

УДК 591

О КЛАССИФИКАЦИИ ТИПОВ ДРОБЛЕНИЯ У ЗАРОДЫШЕЙ АМФИБИЙ

© 2014 г. А. Г. Десницкий

Кафедра эмбриологии, Санкт-Петербургский государственный университет

199034 Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 7/9

E-mail: adesnitskiy@mail.ru

Поступила в редакцию 14.05.13 г.

Окончательный вариант получен 19.06.13 г.

Представлены краткий обзор и предварительная классификация типов дробления зародышей в классе амфибий. Используются литературные данные по 41 виду бесхвостых и 22 видам хвостатых амфибий в отношении характера третьей борозды дробления (широтная или меридиональная) и стадии перехода от синхронных к асинхронным делениям бластомеров в анимальном полушарии (4–8-клеточная стадия, 8–16-клеточная стадия или позднее). На основании этого установлены четыре типа дробления зародыша амфибий и предпринята попытка выяснения эволюционных взаимоотношений между ними. Так называемый “стандартный” тип дробления (обширная серия синхронных делений бластомеров, включая широтные борозды третьего дробления) с характерными модельными видами *Ambystoma mexicanum* и *Xenopus laevis*, вероятно, является эволюционно продвинутым, возникнув независимо в отрядах Anura и Caudata. Анцестральный тип дробления амфибий, по-видимому, представлен видами с меридиональными бороздами третьего дробления и утратой синхронности уже на 8-клеточной стадии (как у примитивных хвостатых земноводных из семейства Scytobranhidae).

Ключевые слова: Anura, Caudata, диаметр яйца, дробление зародыша, разнообразие.

DOI: 10.7868/S0475145014010029

“Характер дробления яиц амфибий так хорошо известен, что повторяться о нем не требуется” (Dan, 1960, p. 332).

Амфибии из родов *Ambystoma*, *Rana* и *Xenopus* являются модельными организмами, обстоятельно изученными в эмбриологическом отношении (Rugh, 1951, 1962; Schreckenber, Jacobson, 1975; Hara, Boterenbrood, 1977; Nieuwkoop, Faber, 1994; Детлаф, 2001). Подробные данные по раннему онтогенезу лягушки *Xenopus laevis* и саламандры *Ambystoma mexicanum* совершенно обоснованно включаются в современные учебники по эмбриологии и биологии развития (Signoret, Collenot, 1991; Slack, 2001; Gilbert, 2010). Однако *Ambystoma*, *Rana* и *Xenopus* не представляют всех земноводных. Очевидно, что Дан (Dan, 1960) основывал свою точку зрения о характере дробления амфибий исключительно на информации по очень немногим модельным видам.

Класс Amphibia, который включает 6265 видов Anura, 647 видов Caudata и 192 вида Gymnophiona (Amphibiaweb, 2013), показывает большое разнообразие особенностей размножения и развития

среди огромного числа видов, изученных герпетологами (Salthe, 1969; Lamotte, Lescure, 1977; Duellman, 1985; Duellman, Trueb, 1994; Haddad, Prado, 2005; Wells, 2007). Тем не менее, данные по специфическим особенностям раннего дробления зародышей имеются в настоящее время только для сравнительно небольшого числа видов земноводных. Существуют таблицы нормального развития различных амфибий, но не все они включают описания догастрюляционного онтогенеза. Есть основания думать, что подробный анализ типов дробления амфибий может представить важный компонент сравнительной и эволюционной эмбриологии этой группы.

Недавно мной были опубликованы обзоры о процессе дробления в избранных семействах австралийских и южноамериканских лягушек со значительным экологическим и онтогенетическим разнообразием (Десницкий, 2010; Desnitskiy, 2011), а также у всего отряда Anura (Desnitskiy, 2012) и отряда Caudata (Десницкий, 2011). У Anura были установлены “стандартное дробление” (на примере *Xenopus laevis* и нескольких представителей *Bufo*, *Hyla*, *Microhyla*, *Rana* и некоторых

других родов) и “нестандартное дробление” (на примере *Ascaphus truei*, *Eleutherodactylus coqui*, *Gastrotheca riobambae*, *Heleioporus eyrei*, *Philoria sphagnicolus* и нескольких других лягушек с различными отклонениями от стандартного типа дробления). У Caudata предварительно установлены стандартный (*Ambystoma mexicanum*, *Cynops pyrrhogaster*), нестандартный (*Cryptobranchus alleghaniensis*, *Desmognathus aeneus*, *Gyrinophilus porphyriticus*, *Necturus maculosus*, *Onychodactylus japonicus*, *Salamandra salamandra*) и промежуточные типы дробления (*Hynobius nebulosus*, *Salamandrella keyserlingii*).

Настоящая статья рассматривает одновременно все современные отряды земноводных и представляет первую попытку обзора и классификации типов раннего дробления во всем классе Amphibia. Собранные информация происходит как из экспериментально-эмбриологической литературы (если она имеется для данного вида), так и из зоологических статей с морфологическими описаниями ранних зародышей (главным образом таблицы развития). Принимая во внимание характер борозды третьего дробления (широтная или меридиональная) и стадию перехода от синхронных к асинхронным делениям бластомеров в анимальном полушарии (4–8-клеточная стадия, 8–16-клеточная стадия или позднее), можно различить четыре типа дробления зародышей амфибий. Намечаются некоторые перспективы дальнейшего анализа эволюционных взаимоотношений между этими типами дробления.

