

УДК 591

## ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ДРОБЛЕНИЯ ЗАРОДЫШЕЙ У РАЗНЫХ ВИДОВ РЫБ

© 2015 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 02.02.2015 г.  
Окончательный вариант получен 30.03.15 г.

Критически рассматривается литература по самым начальным этапам эмбриогенеза рыб (включая ряд “немодельных” видов). Основное внимание уделено утрате синхронности делений дробления зародышей и самой ранней широтной борозды дробления. Показано, что у зародышей костистых рыб (Teleostei) особенности их меробластического дробления не связаны жестко с размером яйца. Средне-бластульный переход у рыб в достаточно четкой форме имеется у некоторых хрящевых га-ноидов (Chondrostei) и костистых рыб, однако не выявлен у представителей лопастеперых рыб (Sarcopterygii) и хрящевых рыб (Chondrichthyes).

**Ключевые слова:** дробление зародыша, онтогенетическое разнообразие, размер яйца, рыбы, средне-бластульный переход.

DOI: 10.7868/S0475145015060038

Несколько видов рыб, прежде всего вьюны рода *Misgurnus* (Kostomarova, 1991; Fujimoto et al., 2004, 2006; Корж, Минин, 2010), лососевые рыбы рода *Salmo* (Городилов, Лильп, 1978; Ignatieva, 1991), рыба-зебра *Danio rerio* (Бенюмов и др., 1995; Kimmel et al., 1995) и медака *Oryzias latipes* (Iwamatsu, 2004), являются популярными модельными объектами биологии развития. Сравнительно недавно были опубликованы обстоятельные обзорные работы по эмбриологии представителей основных групп рыб (Kunz, 2004; Diedhiou, Bartsch, 2009; Jaroszewska, Dabrowski, 2009; Ostaszewska, Dabrowski, 2009; Wyffels, 2009). Тем не менее, в литературе отсутствуют обобщающие сводки по разнообразию самых начальных этапов онтогенеза у рыб, и в настоящей статье проанализирована информация по таким важным особенностям процесса дробления зародышей, как утрата синхронности делений клеток и самая ранняя широтная борозда дробления. Были собраны литературные данные (касающиеся одновременно обоих упомянутых критериев) примерно по 30 видам из всех трех классов современных рыб – лучеперых (Actinopterygii), лопастеперых (Sarcopterygii) и хрящевых (Chondrichthyes).

### ДРОБЛЕНИЕ ЗАРОДЫШЕЙ ЛУЧЕПЕРЫХ РЫБ

Класс лучеперых рыб состоит примерно из 30 тысяч морских и пресноводных видов (около

40 отрядов и 450 семейств), что составляет почти половину общего числа видов современных позвоночных животных и более 95% общего числа ныне живущих видов рыб (Near et al., 2012; Sallan, 2014). Следует также напомнить, что в классе лучеперых рыб более 99% общего числа видов составляют костистые рыбы (инфракласс Teleostei).

Зародыши всех костистых рыб характеризуются меробластическим (дискоидальным) дроблением, которое возникло в результате преобразований голобластического дробления более примитивных лучеперых рыб (Kunz, 2004; Cooper, Virta, 2007). В качестве отправной точки для рассмотрения раннего развития костистых рыб возьмем вьюна *Misgurnus fossilis* (отряд Cypriniformes) с диаметром яйца 1.2 мм (Rott, Sheveleva, 1968; Дондуа и др., 1977) и атлантического лосося *Salmo salar* (отряд Salmoniformes) с диаметром яйца 5–6 мм (Дондуа и др., 1977; Городилов, Лильп, 1978). У этих двух видов рыб процесс раннего дробления изучен наиболее подробно, с учетом прохождения клетками отдельных фаз митоза. Оказалось, что полная синхронность прохождения всеми клетками зародыша одних и тех же фаз митоза сохраняется до стадии 32 бластомеров у вьюна и стадии 16 бластомеров у лосося. Важно отметить, что в обоих случаях начало десинхронизации делений начинается в клеточном цикле, сопровождающем самое раннее широтное (латитудинальное) дробление (Дондуа и др., 1977). У зародышей лосося борозды первых трех, а у зародышей вьюна пер-

вых четырех делений дробления проходят меридионально (вертикально). Однако существенная (хотя еще не совсем полная) потеря синхронности делений бластомеров и резкое замедление темпов пролиферации клеток происходят у этих видов костистых рыб примерно к одиннадцатому клеточному циклу. Сходные закономерности протекания процесса дробления были впоследствии выявлены и в подробных исследованиях ранних зародышей пеляди *Coregonus peled* (Ротт, 1979, 1981), еще одной рыбы из отряда Salmoniformes.

