.
https://doi.org/10.1038/s41467-022-34474-4
- Luo J., Xiao Y., Luo K. et al. Embryonic development and organogenesis of Chinese giant salamander, *Andrias davidianus* // Progr. Nat. Sci. 2007. V. 17. P. 1303–1311.
- Lutz B. Trends towards non-aquatic and direct development in frogs // Copeia. 1947. V. 1947. № 4. P. 242–252.
- Lynn W.G. The embryology of *Eleutherodactylus nubicola*, an anuran which has no tadpole stage // Contributions to Embryology (Publ. Carnegie Inst. Washington). 1942. V. 190. P. 27–62.
- Marks S.B., Collazo A. Direct development in *Desmognathus aeneus* (Caudata: Plethodontidae): a staging table // Copeia. 1998. V. 1998. № 3. P. 637–648.
- Morgan T.H. The Development of the Frog's Egg: An Introduction to Experimental Embryology. N.Y.: MacMillan Co., 1897. 192 p.
- Moya I.M., Alarcón I., del Pino E.M. Gastrulation of *Gastrotheca riobambae* in comparison with other frogs // Devel. Biol. 2007. V. 304. № 2. P. 467–478.
- Nelsen O.E. Comparative Embryology of the Vertebrates. N.Y., Toronto, London: McGraw-Hill Book Co., 1953. 982 p.
- Newport J., Kirschner M. A major developmental transition in early *Xenopus* embryos: 1. Characterization and timing of cellular changes at the midblastula stage // Cell. 1982. V. 30. № 3. P. 675–686.
- Nieuwkoop P.D. The organization center of the amphibian embryo: its origin, spatial organization, and morphogenetic action // Adv. Morphogen. 1973. V. 10. P. 1–39.
- Nieuwkoop P.D. What are the key advantages and disadvantages of urodele species compared to anurans as a model system for experimental analysis of early development? // Int. J. Devel. Biol. 1996. V. 40. № 4. P. 617–619.
- Nieuwkoop P.D., Faber J. Normal Table of *Xenopus laevis* (Daudin): Systematic and Chronological Survey of the Development from the Fertilized Egg Till the End of Metamorphosis. N.Y., London: Garland Publ. Inc., 1994. 282 p.
- Noble G.K. The value of life history data in the study of the evolution of the amphibia // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1927. V. 30. № 1. P. 31–128.
- Nunes-de-Almeida C.H.L., Haddad C.F.B., Toledo L.F. A revised classification of the amphibian reproductive modes // Salamandra. 2021. V. 57. № 3. P. 413–427.
- Padial J.M., Grant T., Frost D.R. Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria // Zootaxa. 2014. V. 3825. № 1. P. 1–132.
- Pereira E.B., Pinto-Ledezma J.N., De Freitas C.G. et al. Evolution of the anuran foam nest: trait conservatism and lineage diversification // Biol. J. Linn. Soc. 2017. V. 122. № 4. P. 814–823.
- Pérez O.D., Lai N.B., Buckley D. et al. The morphology of prehatching embryos of *Caecilia orientalis* (Amphibia: Gymnophiona: Caeciliidae) // J. Morphol. 2009. V. 270. № 12. P. 1492–1502.
- Pyron R.A., Wiens J.J. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians // Mol. Phylogenet. Evol. 2011. V. 61. № 2. P. 543–583.
- Rugh R. The Frog; Its Reproduction and Development. Philadelphia: Blakiston Comp., 1951. 336 p.
- Rugh R. Experimental embryology. Techniques and Procedures. 3rd ed. Minneapolis (Minnesota): Burgess Publ. Com., 1962. 501 p.
- Sammouri R., Renous S., Exbrayat J.M. et al. Développement embryonnaire de *Typhlonectes compressicaudus* (Amphibia, Gymnophiona) // Ann. Sci. Nat. Zool. Paris. 1990. V. 11. № 3. P. 135–163.
- Sampson L.V. Unusual modes of breeding and development among Anura // Amer. Nat. 1900. V. 34. № 405. P. 687–715.
- Sampson L.V. A contribution to the embryology of *Hylodes martinicensis* // Amer. J. Anat. 1904. V. 3. № 4. P. 473–504.
- San Mauro D. A multilocus timescale for the origin of extant amphibians // Mol. Phylogenet. Evol. 2010. V. 56. № 2. P. 554–561.
- Sarasin P., Sarasin F. Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884–1886. Band 2. Heft 1. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosus*. Teil 1: Einleitung, das Ei, Befruchtung und Brutpflege, Entwicklung der Körperform, Historisches, Systematisches und Vergleichendes. Wiesbaden: C.W. Kreidel's Verlag, 1887. P. 1–40 + Tafeln 1–5.
- Scherz M.D., Vences M., Rakotoarison A. et al. Reconciling molecular phylogeny, morphological divergence and classification of Madagascan narrow-mouthed frogs (Amphibia: Microhylidae) // Mol. Phylogenet. Evol. 2016. V. 100. P. 372–381.
- Schmid M., Steinlein C., Bogart J.P. et al. The hemiphractid frogs: phylogeny, embryology, life history, and cytogenetics (review) // Cytogenet. Genome Res. 2012. V. 138. № 2–4. P. 69–367.
- Shen X.X., Liang D., Feng Y.J. et al. A versatile and highly efficient toolkit including 102 nuclear markers for vertebrate phylogenomics, tested by resolving the higher level relationships of the Caudata // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. № 10. P. 2235–2248.
- Signoret J. Evidence of the first genetic activity required in axolotl development // Res. Probl. Cell Differ. 1980. V. 11. P. 71–74.
- Signoret J., Lefresne J. Contribution à l'étude de la segmentation de l'oeuf d'axolotl: 1. Définition de la transition blastulienne // Ann. Embryol. Morphogen. 1971. V. 4. № 2. P. 113–123.
- Signoret J., Collenot A. L'organisme en développement. Des gamètes à l'embryon. Paris: Hermann, 1991. 278 p.
- Smith B.G. Preliminary report on the embryology of *Cryptobranchus allegheniensis* // Biol. Bull. 1906. V. 11. № 3. P. 146–164.
- Smith B.G. The origin of bilateral symmetry in the embryo of *Cryptobranchus allegheniensis* // J. Morphol. 1922. V. 36. № 3. P. 357–399.
- Smith B.G. The embryology of *Cryptobranchus allegheniensis*. 3. Formation of the blastula // J. Morphol. Physiol. 1926. V. 42. № 1. P. 197–252.