ПЕРВЫЙ (“СТАНДАРТНЫЙ”) ТИП ДРОБЛЕНИЯ

В качестве отправной точки уместно взять так называемое “стандартное” дробление у двух модельных организмов, мексиканского аксолотля *Ambystoma mexicanum* (Caudata: Ambystomatidae) и южноафриканской шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae). Среди амфибий эти виды наиболее подробно изучены в отношении дробления и ранних клеточных циклов. В пигментированном анимальном полушарии раннего зародыша аксолотля протекают десять последовательных синхронных делений (Signoret, Lefresne, 1971; Бордзиловская, Детлаф, 1975; Nara, 1977), тогда как зародыш *Xenopus laevis* имеет 11 синхронных делений (Детлаф, Руднева, 1975; Landström et al., 1975; Newport, Kirschner, 1982a). После этого имеет место переходная стадия средней бластулы, когда скорость клеточных делений замедляется, теряется синхронность клеток и происходит инициация главной транскрипционной активности генома (Newport, Kirschner, 1982b; Andéol, 1994).

Сходное число синхронных делений дробления (10–12) имеется в случае обыкновенной лягушки *Rana temporaria* (Anura: Ranidae) (Дабагян, Слепцова, 1975) и японского тритона *Cynops pyrrhogaster* (Caudata: Salamandridae) (Suzuki et al., 1976; Yamazaki-Yamamoto et al., 1984). Оба вида были изучены достаточно подробно, хотя и в меньшей степени, чем *Ambystoma mexicanum* и *Xenopus laevis*. Ряд представителей из двух семейств хвостатых амфибий, Ambystomatidae and Salamandridae, и более чем десяти семейств бесхвостых амфибий характеризуются таким же типом дробления; период синхронных клеточных делений в анимальном полушарии зародыша достаточно обширный, хотя их число точно не определено. В таблице 1 представлен список видов с этим типом дробления. Следует отметить, что таксономия дается в согласии с сайтом Amphibiaweb (2013). Подразделение отряда Anura на примитивных лягушек (Archaeobatrachia) и продвинутых лягушек (Neobatrachia) представлено по Дуэльману (Duellman, 1975; Roelants, Bossuyt, 2005). Точные данные по скорости дробления в таблицу не включены, поскольку для многих видов они отсутствуют. В большинстве случаев процесс дробления протекает у хвостатых амфибий значительно медленнее, чем у бесхвостых амфибий (Elinson, del Pino, 2012).

У всех амфибий, которые включены в таблицу 1, третье широтное дробление сопровождается первыми двумя меридиональными дроблениями. Результатом этого события является первичная дифференциация на анимальные и вегетативные бластомеры, происходящая на 8-клеточной стадии. Во многих случаях первый тип дробления сопряжен с ранним развитием в стоячей воде, однако стандартное дробление зародышей *Epipedobates machalilla* и *Polypedates teraiensis* происходит в гнездах, находящихся вне воды, хотя позднее имеется стадия водного экзотрофного головастика (del Pino et al., 2004; Chakravarty et al., 2011). Это является хорошим примером, показывающим отсутствие строгой корреляции между репродуктивными стратегиями лягушек и типами дробления. С другой стороны, данные по *Echinotriton chinhaiensis* (большие яйца) показывают отсутствие строгой корреляции между диаметром яйца саламандры и стандартным типом дробления (Feng et al., 2001). Однако в большинстве случаев первый тип дробления связан с относительно небольшим диаметром яйца.

ВТОРОЙ ТИП ДРОБЛЕНИЯ

Раннее развитие южноамериканской сумчатой лягушки *Gastrotheca riobambae* (Hemiphractidae) характеризуется максимальным отклонением от

Таблица 1. Амфибии с первым типом дробления (третье дробление широтное; обширная серия синхронных клеточных делений в анимальном полушарии)

Таксоны (отряды, семейства, виды)	Диаметр яйца, мм	Ссылка
Caudata		
Ambystomatidae		
<i>Ambystoma maculatum</i>	2–2.7	Eycleshymer, 1895; Harrison, 1962
<i>Ambystoma mexicanum</i>	1.8–2	Signoret, Lefresne, 1971; Бордзиловская, Детлаф, 1975; Schreckenber, Jacobson, 1975; Hara, 1977
Salamandridae		
<i>Cynops pyrrhogaster</i>	2	Anderson, 1943; Suzuki et al., 1976; Yamazaki-Yamamoto et al., 1984
<i>Ichthyosaura alpestris</i>	1.8	Knight, 1938; Epperlein, Junginger, 1982
<i>Echinotriton chinhaiensis</i>	3.2–3.8	Feng et al., 2001
<i>Lissotriton helveticus</i>	1.3–1.8	Schönmann, 1938; Gallien, Bidaud, 1959
<i>Lissotriton italicus</i>	1.5	Tripepi et al., 1998
<i>Lissotriton vulgaris</i>	1.3–1.8	Лиознер, 1975
<i>Notophthalmus viridescens</i>	1.5	Fankhauser, 1967; Khan, Liversage, 1995
<i>Pleurodeles waltl</i>	1.4–2	Gallien, Durocher, 1957; Васецкий, 1975; Shi, Boucaut, 1995
<i>Taricha torosa</i>	2.3	Twitty, Bodenstein, 1962
<i>Triturus carnifex</i>	1.7–2	D'Amen et al., 2006
<i>Triturus cristatus</i>	1.8–2	Лиознер, 1975
Anura (Archaeobatrachia)		
Alytidae		
<i>Discoglossus pictus</i>	1.3–1.6	Gallien, Houillon, 1951
Bombinatoridae		
<i>Bombina orientalis</i>	2–2.3	Sussman, Betz, 1978; Michael, 1981
Pipidae		
<i>Xenopus laevis</i>	1.3–1.4	Детлаф, Руднева, 1975; Newport, Kirschner, 1982a, b; Kirschner et al., 1985; Nieuwkoop, Faber, 1994
Scaphiropodidae		
<i>Spea bombifrons</i>	1–1.6	Trowbridge, Trowbridge, 1937; Trowbridge, 1941
Anura (Neobatrachia)		
Bufonidae		
<i>Anaxyrus cognatus</i>	1.2	Bragg, 1938, 1939
<i>Bufo bufo</i>	1.8	Cambar, Gipouloux, 1956
<i>Duttaphrynus melanostictus</i>	1.3	Khan, 1965
<i>Incilius valliceps</i>	1.2–1.3	Limbaugh, Volpe, 1957
<i>Rhinella arenarum</i>	1.7–1.8	del Conte, Sirlin, 1952
Dendrobatidae		
<i>Epipedobates machalilla</i>	1.6	del Pino et al., 2004
Dicroglossidae		
<i>Euphlyctis cyanophlyctis</i>	1.3	Ramaswami, Lakshman, 1959
<i>Hoplobatrachus rugulosus</i>	1.4–1.7	Pan, Liang, 1990
Hylidae		
<i>Hyla japonica</i>	1.2–1.4	Iwasawa, Futagami, 1992
<i>Hyla orientalis</i>	1.4	Sayim, Kaya, 2008
<i>Litoria rubella</i>	1–1.1	Tyler, 1998