Все остальные виды костистых рыб изучены в отношении синхронности дробления менее подробно, без учета прохождения бластомерами отдельных фаз митоза. Предполагалось, что у зародышей *Fundulus heteroclitus* (отряд Cyprinodontiformes) с диаметром яйца 2 мм синхронность клеток теряется после 10 или 11 делений дробления (Trinkaus, 1992). Самое раннее широтное дробление, формирующее двухклеточный слой, протекает у этой рыбы (как и у *Misgurnus fossilis*) при переходе к 32-клеточной стадии (Armstrong, Child, 1965). Однако остается неизвестным, на какой стадии развития у *Fundulus heteroclitus* (нака, впрочем, и у зародышей ряда других костистых рыб) проявляются первые признаки десинхронизации делений.

Последние годы наибольшее внимание уделялось изучению догаструляционного онтогенеза у рыбы-зебры *Danio rerio* (отряд Cypriniformes) с диаметром яйца 0.7 мм. Ключевым событием этого периода развития является так называемый “средне-бластульный переход” (midblastula transition, MBT) (Kane, Kimmel, 1993; Zamir et al., 1997; Dalle Nogare et al., 2009; Aanes et al., 2014, и др.). После достижения средней бластулы (стадия 512–1024 клеток) синхронность делений бластомеров утрачивается, клеточный цикл удлиняется, появляются фазы G1 и G2, клетки приобретают подвижность и начинается транскрипция генома зиготы.

Однако необходимо отметить, что более 50 лет тому назад (Hisaoka, Firlit, 1960) было достаточно четко показано, что деления дробления у зародыша *Danio rerio* не являются полностью синхронными уже после 64-клеточной стадии (после шестого деления дробления, которое является у данного вида самым ранним горизонтальным делением дробления). Более того, работы последних лет показывают, что первые признаки утраты синхронности делений бластомеров могут появляться уже на 4-клеточной стадии (Olivier et al., 2010) или даже на 2-клеточной стадии дробления зародышей рыбы-зебры (Mendietta-Serrano et al., 2013). Разумеется, упомянутые выше данные не отрицают концепцию средне-бластульного перехода в целом и значение цитофизиологических преобразований в зародышах *Danio rerio* на стадии средней бластулы, когда резко возрастает

асинхронность делений клеток и увеличивается продолжительность клеточного цикла. Однако вопрос о том, когда в раннем онтогенезе рыбы-зебры клеточная синхронность утрачивается полностью, исследован не был.

В ряде работ (Kageyama, 1987; Aizawa et al., 2003; Iwamatsu, 2004) предполагалось, что у медаки *Oryzias latipes* (отряд Beloniformes) с диаметром яйца 1.2 мм утрата синхронности делений, приобретение клетками подвижности и активация генома зиготы происходят лишь при наступлении стадии поздней бластулы (11–12 клеточных циклов после оплодотворения). Получается, что все это имеет место даже несколько позднее, чем аналогичный средне-бластульный переход у рыбы-зебры. С другой стороны, более 50 лет тому назад (Rugh, 1962) были опубликованы данные о том, что у зародышей медаки десинхронизация делений появляется гораздо раньше: уже в шестом клеточном цикле, после самого раннего горизонтального деления дробления. В согласии с этим находится недавняя работа (Kraeussling et al., 2011), в которой обнаружены асимметричные деления у некоторых зародышей медаки уже на 2–4 клеточных стадиях, а десинхронизация делений между стадиями 16 и 64 клеток; активация зиготической транскрипции происходит непосредственно после 64-клеточной стадии.

