

УДК 591

К ВОПРОСУ О РАЗНООБРАЗИИ НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПОВ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ У ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

© 2011 г. А. Г. Десницкий

Кафедра эмбриологии, Санкт-Петербургский государственный университет
199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9

E-mail: adesnitskiy@mail.ru

Поступила в редакцию 11.06.10
Окончательный вариант получен 28.09.10

Рассмотрены литературные данные по особенностям протекания процесса дробления яйца у разных представителей отряда хвостатых амфибий, состоящего из 10 семейств. Установлено, что у значительного числа видов Plethodontidae, Cryptobranchidae и некоторых других семейств синхронность делений утрачивается уже после 8-клеточной стадии дробления крупных, богатых желтком и непигментированных яиц. Описываемое в учебниках по биологии развития “стандартное” дробление ранних зародышей хвостатых амфибий, состоящее примерно из 10 синхронных делений сравнительно небольших яйцеклеток, характерно только для семейств Ambystomatidae и Salamandridae, включающих всего лишь 19.3% от общего числа видов отряда Caudata. Однако в каждом из этих семейств имеется некоторое число видов, для которых, по-видимому, характерен “нестандартный” тип раннего дробления. Обсуждаются эволюционные взаимоотношения между двумя основными типами раннего эмбриогенеза в отряде Caudata.

Ключевые слова: дробление, онтогенетическое разнообразие, размер яйца, эволюция развития, *Ambystoma*, Caudata, Hynobiidae, Plethodontidae, Salamandridae.

Представители отряда хвостатых амфибий (Caudata или Urodela) из семейств Ambystomatidae (прежде всего мексиканский аксолотль) и Salamandridae (прежде всего альпийский, испанский, обыкновенный и японский тритоны) были основными объектами экспериментальной эмбриологии в первой половине XX века (Nieuwkoop, 1996), но сохраняют свою ценность и в настоящее время (Hurtado, De Robertis, 2007). Имеются специальные исследования, посвященные морфологическим и хронологическим аспектам развития этих животных (Бордзиловская, Детлаф, 1975; Васецкий, 1975; Лиознер, 1975; Детлаф, 2001; и др.). На начальном этапе эмбриогенеза отложенные в воду яйца диаметром порядка 2 мм претерпевают обширный период синхронных делений, после чего происходят перестройка клеточного цикла и замедление темпов пролиферации клеток. В качестве примера особенно тщательного изучения этих процессов можно привести работы на мексиканском аксолотле *Ambystoma mexicanum* (Signoret, Lefresne, 1971; Hara, 1977) и японском тритоне *Synops (Triturus) pyrrhogaster* (Suzuki et al., 1976; Yamazaki-Yamamoto et al., 1984). У раннего зародыша аксолотля в пигментированном анимальном полушарии протекают 10 последовательных синхронных делений дробления, а у зародыша японского тритона — 11–12 синхронных делений. Эти данные о

подробностях раннего дробления хвостатых амфибий совершенно обоснованно включаются в учебники по эмбриологии и биологии развития (см., например, Бочаров, 1988; Signoret, Collenot, 1991).

Однако уже более ста лет тому назад было известно, что имеется (в основном в Северной Америке) значительное количество видов Caudata с непигментированными, богатыми желтком яйцами, у которых синхронность клеточных делений утрачивается на самых ранних этапах дробления (Eycleshymer, 1902; Wilder, 1904; Smith, 1906; и др.). В начале XX века американские хвостатые амфибии с “нестандартным” развитием из семейств Cryptobranchidae, Plethodontidae и Proteidae иногда использовались в качестве объектов экспериментально-эмбриологических исследований (Eycleshymer, 1904; Goodale, 1911; Smith, 1922). Однако впоследствии интерес эмбриологов к этим животным надолго угас, возможно, вследствие успехов школы Ганса Шпемана (Spemann, Mangold, 1924; Spemann, 1938) и других авторов, работавших с зародышами хвостатых амфибий из семейств Ambystomatidae и Salamandridae. Сравнительно недавние попытки (Jockusch, 1996; Wake, Hanken, 1996) вновь привлечь внимание эмбриологов к безлегочным саламандрам (семейство Plethodontidae) не привели к оживлению экспериментальных исследований по биологии развития этого семейства.