Таблица 1. Окончание

Таксоны (отряды, семейства, виды)	Диаметр яйца, мм	Ссылка
Leptodactylidae		
<i>Engystomops coloradorum</i>	1.3	Romero-Carvajal et al., 2009
<i>Engystomops pustulosus</i>	—	Romero-Carvajal et al., 2009
<i>Engystomops randi</i>	1.1	Romero-Carvajal et al., 2009
<i>Pleurodema brachyops</i>	1	Leon-Ochoa, Donoso-Barros, 1970
Microhylidae		
<i>Microhyla okinavensis</i>	0.9–1	Shimizu, Ota, 2003
<i>Microhyla ornata</i>	0.7–0.8	Padhye, Ghate, 1989; Narzary, Bordoloi, 2013
<i>Uperodon globulosus</i>	1.3	Narzary, Bordoloi, 2013
Myobatrachidae		
<i>Limnodynastes tasmaniensis</i>	1.3	Panter, 1986
Odontophrynidae		
<i>Odontophrynus cordobae</i>	1.3–1.4	Grenat et al., 2011
Ranidae		
<i>Clinotarsus alticola</i>	1.2–1.5	Sailo, 2010
<i>Hylarana leptoglossa</i>	0.5–0.6	Saha, Gupta, 2011
<i>Rana dalmatina</i>	1.7–1.8	Cambar, Marrot, 1954
<i>Rana pipiens</i>	1.6–1.8	Shumway, 1940; Rugh, 1951
<i>Rana sylvatica</i>	1.8–2.4	Pollister, Moore, 1937
<i>Rana temporaria</i>	2	Дабагян, Слепцова, 1975
Rhacophoridae		
<i>Polypedates teraiensis</i>	2–2.2	Chakravarty et al., 2011

стандартного эмбриогенеза амфибий. В отличие от многочисленных видов с первым типом дробления, борозды третьих делений дробления меридиональные (вертикальные) (del Pino, Escobar, 1981; Elinson, del Pino, 1985). Более того, синхронность делений теряется уже на 8-клеточной стадии, а иногда даже раньше (del Pino, Looq-Vela, 1990). Инициация главной активации транскрипции генома происходит в развитии *Gastrotheca riobambae*, в отличие от *Ambystoma mexicanum* и *Xenopus laevis*, гораздо раньше, чем на стадии средней бластулы (del Pino, Elinson, 2003).

Несколько других видов бесхвостых и хвостатых амфибий также характеризуются вторым типом дробления (таблица 2), хотя их ранние зародыши изучены не столь обстоятельно как таковые у *Gastrotheca riobambae*. Уместно отметить, что все эти виды имеют голобластическое дробление, в ходе которого целое яйцо разделяется на многочисленные маленькие клетки. Однако в некоторых случаях, таких как *Gastrotheca riobambae* и безлегочная саламандра *Ensatina eschscholtzii*, ранние

стадии дробления напоминают меробластический паттерн костистых рыб, рептилий и птиц, поскольку первые плоскости дробления не могут пройти по всему яйцу (Collazo, Keller, 2010).

ТРЕТИЙ ТИП ДРОБЛЕНИЯ

С чисто морфологической точки зрения третий тип дробления является промежуточным между двумя предыдущими типами. Борозда третьего дробления широтная (сходно со стандартным типом дробления), тогда как синхронность делений теряется после 8–16-клеточной стадии (чуть позднее, чем в случае второго типа дробления). Этот тип дробления характерен для двух видов хвостатых и пяти видов бесхвостых амфибий (таблица 3). Важно отметить, что у обоих видов хинобиид и у обоих представителей рода *Rhinoderma* синхронность делений в анимальном полушарии теряется на 16-клеточной стадии. У трех видов миобатрахид синхронность теряется на 8-клеточной стадии. Тем не менее, все виды с тре-

Таблица 2. Амфибии со вторым типом дробления (третье дробление меридиональное; потеря синхронности делений уже на 4–8-клеточной стадии)