- Spemann H.* Embryonic Development and Induction. New Haven: Yale Univ. Press, 1938. 401 p.
- Streicher J.W., Miller E.C., Guerrero P.C. et al.* Evaluating methods for phylogenomic analyses, and a new phylogeny for a major frog clade (Hylidae) based on 2214 loci // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2018. V. 119. P. 128–143.
- Svensson G.S.O.* Zur Kenntnis der Furchung bei den Gymnophionen // *Acta Zool. (Stockholm)*. 1938. Bd. 19. № 1–2. P. 191–207.
- Tarkhnishvili D.N., Serbinova I.A.* Normal development of the Caucasian salamander (*Mertensiella caucasica*) // *Adv. Amphib. Res. Former Soviet Union*. 1997. V. 2. P. 13–30.
- Toivonen S., Tarin D., Saxén L. et al.* Transfilter studies on neural induction in the newt // *Differentiation*. 1975. V. 4. № 1. P. 1–7.
- Vastenhouw N.L., Cao W.X., Lipshitz H.D.* The maternal-to-zygotic transition revisited // *Development*. 2019. V. 146: dev161471. <https://doi.org/10.1242/dev.161471>
- Vieites D., Román S.N., Wake M.H. et al.* A multigenic perspective on phylogenetic relationships in the largest family of salamanders, the Plethodontidae // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2011. V. 59. P. 623–635.
- Wake D.B., Hanken J.* Direct development in the lungless salamanders: what are the consequences for developmental biology, evolution and phylogenesis? // *Int. J. Devel. Biol.* 1996. V. 40. № 4. P. 859–869.
- Wake M.H.* Fetal adaptations for viviparity in amphibians // *J. Morphol.* 2015. V. 276. № 8. P. 941–960.
- Zhang M., Skirkanich J., Lampson M.A. et al.* Cell cycle re-modeling and zygotic gene activation at the midblastula transition // *Adv. Exp. Med. Biol.* 2017. V. 953. P. 441–487.
- Zheng Y., Peng R., Murphy R.W. et al.* Matrilineal genealogy of *Hynobius* (Caudata: Hynobiidae) and a temporal perspective on varying levels of diversity among lineages of salamanders on the Japanese Islands // *Asian Herpetol. Res.* 2012. V. 3. № 4. P. 288–302.

Pregastrular Development of Amphibians: Ontogenetic Diversity and Eco-Devo

A. G. Desnitskiy*, **

Department of Embryology, Saint-Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, Saint-Petersburg, 190034 Russia

*e-mail: adesnitskiy@mail.ru

**e-mail: a.desnitsky@spbu.ru

Comparative and ecological aspects of the reorganizations of early development in the class Amphibia are analyzed. We used data on the developmental diversity in a number of families belonging to the orders Anura and Caudata, in which many species had lost their connection with the aquatic environment. Model representatives of the class Amphibia (*Ambystoma mexicanum*, *Rana temporaria*, and *Xenopus laevis*) have small eggs (no more than 2.5 mm in diameter). In these species, the slowdown in the rate of cell divisions and the loss of synchrony occur at the midblastula stage. However, phylogenetically basal amphibian species (*Ascaplus truei*, *Cryptobranchus alleganiensis*) are characterized by the large (4–6 mm in diameter) yolky eggs and a short series of synchronous blastomere divisions (the synchrony is already lost at the 8-cell stage of cleavage). They do not have a “midblastula transition”, which is characteristic of the above model species. On the other hand, many evolutionarily advanced non-model species of caudate and anuran amphibians (for example, *Desmognathus fuscus*, *Gastrotheca riobambae*, *Phyllorhina sphagnicola*), as well as the basal species, are characterized by the large, yolk-rich eggs and the early loss of cell division synchrony. Phylogenetic analysis suggests that the cleavage pattern of the most extensively studied amphibians, the Mexican axolotl (Caudata) and the African clawed frog (Anura), represents a homoplasy. The midblastula transition, which is characteristic of these two species, might have evolved convergently in these two orders of amphibians as an embryonic adaptation to development in lentic water.

Keywords: amphibians, cleavage division pattern, egg size, evolution of development, midblastula transition, reproductive strategies