Недавно была опубликована подробная информация по варьированию процесса гастрюляции в пределах отряда Caudata (Keller, Shook, 2004). Однако в литературе отсутствуют сводки о вариабельности более ранних этапов эмбриогенеза этих животных. В настоящей статье представлен обзор литературных данных по особенностям протекания процесса раннего дробления яйца у разных представителей отряда хвостатых амфибий, состоящего (согласно сайту <http://amphibiaweb.org> на 29 мая 2010 г.) из 10 семейств и 585 видов.

В качестве отправной точки уместно взять представителей семейства Plethodontidae, самого многочисленного, состоящего из 395 видов (67.5% от общего числа видов в отряде Caudata). Безлегочные саламандры характеризуются значительным онтогенетическим разнообразием, включая прямое развитие, происходящее на земле, и различные варианты бифазного жизненного цикла с водной личинкой (Wake, Marks, 1993; Wake, Hanken, 1996). Как правило, яйца богаты желтком и лишены пигмента, при этом их диаметр варьирует у разных видов от 1.4 до 7.2 мм. Отметим, что безлегочные саламандры являются единственным семейством отряда хвостатых амфибий, у которых встречается прямое развитие.

Прежде всего, в литературе имеются данные по дроблению зародышей видов, у которых эмбриональное и личиночное развитие проходит в воде — *Eurycea (Spelerpes) bislineata* (Goodale, 1911) и *Gyrinophilus porphyriticus* (Collazo, Marks, 1994). Есть также данные по видам, у которых эмбриогенез протекает на земле, а потом имеется стадия водной личинки — *Desmognathus fuscus* (Hilton, 1904, 1909; Wilder, 1904) и *Hemidactylum scutatum* (Humphrey, 1928). Кроме того, изучены виды с прямым развитием — *Plethodon cinereus* (Dent, 1942) и *Desmognathus aeneus* (Marks, Collazo, 1998). Несмотря на разные репродуктивные стратегии и различия в диаметре яйца (около 2.2 мм у *D. aeneus*, 2.7 мм у *E. bislineata* и *H. scutatum*, 3 мм у *D. fuscus*, 4 мм у *G. porphyriticus* и *P. cinereus*), начальные этапы эмбриогенеза у всех перечисленных видов безлегочных саламандр протекают сходно. Синхронность делений клеток зародыша утрачивается на самых ранних этапах дробления — в большинстве случаев после 8-клеточной стадии, причем третье деление, как и два предыдущих, часто является меридиональным либо лишь немного отклоняется от меридионального. Различия размера образующихся в ходе последующего дробления очень мелких анимальных и очень крупных вегетативных бластомеров у зародышей Plethodontidae выражены гораздо резче, чем у аксолотля и тритона. Однако предположение (Wake, Hanken, 1996) о протекании меробластического дробления у *Ensatina eschscholtzii*, вида с прямым развитием и диаметром яйца 6.9 мм, не подтверждено в более поздней публикации, указывающей, что у всех безлегочных сала-

мандр дробление голобластическое (Marks, Collazo, 1998). Наконец, виды Plethodontidae с прямым развитием не обязательно имеют более крупные яйцеклетки, чем виды с бифазным развитием, что особенно хорошо видно при сопоставлении *D. aeneus* и *G. porphyriticus*. Недавнее молекулярно-филогенетическое исследование (Chippindale et al., 2004) показало возможность возврата от эволюционно продвинутого прямого развития плетодонтид к бифазному развитию (анцестральному как для этого семейства, так и для всего отряда хвостатых амфибий). По нашему мнению, этот эволюционный переход существенно облегчается тем обстоятельством, что у безлегочных саламандр при возникновении прямого развития не было обширных морфофизиологических преобразований на самых начальных этапах эмбриогенеза.