Таксоны (отряды, семейства, виды)	Диаметр яйца, мм	Ссылка
Caudata		
Cryptobranchidae		
<i>Andrias davidianus</i>	5–8	Luo et al., 2007
<i>Andrias japonicus</i>	5–5.5	de Bussy, 1905
<i>Cryptobranchus alleganiensis</i>	6	Smith, 1906, 1912, 1922, 1926
Hynobiidae		
<i>Onychodactylus japonicus</i>	5	Iwasawa, Kera, 1980
Plethodontidae		
<i>Desmognathus fuscus</i>	3	Wilder, 1904; Hilton, 1909
<i>Ensatina eschscholtzii</i>	5.3–6.9	Collazo, Keller, 2010
Proteidae		
<i>Necturus maculosus</i>	5–6	Eycleshymer, 1904; Eycleshymer, Wilson, 1910
Anura (Archaeobatrachia)		
Ascaphidae		
<i>Ascaphus truei</i>	4	Brown, 1975, 1989
Anura (Neobatrachia)		
Hemiphractidae		
<i>Gastrotheca riobambae</i>	3	del Pino, Escobar, 1981; Elinson, del Pino, 1985; del Pino, Looor-Véla, 1990; del Pino, Elinson, 2003
Myobatrachidae		
<i>Phyllorhina sphagnicolus</i>	3.3	de Bavay, 1993
Rhacophoridae		
<i>Rhacophorus arboreus</i>	3	Iwasawa, Kawasaki, 1979

Таблица 3. Амфибии с третьим типом дробления (третье дробление широтное; потеря синхронности делений на 8–16-клеточной стадии)

Таксоны (отряды, семейства, виды)	Диаметр яйца, мм	Ссылка
Caudata		
Hynobiidae		
<i>Hynobius nebulosus</i>	2.3–3.2	Kunitomo, 1910
<i>Salamandrella keyserlingii</i>	1.5–2.4	Сытина и др., 1987
Anura (Neobatrachia)		
Myobatrachidae		
<i>Heleioporus eyrei</i>	2.6–2.9	Packer, 1966
<i>Myobatrachus gouldii</i>	4–5	Roberts, 1981; Anstis et al., 2007
<i>Pseudophryne australis</i>	3–3.5	Jacobson, 1963
Rhinodermatidae		
<i>Rhinoderma darwini</i>	4	Jorquera et al., 1972
<i>Rhinoderma rufum</i>	2.4	Jorquera et al., 1974

тым типом дробления заслуживают дальнейшего подробного эмбриологического исследования.

ЧЕТВЕРТЫЙ ТИП ДРОБЛЕНИЯ

Этот тип дробления в настоящее время представляет только *Eleutherodactylus coqui*, лягушка с прямым развитием из неотропического семейства Eleutherodactylidae. Потеря синхронности делений в больших, богатых желтком яйцах (диаметр 3.5–4.0 мм) происходит на стадии 32 клеток или позднее и эта тема заслуживает дальнейшего исследования. Борозды третьего дробления меридиональные (вертикальные) (del Pino, Elinson, 2003; Elinson, 2009). Сходный тип дробления, по-видимому, характерен для некоторых родственных видов с прямым развитием, таких как *Eleutherodactylus portoricensis* (Gitlin, 1944), однако подробности относительно синхронности клеток отсутствуют. Уместно напомнить, что другие амфибии с прямым развитием, безлегочная саламандра *Ensatina eschscholtzii* и миобатрахидная лягушка *Myobatrachus gouldii*, имеют соответственно второй и третий типы дробления.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Обзор данных по раннему дроблению у 41 вида бесхвостых и 22 видам хвостатых земноводных устанавливает четыре типа дробления амфибий. Главные признаки каждого из них и типичные виды (в скобках) перечисляются ниже.

Первый тип дробления: третье дробление широтное; обширная серия синхронных клеточных делений в анимальном полушарии (*Ambystoma mexicanum*, *Rana temporaria*, *Xenopus laevis*).

Второй тип дробления: третье дробление меридиональное; потеря синхронности делений уже на 4–8-клеточной стадии (*Cryptobranchus alleganiensis*, *Gastrotheca riobambae*, *Ensatina eschscholtzii*).

Третий тип дробления: третье деление широтное; потеря синхронности делений на 8–16-клеточной стадии (*Heleioporus eyrei*, *Rhinoderma darwini*, *Salamandrella keyserlingii*).

Четвертый тип дробления: третье дробление меридиональное; потеря синхронности делений не ранее 32-клеточной стадии (*Eleutherodactylus coqui*).

Следует кратко упомянуть о раннем развитии Gymnophiona, группы очень слабо изученной в эмбриологическом отношении. В этом отряде лучше всего изучен процесс дробления у *Ichthyophis glutinosus* (Ichthyophiidae) (Svensson, 1938). Тем не менее, данных по третьему дроблению нет и поэтому нельзя определить, показывает ли этот вид второй или третий тип дробления. Уместно заметить, что сходная ситуация имеет место у не-

скольких видов безлегочных саламандр. Нет точных данных об ориентации третьего дробления у ранних зародышей *Gyrinophilus porphyriticus* (Collazo, Marks, 1994) и *Desmognathus aeneus* (Marks, Collazo, 1998), тогда как у *Eurycea bislineata* (Goodale, 1911) и *Hemidactylum scutatum* (Humphrey, 1928) борозды третьего дробления варьирующие (широтные или меридиональные). Кроме того, имеются старые работы, показывающие некоторые специфические особенности характера дробления у *Salamandra salamandra* (Grönroos, 1895) и *Salamandra atra* (Wunderer, 1910), однако ранний эмбриогенез этих двух живородящих видов из семейства Salamandridae требует более полного анализа. В случае бесхвостых амфибий доступная информация также неполная и недавно я отметил (Desnitskiy, 2012), что ряд видов лягушек и жаб из родов *Alytes* (Alytidae), *Hyperolius* (Hyperoliidae), *Odorrana* (Ranidae), *Phyllomedusa* (Hylidae) и некоторых других должны быть исследованы более детально в отношении процесса раннего дробления. Нельзя исключить, что впоследствии будут установлены дополнительные типы дробления амфибий.