Итак, мы рассмотрели некоторые особенности дробления зародышей у шести видов костистых рыб, большинство из которых являются модельными объектами современной биологии развития. Было бы интересно собрать и обсудить литературные данные по особенностям раннего дробления также и у “немодельных” видов Teleostei (причем одновременно по двум критериям: стадия начала десинхронизации делений клеток и стадия самой ранней широтной борозды дробления). Такая информация представлена в таблице 1. Видно, что в подавляющем большинстве случаев деления клеток перестают быть полностью синхронными сразу после прохождения самой ранней широтной борозды дробления. Чаще всего такая борозда проходит в шестом цикле дробления (реже в пятом). Явными исключениями оказываются угорь *Anguilla japonica* и бычок *Leucopsarion petersii*. В первом случае деления теряют полную синхронность за три клеточных цикла до прохождения самой ранней широтной борозды дробления. Во втором случае клетки, напротив, продолжают делиться синхронно в течение трех циклов после прохождения самой ранней широтной борозды (уже в третьем цикле дробления).

Следует отметить, что имеется значительное число статей (например, Canningham, Balon, 1985; Shardo, 1995; Catreer, Wourms, 1991; Martinez, Bolker, 2003; Honji et al., 2012, и др.) по раннему развитию других немодельных видов Teleostei, в отношении которых имеются данные лишь по од-

Особенности меробластического дробления у некоторых немодельных видов костистых рыб

Отряды, виды	Диаметр яйца, мм	Стадия начала десинхронизации делений дробления	Самое раннее широтное деление дробления	Ссылки
Anguilliformes <i>Anguilla japonica</i>	1.3	16 клеток	Шестое	Yamamoto, 1981
Characiformes <i>Prochilodus lineatus</i>	0.26	64 клетки	Шестое	Ninhaus-Silveira et al., 2006
Cyprinodontiformes <i>Austrofundulus myersi</i>	2.0	32 клетки	Пятое	Wourms, 1972
<i>Cynolebias viarius</i>	1.7	32–64 клетки	Пятое–шестое	Arezo et al., 2005
Gadiformes <i>Gadus morhua</i>	1.4	64–128 клеток	Шестое	Hall et al., 2004
Osteoglossiformes <i>Notopterus notopterus</i>	3.9	32 клетки	Четвертое	Yanwirsal, 2013
Perciformes <i>Abudefduf sexfasciatus</i>	0.5–0.9	32 клетки	Пятое	Шадрин, Емельянова, 2007
<i>Cichlasoma dimerus</i>	1.3–1.7	64 клетки	Шестое	Meijide, Guerrero, 2000
<i>Leucopsarion petersi</i>	0.6	64 клетки	Третье	Arakawa et al., 1999
<i>Oreochromis niloticus</i>	1.6–2.2	64 клетки	Шестое	Morrison et al., 2001
Pleuronectiformes <i>Scophthalmus maximus</i>	0.97	64 клетки	Шестое	Tong et al., 2013
Siluriformes <i>Leiarius marmoratus</i>	0.93	64 клетки	Шестое	Oliveira-Almeida et al., 2014
<i>Zungaro jahu</i>	1.6	64 клетки	Шестое	Nogueira at al., 2012

ному из двух интересующих нас критериев дробления. Кроме того, известны случаи, когда паттерн раннего дробления сильно варьирует у зародышей одного и того же вида костистых рыб (Van Haarlem et al., 1981; Van Haarlem, 1983). Поэтому результаты упомянутых исследований не были включены в таблицу 1.

Однако необходимо подчеркнуть, что все виды рыб, включенные нами в таблицу, изучены в отношении раннего дробления гораздо слабее, чем такие модельные виды, как *Danio rerio*, *Misgurnus fossilis* или *Salmo salar*. Авторы указанных в таблице работ регистрировали асинхронность делений blastomerov у зародышей различных костистых рыб начиная с 32–64-клеточных стадий дробления (за исключением одного вида, *Anguilla japonica*). Однако в свете рассмотренных выше данных на *Misgurnus fossilis* и *Salmo salar* представляется, что в работах по раннему онтогенезу немодельных рыб (таблица 1) в действительности регистрировали начало десинхронизации клеточных делений по ходу дробления. Такие более поздние события, как окончательная (или хотя бы значи-

тельная) потеря синхронности делений и замедление темпов пролиферации клеток при этом оставались вне поля зрения исследователей.

С другой стороны, в современной литературе по эмбриологии костистых рыб имеется и противоположная тенденция: игнорировать факт ранней десинхронизации дробления, фокусируясь на изменениях в клеточном цикле на стадии средней бластулы. Например, можно встретить утверждение о том, что различные виды рыб имеют от 10 до 11 синхронных циклов дробления с одинаковой продолжительностью (Gorodilov et al., 2008). Эта точка зрения представляется необоснованным упрощением. В действительности работы, описывающие перестройку клеточного цикла на стадии средней бластулы у нескольких модельных видов Teleostei, не более многочисленны, чем работы, показывающие раннюю десинхронизацию дробления у немодельных видов (приведенных в таблице 1). Заметим еще раз, что для этих немодельных видов, к сожалению, нет четких данных об особенностях пролиферации клеток на стадии бластулы.