Представители семейств Cryptobranchidae (3 вида) и Proteidae (6 видов) откладывают в воду непигментированные, богатые желтком яйца диаметром 5–7 мм. У Cryptobranchidae ранний эмбриогенез подробно изучен у *Cryptobranchus allegheniensis* (Smith, 1906, 1912a, b, 1922, 1926) и *Andrias japonicus (Megalobatrachus maximus)* (de Bussy, 1905). Описания раннего дробления у зародышей этих животных очень хорошо совпадают с соответствующими данными, полученными на Plethodontidae. У Proteidae начальные этапы развития изучены только у *Necturus maculosus* (Eycleshymer, 1902, 1904, 1906). Характер дробления в основном сходен с таковым у плетодонтид и криптобранхид, однако отличается большей нерегулярностью прохождения борозд раннего дробления; весьма велики вариации даже у зародышей из одной и той же кладки.

Перейдем к рассмотрению семейства Hynobiidae (53 вида), представителей которого иногда используют (наряду с амбистоматидами и саламандридами) в экспериментально-эмбриологических исследованиях (Берман и др., 1987; Arizumi et al., 1998). У большинства видов этого семейства диаметр откладываемого в воду пигментированного яйца составляет 1.5–3.2 мм. Синхронность делений анимальных бластомеров утрачивается уже на 16-клеточной стадии у *Hynobius nebulosus* (Kunitomo, 1910) и *Salamandrella keyserlingii* (Сытина и др., 1987). Однако различия в размерах более мелких анимальных и более крупных вегетативных бластомеров при последующем дроблении обоих этих видов примерно такого же порядка, как у уже упомянутых зародышей аксолотля и тритонов. Иными словами, в целом, по-видимому, имеется больше сходства со “стандартным” дроблением Ambystomatidae и Salamandridae, чем с нестандартным дроблением Plethodontidae и Cryptobranchidae. К сожалению, в обстоятельных морфологических исследованиях развития *H. nigrescens* (Takahashi, Iwasawa, 1988; Iwasawa, Yamashita, 1991) нет деталей

о синхронности клеточных делений у ранних зародышей. Особого внимания заслуживает *Onychodactylus japonicus* (Iwasawa, Kera, 1980). У этого вида яйцеклетки крупные и непигментированные, диаметром около 5 мм, борозда третьего деления проходит по меридиану (в отличие от других исследованных представителей семейства Hynobiidae) и весь ход дробления весьма похож на таковой у зародышей Plethodontidae.

К сожалению, в литературе нет данных об особенностях дробления зародышей у четырех небольших семейств хвостатых амфибий, обитающих исключительно в Северной Америке и включающих всего лишь 15 видов. В большинстве случаев яйца крупные (диаметр более 4 мм), непигментированные и богатые желтком. Так обстоит дело у семейств Amphiumidae (Sever et al., 1996a; Fontenot, 1999; Gunzburger, 2003), Dicamptodontidae (Nussbaum, 1969, 1987) и Rhyacotritonidae (Noble, Richards, 1932; Nussbaum, Tait, 1977; Karkaker et al., 2005). Следовательно, есть определенные основания предполагать, что начальные стадии эмбриогенеза у этих трех семейств хвостатых амфибий могли бы быть сходными с таковыми у уже изученных Plethodontidae и Cryptobranchidae. С другой стороны, у представителей семейства Sirenidae откладываемые в воду яйцеклетки значительно мельче (не более 3 мм в диаметре) и анимальное полушарие яйца сильно пигментировано (Noble, Marshall, 1932; Noble, Richards, 1932; Sever et al., 1996b). Разумеется, вопрос о характере раннего дробления является в данном случае особо интригующим.

Наконец, уместно вернуться к представителям Caudata, наиболее обстоятельно изученным в отношении раннего эмбриогенеза – семействам Ambystomatidae (32 вида) и Salamandridae (81 вид). Отметим, что оба семейства представляют лишь 19.3% от общего числа видов хвостатых амфибий. Особенности начальных этапов развития типичных видов этих семейств – соответственно мексиканского аксолотля и японского тритона – уже были рассмотрены выше. Однако анализ литературы дает основания предполагать, что в каждом из двух семейств имеются виды с теми или иными отклонениями от стандартного протекания начальных этапов эмбриогенеза.