Имеются теоретические и экспериментальные работы по детерминации плоскости дробления у ранних зародышей амфибий с использованием *Xenopus laevis* в качестве модельного вида (Bjerknes, 1986; Valles et al., 2002; Wühr et al., 2010). Рассмотрение подробностей не входит в задачи этой статьи. Однако представляет интерес сопоставление данных из таблиц 2 и 3: бесхвостые амфибии соответственно со вторым и третьим типами дробления. У них у всех большие, богатые желтком яйца. Таким образом, корреляции между диаметром яйца и ориентацией третьего дробления, по-видимому, нет. Были бы важны соответствующие эксперименты на немодельных видах лягушек с большими яйцами.

Представляют интерес эволюционные взаимоотношения между таксонами, которые показывают эти четыре типа дробления. Среди амфибий со вторым типом дробления имеются как примитивные виды (*Andrias davidianus*, *Andrias japonicus*, *Cryptobranchus alleganiensis*, *Ascapus truei*), так и эволюционно продвинутые виды (*Ensatina eschscholtzii*, *Gastrotheca riobambae*, *Phyloria sphagnicolus*, *Rhacophorus arboreus*). Такой же ход дробления характерен для двоякодышащих рыб *Lepidosiren paradoxa* и *Neoceratodus forsteri* (Kerr, 1900; Miller, 1923; Kemp, 1982), которые являются ближайшими живыми родственниками наземных позвоночных (Brinkmann et al., 2004a, b). Представляется, что второй тип дробления является анцестральным для класса Amphibia, хотя многие эволюционно продвинутые виды бесхвостых и

хвостатых земноводных тоже имеют этот тип дробления.

Так называемый “стандартный” тип дробления (обширная серия синхронных делений blastomerov, включая широтные борозды третьего дробления) с характерными модельными видами *Ambystoma mexicanum* и *Xenopus laevis*, вероятно, является эволюционно продвинутым, возникнув независимо в отрядах Anura и Caudata. Однако в ходе эволюции различных семейств продвинутых лягушек (Neobatrachia) могли бы иметь место обратные переходы от стандартного типа дробления ко второму типу дробления (у семейств Hemiphraetidae, Myobatrachidae и Rhacophoridae), а также переходы к третьему типу дробления (у семейств Myobatrachidae и Rhinodermatidae) и четвертому типу дробления (у семейства Eleutherodactylidae). В будущем для филогенетического анализа типов дробления амфибий может быть полезен кладистический подход. Такая работа будет более продуктивна, когда будут получены данные по ранним зародышам у большего числа видов и семейств бесхвостых, хвостатых и безногих амфибий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бордзиловская Н.П., Детлаф Т.А. Аксолотль *Ambystoma mexicanum* Core // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 370–391.
- Васецкий С.Г. Испанский тритон *Pleurodeles waltlii* Michah // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 342–369.
- Дабаян Н.В., Слепцова Л.А. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 442–462.
- Десницкий А.Г. Эволюционные преобразования онтогенеза у родственных видов лягушек семейства Myobatrachidae // Онтогенез. 2010. Т. 41. № 3. С. 165–170.
- Десницкий А.Г. К вопросу о разнообразии начальных этапов эмбрионального развития у хвостатых амфибий // Онтогенез. 2011. Т. 42. № 4. С. 243–248.
- Детлаф Т.А. Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: Наука, 2001. 211 с.
- Детлаф Т.А., Руднева Т.Б. Шпорцевая лягушка *Xenopus laevis* Daudin // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 392–441.
- 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.
- AmphibiaWeb*. Information on amphibian biology and conservation. Berkeley (California): Electronic database accessible at <http://amphibiaweb.org/>, 2013. Captured on March 11, 2013.
- 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. P. 3–10.
- Anderson P.L. The normal development of *Triturus pyrrhogaster* // Anat. Rec. 1943. V. 86. P. 59–73.
- Anstis M., Roberts J.D., Altig R. Direct development in two myobatrachid frogs, *Arenophryne rotunda* Tyler and *Myobatrachus gouldii* Gray, from Western Australia // Rec. West. Austral. Mus. 2007. V. 23. P. 259–271.
- Bjerknes M. Physical theory of the orientation of astral mitotic spindles // Science. 1986. V. 234. P. 1413–1416.
- Bragg A.N. The organization of the early embryo of *Bufo cognatus* as revealed especially by the mitotic index // Z. Zellforsch. Mikr. Anat. 1938. V. 28. P. 154–178.
- Bragg A.N. Some cytological phenomena in early embryos of *Bufo cognatus* (Say) // Trans. Amer. Micr. Soc. 1939. V. 58. P. 357–370.
- Brinkmann H., Denk A., Zitzler J. et al. Complete mitochondrial genome sequences of the South American and the Australian lungfish: testing of the phylogenetic performance of mitochondrial data sets for phylogenetic problems in tetrapod relationships // J. Mol. Evol. 2004a. V. 59. P. 834–848.
- 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. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 2004b. V. 101. P. 4900–4905.
- Brown H.A. Temperature and development of the tailed frog, *Ascaphus truei* // Comp. Biochem. Physiol. 1975. V. 50. 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. 1989. V. 217. P. 525–537.
- Cambar R., Marrot B. Table chronologique du développement de la grenouille agile (*Rana dalmatina* Bon.) // Bull. Biol. France Belg. 1954. V. 88. P. 168–177.
- Cambar R., Gipouloux J.-D. Table chronologique du développement embryonnaire et larvaire du crapaud commun: *Bufo bufo* L. // Bull. Biol. France Belg. 1956. V. 90. P. 198–217.
- Chakravarty P., Bordoloi S., Grosjean S. et al. Tadpole morphology and table of developmental stages of *Polyypedates teraiensis* // Alytes. 2011. V. 27. P. 85–115.
- 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.
- Collazo A., Keller R. Early development of *Ensatina eschscholtzii*: an amphibian with a large, yolky egg // EvoDevo. 2010. V. 1: 6. doi: 10.1186/2041-9139-1-6.
- D'Amen M., Vignoli L., Bologna M.A. The normal development and the chromosome No. 1 syndrome in *Triturus*