Собранные нами в таблице данные достаточно четко показывают, какой паттерн дробления является наиболее распространенным среди немодельных видов костистых рыб. Отметим, что при этом полезно учитывать также и современные данные по филогении (Near et al., 2012). У представителей относительно примитивных отрядов Siluriformes (*Leiarius marmoratus* и *Zungaro jahu*) и Characiformes (*Prochilodus lineatus*), так же как и у представителей более продвинутых в эволюционном отношении отрядов Perciformes (*Cichlasoma dimerus* и *Oreochromis niloticus*) и Pleuronectiformes (*Scophthalmus maximus*) десинхронизация делений начинается на стадии 64 клеток (сразу после самого раннего широтного деления дробления, которое происходит в шестом цикле). Средний диаметр яйца у этих шести видов варьирует от 0.26 мм (*Prochilodus lineatus*) до 1.6–2.2 мм (*Oreochromis niloticus*). Подчеркнем, что данный факт согласуется с представлением об отсутствии жесткой связи меробластического дробления Teleostei с размером их яйцеклеток (Collazo et al., 1994).

Существует представление о том, что соотношение объемов желтка и бластодиска является важным фактором, определяющим временную последовательность ряда событий (удлинение интерфазы, активация синтеза РНК и морфогенетическая функция ядер) в раннем эмбриогенезе костистых рыб (Ignatieva, Rott, 1970). К сожалению, для рассмотренных в настоящей статье немодельных видов Teleostei отсутствуют данные о соотношении объемов желтка и бластодиска.

Кроме огромного количества костистых рыб класс лучеперых включает еще около 50 реликтовых видов (“живых ископаемых”), таксономическое положение которых на протяжении долгого времени являлось предметом дискуссий (Sallan, 2014). Это многоперообразные (Polypteriformes), хрящевые ганоиды (Chondrostei) и костные ганоиды (Holostei). Иногда многоперообразных (которые являются базальными лучеперыми рыбами) относят к хрящевым ганоидам, однако обсуждение дискуссионных таксономических вопросов не входит в задачи этой статьи.

У всех трех изученных в отношении раннего эмбриогенеза представителей многоперообразных — *Polypterus endlicheri*, *Polypterus ornatipinnis* и *Polypterus senegalus* — дробление яиц с диаметром 1.4–2.0 мм является голобластическим. Самое раннее широтное деление дробления обнаружено в четвертом клеточном цикле, при переходе к стадии 16 бластомеров (Takeuchi et al., 2008; Diedhiou, Bartsch, 2009). Отмечают, что сразу после 16-клеточной стадии деления становятся нерегулярными и асинхронными (Diedhiou, Bartsch, 2009). Однако в действительности эти авторы (как и многие другие), по-видимому, зарегистрировали лишь начало десинхронизации делений по ходу дробления. Кроме того, представляется сомни-

тельным утверждение Takeuchi и соавторов (Takeuchi et al., 2008) о наличии средне-бластульного перехода в раннем онтогенезе *Polypterus*, поскольку эти исследователи не анализировали синхронность клеточных делений.

Среди другой группы очень примитивных лучеперых рыб, хрящевых ганоидов, наиболее подробно изучен ранний эмбриогенез у русского осетра *Acipenser guldensstädti* с диаметром яйца 3.1–3.5 мм и голобластическим дроблением (Детлаф и др., 1981; Ginsburg, Dettlaff, 1991). Первичное разделение на маленькие анимальные и крупные вегетативные бластомеры происходит (как и у *Polypterus*) в четвертом цикле дробления, однако у зародышей осетра после этого в анимальной полусфере протекают еще несколько синхронных клеточных циклов. Десинхронизация делений, а затем также перестройка клеточного цикла и замедление темпов пролиферации происходят в течение стадии бластулы. Раннее развитие американского веслоноса *Polyodon spathula* в основном сходно с развитием осетра, однако изучено менее подробно, и данные о десинхронизации делений бластомеров отсутствуют (Ballard, Needham, 1964).