В частности, значительное число азиатских и европейских представителей семейства Salamandridae – *Echinotriton chinhaiensis*, *Euproctus montanus*, *Mertensiella caucasica*, *Pachytriton brevipes*, *P. labiatus*, *Salamandra salamandra (maculosa)*, *Tylostotriton taliangensis* и другие – характеризуется крупными, богатыми желтком яйцами (Банников и др., 1977; Noble, 1927; Buckley et al., 2007; см. также сайт <http://amphibiaweb.org>). Самые начальные этапы развития происходят (у разных видов по-разному) в воде, на земле или в яйцеводах материнской осо-

би. Отметим, что для значительного числа видов этого семейства данных по размеру яйца и другим аспектам биологии размножения вообще нет. Среди упомянутых видов Salamandridae с крупными яйцами особенности процесса раннего дробления подробно изучены только у живородящей саламандры *S. salamandra* (Groenroos, 1895). Результаты показывают гораздо больше сходства с начальными этапами эмбриогенеза у семейств Plethodontidae и Cryptobranchidae, чем с таковыми у обыкновенного, альпийского, испанского или японского тритона. Разумеется, данные этой старой работы было бы важно подтвердить на том же или каком-либо другом виде из рода *Salamandra*.

Североамериканское семейство Ambystomatidae состоит из единственного рода *Ambystoma*, в котором имеется два вида с необычной биологией размножения: *Ambystoma cingulatum* и *A. opacum* откладывают яйца не в воду, а на дно высохших временных водоемов (O'Donnell, 1937; Anderson, Williamson, 1976; Petranka et al., 1982). Таким образом, эмбриональное развитие протекает на земле, и вылупление личинок происходит после затопления яиц дождевой водой. Предполагают, что такие особенности онтогенеза эволюционировали у двух видов конвергентно, в ответ на сходные экологические условия. Важно отметить, что при этом у амбистоматид (в отличие от других семейств хвостатых амфибий, у которых имеет место переход к эмбриогенезу на земле) не наблюдается увеличения размеров и изменения структуры яйца (Nussbaum, 1987). В частности, диаметр зрелого яйца в пределах всего рода *Ambystoma* варьирует от 2 до 3 мм, тогда как у *A. cingulatum* и *A. opacum* он составляет соответственно 2.3 и 2.7 мм. Остается неизвестным, каков характер раннего дробления этих двух видов, и данный вопрос мог бы быть предметом специального исследования.

В заключение уместно кратко обсудить эволюционные аспекты раннего эмбриогенеза в отряде хвостатых амфибий. Более 40 лет тому назад (Salthe, 1969) была предложена экологическая классификация типов развития у Caudata. Особенности протекания ранних стадий дробления при этом не учитывались. Были выделены тип 1 (бифазное развитие маленьких пигментированных яиц, откладываемых в пруды или другие стоячие водоемы), тип 2 (бифазное развитие крупных непигментированных яиц, откладываемых в быстро текущую воду) и тип 3 (прямое развитие крупных непигментированных яиц, откладываемых на землю), а также предпринята попытка установить эволюционные взаимоотношения между ними. Однако в настоящее время ясно, и это видно из нашего обзора, что репродуктивные стратегии в отряде хвостатых амфибий гораздо более разнообразны, чем предполагалось в упомянутой работе. Типичные примеры: разные варианты протекания эмбрионального развития на земле с последующей

водной личинкой (у *Hemidactylum scutatum* и *Ambystoma opacum*), переход к прямому развитию у *Desmognathus aeneus* без существенного увеличения размера яйца и т.д. Тем не менее, мы считаем, что полностью отвергать гипотезу Сальте (Salthe, 1969) об анцестральном характере второго типа развития у Caudata было бы преждевременно. Отметим, что идею об анцестральности развития хвостатых амфибий в быстро текущей воде поддерживали также и некоторые другие авторы (Veith et al., 1998).