- carnifex carnifex* (Caudata, Salamandridae) // Ital. J. Zool. 2006. V. 73. P. 325–333.
- Dan K. Cyto-embryology of echinoderms and amphibia // Int. Rev. Cytol. 1960. V. 9. P. 321–367.
- de Bavay J.M. The developmental stages of the sphagnum frog, *Kyarranus sphagnicolus* Moore (Anura: Myobatrachidae) // Austral. J. Zool. 1993. V. 41. P. 151–201.
- de Bussy L.P. Die ersten Entwicklungsstadien des *Megalobatrachus maximus* // Zool. Anz. 1905. Bd 28. S. 523–536.
- del Conte E., Sirlin J.L. Pattern series of the first embryonic stages in *Bufo arenarum* // Anat. Rec. 1952. V. 112. P. 125–135.
- 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. 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., Avila M.E., Pérez O.D. et al. Development of the dendrobatid frog *Colostethus machalilla* // Int. J. Devel. Biol. 2004. V. 48. P. 663–670.
- Desnitskiy A.G. Ontogenetic diversity and early development of frogs in the South American family Cycloramphidae // Phyllomedusa. 2011. V. 10. P. 7–13.
- Desnitskiy A.G. On the diversity of the initial steps of embryonic development in anuran amphibians // Russ. J. Herpetol. 2012. V. 19. P. 221–231.
- Duellman W.E. On the classification of frogs // Occasional Papers Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas. 1975. № 42. P. 1–14.
- 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., Trueb L. The biology of amphibians. Baltimore and London: Johns Hopkins Univ. Press, 1994. 671 p.
- Elinson R.P. Nutritional endoderm: a way to breach the holoblastic-meroblastic barrier in tetrapods // J. Exp. Zool. 2009. V. 312B. P. 526–532.
- 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. Developmental diversity of amphibians // Wiley Interdisciplinary Reviews: Devel. Biol. 2012. V. 1. P. 345–369.
- Epperlein H.H., Junginger M. The normal development of the newt, *Triturus alpestris* (Daudin) // Amphibia–Reptilia. 1982. V. 2. P. 295–308.
- Eycleshymer A.C. The early development of *Amblystoma*, with observations on some other vertebrates // J. Morphol. 1895. V. 10. P. 343–418.
- 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.
- Fankhauser G. Urodeles // Methods in developmental biology / Ed. by F.H. Wilt and N.K. Wessels. New York: Thomas Y. Crowell Comp., 1967. P. 85–99.
- Feng X.I.E., Liang F.E.I., Cheng L.I. et al. The preliminary studies on the early development of the Chinghai salamander, *Echinotriton chinghaiensis* // Chin. J. Zool. 2001. V. 36. P. 21–25.
- Gallien L., Houillon C. Table chronologique du développement chez *Discoglossus pictus* // Bull. Biol. France Belg. 1951. V. 85. P. 373–375.
- Gallien L., Durocher M. Table chronologique du développement chez *Pleurodeles waltlii* Michah // Bull. Biol. France Belg. 1957. V. 91. P. 97–114.
- Gallien L., Bidaud O. Table chronologique du développement chez *Triturus helveticus* Razoumowsky // Bull. Soc. Zool. France. 1959. V. 84. P. 22–32.
- Gilbert S.F. Developmental biology. Ninth edition. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Assoc. Inc., 2010. 711 p.
- Gitlin D. The development of *Eleutherodactylus portoricensis*. Copeia. 1944. № 2. P. 91–98.
- Goodale H.D. The early development of *Spelerpes bilineatus* (Green) // Amer. J. Anat. 1911. V. 12. P. 173–247.
- Grenat P.R., Gallo L.M.Z., Salas N.E. et al. External changes in embryonic and larval development of *Odontophrynus cordobae* Martino et Sinsch, 2002 (Anura: Cycloramphidae) // Biologia (Bratislava). 2011. V. 66. P. 1148–1158.
- Grönroos H. Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders (*Salamandra maculosa* Laur.) // Anat. Hefte. 1895. Bd 6. S. 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. P. 207–217.
- 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.
- Hara K., Boterenbrood E.C. Refinement of Harrison's normal table for the morula and blastula of the axolotl // Wilhelm Roux's Arch. 1977. V. 181. P. 89–93.
- Harrison R.G. *Amblystoma punctatum* // Experimental embryology. Techniques and procedures. Third edition / Ed. by R. Rugh. Minneapolis (Minnesota): Burgess Publ. Comp., 1962. P. 82–87.
- 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, *Hemidactylum scutatum*, and the external features of cleavage and gastrulation // *Biol. Bull.* 1928. V. 54. P. 307–323.
- Iwasawa H., Kawasaki N.* Normal stages of development of the Japanese green frog *Rhacophorus arboreus* (Okada et Kawano) // *Japan. J. Herpetol.* 1979. V. 8. P. 22–35.
- 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., Futagami J.* Normal stages of development of a tree frog, *Hyla japonica* Günther // *Japan. J. Herpetol.* 1992. V. 14. P. 129–142.