Перейдем к рассмотрению эмбрионального развития костных ганоидов. У ильной рыбы *Amia calva*, имеющей диаметр яйца 2.2–2.8 мм, дробление голобластическое. Борозды первых трех делений дробления меридиональные (вертикальные), а четвертое дробление широтное (Whitman, Eycleshymer, 1897; Ballard, 1986). Десинхронизация делений бластомеров начинается уже в 4–5 клеточных циклах (Ballard, 1986). У панцирной щуки *Lepisosteus osseus* диаметр яйца около 3 мм, а дробление меробластическое. Первые два дробления вертикальные, но дальнейшее развитие переменное. У некоторых зародышей борозды третьего деления дробления могут быть не вертикальными, а наклонными, и на анимальном полюсе формируются маленькие бластомеры (Long, Ballard, 2001). Однако есть четкие данные и о том, что третье и четвертое дробления могут проходить вертикально (как и два предыдущих), а потом борозды пятого деления дробления широтные лишь у центральных бластомеров (Eycleshymer, 1899). Стадия начала десинхронизации дробления у зародышей панцирной щуки никем точно не определена, однако очевидно, что период синхронных делений у *Lepisosteus osseus* существенно обширней (по числу клеточных циклов), чем у *Amia calva*.

#### ДРОБЛЕНИЕ ЗАРОДЫШЕЙ ЛОПАСТЕПЕРЫХ И ХРЯЩЕВЫХ РЫБ

Класс лопастеперых рыб включает всего лишь восемь современных видов — два вида целакантов, ранний эмбриогенез которых совершенно не изучен, и шесть видов двоякодышащих рыб, среди которых относительно подробно исследовано

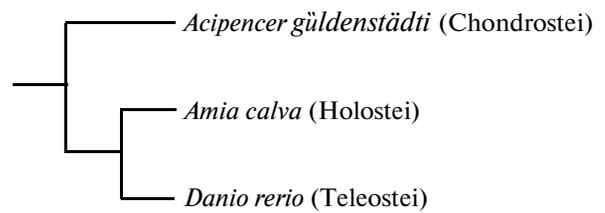
раннее развитие австралийского вида *Neoceratodus forsteri* (Kemp, 1982; Kershaw et al., 2009). Диаметр яйца у этой рыбы составляет 3–3.5 мм, дробление голобластическое, борозды первых трех делений дробления меридиональные, а четвертое дробление широтное и формирует мелкие анимальные и крупные вегетативные бластомеры. Авторы отмечают, что начиная с 8-клеточной стадии, деления становятся нерегулярными и асинхронными. В меньшей степени изучено раннее развитие южноамериканского вида *Lepidosiren paradoxa* (Kerr, 1900; Miller, 1923), который, по видимому, имеет такой же паттерн дробления, как и *Neoceratodus forsteri*. Информация по эмбриологии двоякодышащих рыб представляет особый интерес, поскольку они, согласно данным последних лет (Brinkmann et al., 2004; Liang et al., 2013), являются ближайшими живыми родственниками наземных позвоночных.

Класс хрящевых рыб включает свыше тысячи ныне живущих видов, однако их раннее развитие изучено слабо. Относительно подробно исследован процесс дробления у акулы *Scyliorhinus canicula* (Ballard et al., 1993; Wyffels, 2009). Длина яйца составляет 25 мм, оно очень богато желтком, дробление меробластическое, диаметр зародышевого диска всего лишь около 1.8 мм. Дробление часто нерегулярное, а десинхронизация начинается уже с самых первых делений. Из представленных рисунков видно, что по меньшей мере в первых трех делениях дробления борозды проходят вертикально (Ballard et al., 1993, p. 321, fig. 1, B–C). В более раннем обзоре (Wourms, 1977) утверждалось, что в ходе развития различных видов хрящевых рыб, как правило, первые четыре дробления являются вертикальными, а пятое дробление широтное.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Паттерн дробления зародышей (одновременно данные по стадии начала десинхронизации делений и по стадии самого раннего широтного дробления) изучен примерно у 30 видов рыб, что составляет менее 0.1% от общего числа видов лучеперых (Actinopterygii), лопастеперых (Sarcopterygii) и хрящевых рыб (Chondrichthyes). Отметим, что для некоторых из этих 30 видов данные по особенностям дробления являются предварительными.