По нашему мнению, однако, ключевым должен быть вопрос о выяснении характера начальных этапов эмбриогенеза у самых примитивных семейств Caudata, имеющих наружное оплодотворение. Такими семействами являются Сруптобранхидае, Нунобидае и Сиренидае (Zhang, Wake, 2009). Как уже указано выше, раннее дробление примитивных криптобранхид сходно с нестандартным ранним дроблением эволюционно продвинутых плетодонтид. Многие Нунобидае (например, *Hynobius nebulosus* и *Salamandrella keyserlingii*) имеют промежуточный характер раннего дробления, но нельзя исключить, что в этом достаточно обширном семействе имеются виды со стандартным ранним дроблением, включающим серию из примерно 10 синхронных делений. Весьма вероятно наличие такого стандартного дробления у представителей семейства Сиренидае, но пока это не показано. Таким образом, вопрос об анцестральном типе раннего дробления в отряде хвостатых амфибий остается открытым.

Наконец, отметим, что в последние годы модельным объектом биологии развития стала листовая лягушка *Eleutherodactylus coqui* — представитель отряда Anura с нестандартным типом развития (Callery, 2006). Для биологии развития амфибий было бы очень важно сделать модельным объектом также и какой-то вид из отряда Caudata, имеющего крупные, богатые желтком яйца и необычный характер раннего дробления. При выборе такого объекта вопрос о наличии у него прямого развития или бифазного жизненного цикла, возможно, не имеет решающего значения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
- Берман Д.И., Горголюк С.И., Нейфах А.А. Зависимость скорости эмбрионального развития от температуры у сибирского углозуба и тритона обыкновенно // Онтогенез. 1987. Т. 18. № 3. С. 247–256.
- Бордзиловская Н.П., Детлаф Т.А. Аксолотль *Ambystoma mexicanum* Соре // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 370–391.
- Бочаров Ю.С. Эволюционная эмбриология позвоночных. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. 232 с.
- Васецкий С.Г. Испанский тритон *Pleurodeles waltlii* Michah // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 342–369.
- Детлаф Т.А. Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: Наука, 2001. 211 с.
- Лиознер Л.Д. Тритоны *Triturus vulgaris*, *Tr. cristatus* // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 324–341.
- Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б. Развитие сибирского углозуба. М.: Наука, 1987. 88 с.
- Anderson J.D., Williamson G.K. Terrestrial mode of reproduction in *Ambystoma cingulatum* // Herpetologica. 1976. V. 32. P. 214–221.
- Arizumi T., Takano K., Ninomiya H., Asashima M. Activin-treated urodele animal caps: 1. Mesoderm and endoderm differentiation of salamander animal caps // Zool. Sci. 1998. V. 15. P. 887–892.
- Buckley D., Alcobendas M., Garcia-Paris M., Wake M.H. Heterochrony, cannibalism, and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra* // Evol. Devel. 2007. V. 9. 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 // Stem. Cell Devel. Biol. 2006. V. 17. P. 80–92.
- Chippindale P.T., Bonett R.M., Baldwin A.S. et al. Phylogenetic evidence for a major reversal of life-history evolution in plethodontid salamanders // Evolution. 2004. V. 58. P. 2809–2822.
- 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. P. 239–258.
- de Bussy L.P. Die ersten Entwicklungsstadien des *Megalobatrachus maximus* // Zool. Anz. 1905. Bd 28. S. 523–536.
- Dent J.N. The embryonic development of *Plethodon cinereus* as correlated with the differentiation and functioning of the thyroid gland // J. Morphol. 1942. V. 71. P. 577–601.
- Eycleshymer A.C. The formation of the embryo of *Necturus*, with remarks on the theory of concrescence // Anat. Anz. 1902. V. 21. P. 341–353.
- Eycleshymer A.C. Bilateral symmetry in the egg of *Necturus* // Anat. Anz. 1904. V. 25. P. 230–240.
- Eycleshymer A.C. The habits of *Necturus maculosus* // Amer. Nat. 1906. V. 40. P. 123–136.
- Fontenot C.L. Reproductive biology of the aquatic salamander *Amphiuma tridactylum* in Louisiana // J. Herpetol. 1999. V. 33. P. 100–105.
- Goodale H.D. The early development of *Spelerpes bilineatus* (Green) // Amer. J. Anat. 1911. V. 12. P. 173–247.
- Groenroos H. Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders (*Salamandra maculosa* Laur.) // Anat. Hefte. 1895. Bd 6. S. 153–247.
- Gunzburger M.S. Evaluation of the hatching trigger and larval ecology of the salamander *Amphiuma means* // Herpetologica. 2003. V. 59. P. 459–468.