- Jacobson C.M.* Developmental variation within the genus *Pseudophryne* Fitzinger // *Proc. Linn. Soc. New South Wales.* 1963. V. 88. P. 277–286.
- Jorquera B., Pugin E., Goicoechea O.* Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini* // *Arch. Med. Veterinaria (Valdivia, Chile).* 1972. V. 4. P. 1–15.
- Jorquera B., Pugin E., Goicoechea O.* Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini* (Concepción) // *Bol. Soc. Biol. Concepción (Chile).* 1974. V. 48. P. 127–146.
- Kemp A.* The embryological development of the Queensland lungfish, *Neoceratodus forsteri* (Kreffit) // *Mem. Queensland Mus.* 1982. V. 20. P. 553–597.
- Kerr J.G.* The external features in the development of *Lepidosiren paradoxa*, Fitz. // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* 1900. V. 192. P. 299–330.
- Khan M.S.* A normal table of *Bufo melanostictus* Schneider // *Biologia (Lahore).* 1965. V. 11. P. 1–39.
- Khan P.A., Liversage R.A.* Development of *Notophthalmus viridescens* embryos // *Devel. Growth Differ.* 1995. V. 37. P. 529–537.
- Kirschner M., Newport J., Gerhart J.* The timing of early developmental events in *Xenopus* // *Trends Genet.* 1985. V. 1. P. 41–47.
- Knight F.C.E.* Die Entwicklung von *Triton alpestris* bei verschiedenen Temperaturen, mit Normentafel // *Wilhelm Roux's Arch.* 1938. Bd 137. S. 461–473.
- Kunitomo K.* Über die Entwicklungsgeschichte des *Hynobius nebulosus* // *Anat. Hefte.* 1910. Bd 40. S. 193–283.
- Lamotte M., Lescure J.* Tendances adaptatives a l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures // *Terre et Vie.* 1977. V. 31. P. 225–311.
- Landström U., Løvtrup-Rein U., Løvtrup S.* Control of cell division and cell differentiation by deoxynucleotides in the early embryo of *Xenopus laevis* // *Cell Differ.* 1975. V. 4. P. 313–325.
- Leon-Ochoa J., Donoso-Barros R.* Desarrollo embrionario y metamorfosis de *Pleurodema brachyops* (Cope) (Saliencia-Leptodactylidae) // *Bol. Soc. Biol. Concepción (Chile).* 1970. V. 42. P. 355–379.
- Limbaugh B.A., Volpe P.* Early development of the gulf coast toad, *Bufo valliceps* Wiegmann // *Amer. Mus. Novit.* 1957. № 1842. P. 1–32.
- 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.
- Marks S.B., Collazo A.* Direct development in *Desmognathus aeneus* (Caudata: Plethodontidae): a staging table // *Copeia.* 1998. № 3. P. 637–648.
- Michael P.* A normal table of early development in *Bombina orientalis* (Boulenger), in relation to rearing temperature // *Devel. Growth Differ.* 1981. V. 23. P. 149–155.
- Miller A.E.* The cleavage of the egg of *Lepidosiren paradoxa* // *Quart. J. Micr. Sci.* 1923. V. 67. P. 497–505.
- Narzary J., Bordoloi S.* Study of normal development and external morphology of tadpoles of *Microhyla ornata* and *Uperodon globulosus* of the family Microhylidae (Amphibia: Anura) from North East India // *Int. J. Adv. Biol. Res.* 2013. V. 3. P. 61–73.
- Newport J., Kirschner M.* A major developmental transition in early *Xenopus* embryos: 1. Characterization and timing of cellular changes at the midblastula stage // *Cell.* 1982a. V. 30. P. 675–686.
- Newport J., Kirschner M.* A major developmental transition in early *Xenopus* embryos: 2. Control of the onset of transcription // *Cell.* 1982b. V. 30. P. 687–696.
- 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. New York and London: Garland Publ. Inc., 1994. 282 p.
- Packer W.C.* Embryonic and larval development of *Heleioporus eyrei* (Amphibia: Leptodactylidae) // *Copeia.* 1966. № 1. P. 92–97.
- Padhye A.D., Ghate H.V.* Preliminary photographic record and description of various developmental stages of the frog *Microhyla ornata* (Dumeril and Birbon) // *Herpeton (Pune, India).* 1989. V. 2. P. 2–7.
- Pan J., Liang D.* Studies of the early embryonic development of *Rana rugulosa* Wiegmann // *Asiatic Herpetol. Res.* 1990. V. 3. P. 85–100.
- Panter H.C.* Variation of radiosensitivity during development of the frog *Limnodynastes tasmaniensis* // *J. Exp. Zool.* 1986. V. 238. P. 193–199.
- Pollister A.W., Moore J.A.* Tables for the normal development of *Rana sylvatica* // *Anat. Rec.* 1937. V. 68. P. 489–496.
- Ramaswami L.S., Lakshman A.B.* The skipper-frog as a suitable embryological animal and an account of the action of mammalian hormones on spawning the same // *Proc. Nat. Inst. Sci. India.* 1959. V. 25B. P. 68–79.
- Roberts J.D.* Terrestrial breeding in the Australian leptodactylid frog *Myobatrachus gouldii* (Gray) // *Austral. Wildlife Res.* 1981. V. 8. P. 451–462.
- Roelants K., Bossuyt F.* Archaeobatrachian paraphyly and Pangaeian diversification of crown-group frogs // *Syst. Biol.* 2005. V. 54. P. 111–126.