- Hara K. The cleavage pattern of the axolotl egg studied by cinematography and cell counting // Wilhelm Roux's Arch. 1977. V. 181. P. 73–87.
- Hilton W.A. Segmentation of the ovum of *Desmognathus fusca* // Amer. Nat. 1904. V. 38. P. 498–500.
- Hilton W.A. General features of the early development of *Desmognathus fusca* // J. Morphol. 1909. V. 20. P. 533–559.
- Humphrey R.R. Ovulation in the four-toed salamander, *Hemidactylium scutatum*, and the external features of cleavage and gastrulation // Biol. Bull. 1928. V. 54. P. 307–323.
- Hurtado C., De Robertis E.M. Neural induction in the absence of organizer in salamanders is mediated by MAPK // Devel. Biol. 2007. V. 307. P. 282–289.
- Iwasawa H., Kera Y. Normal stages of development of the Japanese lungless salamander, *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn) // Japan. J. Herpetol. 1980. V. 8. P. 73–89.
- Iwasawa H., Yamashita K. Normal stages of development of a hynobiid salamander, *Hynobius nigrescens* Stejneger // Japan. J. Herpetol. 1991. V. 14. P. 39–62.
- Jockusch E.L. Techniques for obtaining and raising plethodontid salamander eggs // Int. J. Devel. Biol. 1996. V. 40. P. 911–912.
- Karraker N.E., Ollivier L.M., Hodgson G.R. Oviposition site of the southern torrent salamander (*Rhyacotriton variegatus*) in northwestern California // Northwest. Nat. 2005. V. 86. p. 34–36.
- Keller R., Shook D.R. Gastrulation in Amphibians // Gastrulation: from cells to embryo / Ed. by C.D. Stern. Cold Spring Harbor, N.Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2004. P. 171–203.
- Kunitomo K. Über die Entwicklungsgeschichte des *Hynobius nebulosus* // Anat. Hefte. 1910. Bd 40. S. 193–283.
- Marks S.B., Collazo A. Direct development in *Desmognathus aeneus* (Caudata: Plethodontidae): a staging table // Copeia. 1998. № 3. P. 637–648.
- 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. P. 617–619.
- Noble G.K. The value of life history data in the study of the evolution of the amphibia // Ann. New York Acad. Sci. 1927. V. 30. P. 31–128.
- Noble G.K., Marshall B.C. The validity of *Siren intermedia* LeConte, with observations on its life history // Amer. Mus. Novit. 1932. № 532. P. 1–17.
- Noble G.K., Richards L.B. Experiments on the egg-laying of salamanders // Amer. Mus. Novit. 1932. № 513. P. 1–25.
- Nussbaum R.A. Nests and eggs of the pacific giant salamander, *Dicamptodon ensatus* (Eschscholtz) // Herpetologica. 1969. V. 25. P. 257–262.
- Nussbaum R.A. Parental care and egg size in salamanders: an examination of the safe harbor hypothesis // Res. Popul. Ecol. 1987. V. 29. P. 27–44.
- Nussbaum R.A., Tait C.K. Aspects of the life history and ecology of the Olympic salamander, *Rhyacotriton olympicus* (Gaije) // Amer. Midl. Nat. 1977. V. 98. P. 176–199.
- O'Donnell D.J. Natural history of the ambystomatid salamanders of Illinois // Amer. Midl. Nat. 1937. V. 18. P. 1063–1071.
- Petranka J.W., Just J.J., Crawford E.C. Hatching of amphibian embryos: the physiological trigger // Science. 1982. V. 217. P. 257–259.
- Salthe S.N. Reproductive modes and the number and sizes of ova in the urodeles // Amer. Midl. Nat. 1969. V. 81. P. 467–490.
- Sever D.M., Doody J.S., Reddish C.A. et al. Sperm storage in spermathecae of the great lamprey eel, *Amphiuma tridactylum* (Caudata: Amphiumidae) // J. Morphol. 1996a. V. 230. P. 79–97.
- Sever D.M., Rania L.C., Krenz J.D. Reproduction of the salamander *Siren intermedia* Le Conte with especial reference to oviducal anatomy and mode of fertilization // J. Morphol. 1996b. V. 227. P. 335–348.
- Signoret J., Lefresne J. Contribution à l'étude de la segmentation de l'oeuf d'axolotl: 1. Définition de la transition blastuléenne // Ann. Embryol. Morphogen. 1971. V. 4. P. 113–123.
- Signoret J., Colletot 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. P. 146–164.
- Smith B.G. The embryology of *Cryptobranchus allegheniensis*, including comparisons with some other vertebrates. 1. Introduction; the history of the egg before cleavage // J. Morphol. 1912a. V. 23. P. 61–157.
- Smith B.G. The embryology of *Cryptobranchus allegheniensis*, including comparisons with some other vertebrates. 2. General embryonic and larval development, with special reference to external features // J. Morphol. 1912b. V. 23. P. 455–565.
- Smith B.G. The origin of bilateral symmetry in the embryo of *Cryptobranchus allegheniensis* // J. Morphol. 1922. V. 36. P. 357–399.
- Smith B.G. The embryology of *Cryptobranchus allegheniensis*. 3. Formation of the blastula // J. Morphol. Physiol. 1926. V. 42. P. 197–252.
- Spemann H. Embryonic development and induction. New Haven: Yale Univ. Press, 1938. 401 p.
- Spemann H., Mangold H. Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organismen // Wilhelm Roux's Arch. 1924. Bd 100. S. 599–638.
- Suzuki A., Kuwabara Y., Kuwana T. Analysis of cell proliferation during early embryogenesis // Devel. Growth Differ. 1976. V. 18. P. 447–455.
- Takahashi H., Iwasawa H. Changes in the size of egg-form embryos with the advance of development in the salamander *Hynobius nigrescens* // Japan. J. Herpetol. 1988. V. 12. P. 124–126.
- Veith M., Steinfartz S., Zardoya R. et al. A molecular phylogeny of 'true' salamanders (family Salamandridae) and the evolution of terrestriality of reproductive modes // J. Zool. Syst. Evol. Res. 1998. V. 36. P. 7–16.
- Wake D.B., Marks S.B. Development and evolution of plethodontid salamanders: a review of prior studies and

- a prospectus for future research // *Herpetologica*. 1993. V. 49. P. 194–203.
- 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. P. 859–869.
- Wilder H.H. The early development of *Desmognathus fusca* // *Amer. Nat.* 1904. V. 38. P. 117–125.
- Yamazaki-Yamamoto K., Takata K., Kato Y. Changes of chromosome length and constitutive heterochromatin in association with cell division during early development of *Cynops pyrrhogaster* embryo // *Devel. Growth Differ.* 1984. V. 26. P. 295–302.
- Zhang P., Wake D.B. Higher-level salamander relationships and divergence dates inferred from complete mitochondrial genomes // *Mol. Phylogen. Evol.* 2009. V. 53. P. 492–508.

ON THE DIVERSITY OF THE PRIMARY STEPS OF EMBRYONIC DEVELOPMENT IN THE CAUDATE AMPHIBIANS

A. G. Desnitskiy

*Department of Embryology, St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9,
St. Petersburg, 199034 Russia
E-mail: adesnitskiy@mail.ru*

Abstract—Literary data on the peculiarities of the egg cleavage process in various representatives of the order of caudate amphibians consisting of 10 families have been considered. It has been recognized that in considerable number of species of Plethodontidae, Cryptobranchidae, and some other families, the synchrony of divisions is lost already after the 8-celled stage of the cleavage in large, yolk-rich and unpigmented eggs. A “standard” cleavage of early embryos of caudate amphibians, which had been described in the text-books on developmental biology and consists approximately of 10 synchronous divisions of comparatively small eggs, is characteristic only of the families Ambystomatidae and Salamandridae including 19.3% of species within the order Caudata. However, within each of these families there seems to be a number of species with a “nonstandard” type of early cleavage. The evolutionary relationships between two main types of early embryogenesis within the order Caudata are discussed.

Keywords: cleavage, egg size, evolution of development, ontogenetic diversity, *Ambystoma*, Caudata, Hynobiidae, Plethodontidae, Salamandridae