- Romero-Carvajal A., Saenz-Ponce N., Venegas-Ferrin M. et al. Embryogenesis and laboratory maintenance of the foam-nesting tungara frogs, genus *Engystomops* (= *Physalaemus*) // *Devel. Dyn.* 2009. V. 238. P. 1444–1454.
- Rugh R. The frog; its reproduction and development. Philadelphia: Blakiston Comp., 1951. 336 p.
- Rugh R. Experimental embryology. Techniques and procedures. Third edition. Minneapolis (Minnesota): Burgess Publ. Com., 1962. 501 p.
- Saha B.K., Gupta B.B.P. The development and metamorphosis of an endangered frog, *Rana leptoglossa* (Cope, 1868) // *Int. J. Adv. Biol. Res.* 2011. V. 1. P. 67–76.
- Sailo S. Studies on the ecology and biology of *Rana alticola* (Boulenger): Ph. D. Thesis. Shillong (India): North-Eastern Hill Univ., 2010. 200 p.
- Salthe S.N. Reproductive modes and the number and sizes of ova in the urodeles // *Amer. Midl. Nat.* 1969. V. 81. P. 467–490.
- Sayim F., Kaya U. Embryonic development of the tree frog, *Hyla arborea* // *Biologia* (Bratislava). 2008. V. 63. P. 588–593.
- Schönmann W. Der diploide Bastard *Triton palmatus* ♀ × *Salamandra* ♂ // *Wilhelm Roux's Arch.* 1938. Bd 138. S. 345–375.
- Schrenkenberg G.M., Jacobson A.G. Normal stages of development of the axolotl *Ambystoma mexicanum* // *Devel. Biol.* 1975. V. 42. P. 391–399.
- Shi D.-L., Boucaut J.-C. The chronological development of the urodele amphibian *Pleurodeles waltl* (Michah) // *Int. J. Devel. Biol.* 1995. V. 39. P. 427–441.
- Shimizu S., Ota H. Normal development of *Microhyla ornata*: the first description of the complete embryonic and larval stages for the microhylid frogs (Amphibia: Anura) // *Curr. Herpetol.* 2003. V. 22. P. 73–90.
- Shumway W. Stages in the normal development of *Rana pipiens* 1. External form // *Anat. Rec.* 1940. V. 78. P. 139–147.
- 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., Collenot A. L'organisme en développement. Des gamètes à l'embryon. Paris: Hermann, 1991. 278 p.
- Slack J.M.W. Essential developmental biology. Malden, Oxford and Carlton: Blackwell Publ. Comp., 2001. 322 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. 2. General embryonic and larval development, with special reference to external features // *J. Morphol.* 1912. 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.
- Sussman P., Betz T.W. Embryonic stages: morphology, timing, and variance in the toad *Bombina orientalis* // *Canad. J. Zool.* 1978. V. 56. P. 1540–1545.
- Suzuki A., Kuwabara Y., Kuwana T. Analysis of cell proliferation during early embryogenesis // *Devel. Growth Differ.* 1976. V. 18. P. 447–455.
- Svensson G.S.O. Zur Kenntnis der Furchung bei den Gymnophionen // *Acta Zool. (Stockholm)*. 1938. Bd 19. S. 191–207.
- Tripepi S., Rossi F., Peluso G. Embryonic development of the newt *Triturus italicus* in relation to temperature // *Amphibia-Reptilia*. 1998. V. 19. P. 345–355.
- Trowbridge A.H., Trowbridge M.S. Notes on the cleavage rate of *Scaphiopus bombifrons* Cope, with additional remarks on certain aspects of its life history // *Amer. Nat.* 1937. V. 71. P. 460–480.
- Trowbridge M.S. Studies on the normal development of *Scaphiopus bombifrons* Cope. 1. The cleavage period // *Trans. Amer. Micr. Soc.* 1941. V. 60. P. 508–526.
- Twitty V.C., Bodenstein D. *Triturus torosus* // *Experimental embryology. Techniques and procedures. Third edition* / Ed. by R. Rugh. Minneapolis (Minnesota): Burgess Publ. Comp., 1962. P. 90.
- Tyler M.J. Australian frogs: a natural history. Ithaca (New York): Cornell Univ. Press, 1998. 192 p.
- Valles J.M., Wasserman S.R.R.M., Schweidenback C. et al. Processes that occur before second cleavage determine third cleavage orientation in *Xenopus* // *Exp. Cell Res.* 2002. V. 274. P. 112–118.
- Wells K.D. The ecology and behavior of amphibians. Chicago and London: Univ. Chicago Press, 2007. 1148 p.
- Wilder H.H. The early development of *Desmognathus fusca* // *Amer. Nat.* 1904. V. 38. P. 117–125.
- Wühr M., Tan E.S., Parker S.K. et al. A model for cleavage plane determination in early amphibian and fish embryos // *Curr. Biol.* 2010. V. 20. P. 2040–2045.
- Wunderer H. Die Entwicklung der äußern Körperform des Alpensalamanders (*Salamandra atra* Laur) // *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Tiere.* 1910. Bd 29. S. 367–414.
- 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.

On the Classification of the Cleavage Patterns in Amphibian Embryos

A. G. Desnitskiy

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

Abstract—This paper presents a brief survey and preliminary classification of embryonic cleavage patterns in the class Amphibia. We use published data on 41 anuran and 22 urodele species concerning the character of the third cleavage furrow (latitudinal or longitudinal) and the stage of transition from synchronous to asynchronous blastomere divisions in the animal hemisphere (4–8-celled stage, 8–16-celled stage or later). Based on this, four patterns of amphibian embryonic cleavage are recognized, and an attempt to elucidate the evolutionary relationships among these patterns is undertaken. The so-called “standard” cleavage pattern (the extensive series of synchronous blastomere divisions including latitudinal furrows of the third cleavage) with the typical model species *Ambystoma mexicanum* and *Xenopus laevis* seems to be derived and probably originated independently in the orders Anura and Caudata. The ancestral amphibian cleavage pattern seems to be represented by species with longitudinal furrows of the third cleavage and the loss of synchrony as early as the 8-celled stage (such as in primitive urodele species from the family Cryptobranchidae).

Keywords: Anura, Caudata, diversity, egg diameter, embryonic cleavage.