Заслуживает внимания факт, что у зародышей рыб, имеющих голобластическое дробление (*Acipenser*, *Amia*, *Neoceratodus*, *Polypterus*), борозды третьего деления дробления вертикальные. В отношении этого признака дробление упомянутых представителей рыб (являющихся “живыми ископаемыми”) сходно с таковым у наиболее примитивных амфибий *Ascaphus truei* (Anura) и *Cryptobranchus alleganiensis* (Caudata) (Desnitskiy, 2014;



Филогенетические взаимоотношения трех представителей лучеперых рыб. Зародыши *Acipenser güldenstädti* и *Amia calva* характеризуются голобластическим дроблением, а средне-бластульный переход имеется только в развитии осетра. Эмбриогенез *Danio rerio* характеризуется меробластическим дроблением и средне-бластульным переходом. Однако в настоящее время нельзя полностью исключить возможность того, что средне-бластульный переход имел место в развитии общего предка осетра и рыбы-зебры, но был позднее утрачен в эволюционной линии ильной рыбы *Amia calva*.

Desnitskiy, Litvinchuk, 2014). Тем не менее, осетр в отношении общего характера догастрюляционного развития отличается от трех остальных рыб с голобластическим дроблением, а также от двух упомянутых примитивных амфибий. Отличие состоит в том, что у зародышей *Acipenser güldenstädti* имеется продолжительная серия синхронных делений дробления, сопровождаемая средне-бластульным переходом.

Как было указано выше, среди костистых рыб средне-бластульный переход достаточно подробно изучен у рыбы-зебры *Danio rerio*. Он также имеется в раннем развитии *Fundulus heteroclitus*, *Misgurnus fossilis*, *Salmo salar* и, возможно, ряда других видов. Однако в случае медаки *Oryzias latipes* необходимы дополнительные исследования этого вопроса. Наконец, подчеркнем, что средне-бластульный переход до сих пор не описан на зародышах хрящевых рыб. Впрочем, меробластическое дробление у них возникло независимо от такового у костистых рыб (Collazo et al., 1994; Kunz, 2004; Takeuchi et al., 2009). Хотелось бы отметить, что отсутствие средне-бластульного перехода в развитии хрящевых рыб хорошо коррелирует с очень большим размером яйца у этих животных.

Термин “средне-бластульный переход” был исходно предложен в исследованиях раннего развития амфибий (Signoret, Lefresne, 1971; Gerhart, 1980; Newport, Kirschner, 1982). Однако этот цитологический переход на стадии средней бластулы характерен не для всех видов амфибий, возник конвергентно в отрядах Anura и Caudata и является, согласно недавнему сравнительно-филогенетическому исследованию (Desnitskiy, Litvinchuk, 2014), эволюционно продвинутым признаком.

Данных по особенностям начальных этапов эмбриогенеза у разных видов рыб значительно меньше, чем соответствующих данных по амфибиям. Поэтому в настоящее время не представля-

ется возможным проведение строгого анализа дробления у зародышей рыб в филогенетическом аспекте (помещение онтогенетических признаков большого числа видов на обширное филогенетическое древо). Тем не менее, учитывая современные данные по филогении лучеперых рыб (Near et al., 2012; Sallan, 2014), есть определенные основания предполагать, что у лучеперых рыб развитие со средне-бластульным переходом могло бы возникнуть независимо у Chondrostei (хрящевые ганоиды) и Teleostei (костистые рыбы) (рисунки). В первом случае это было бы сопряжено с голобластическим дроблением, а во втором — с меробластическим.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенюмов А.О., Дубровская Т.А., Барминцев В.А., Шан Лизюань. Продолжительность первых митотических циклов и стадирование эмбриогенеза у *Danio rerio* // Онтогенез. 1995. Т. 26. № 2. С. 132–138.
- Городилов Ю.Н., Лильп И.Г. Продолжительность клеточных циклов и фаз митоза в период дробления у лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. 1978. Т. 9. № 4. С. 363–375.
- Детлаф Т.А., Гинзбург А.С., Шмальгаузен О.И. Развитие осетровых рыб. М.: Наука, 1981. 224 с.
- Дондуа А.К., Ротт Н.Н., Городилов Ю.Н. Десинхронизация клеточных делений в раннем развитии аксолотля, вьюна и лосося // Онтогенез. 1977. Т. 8. № 1. С. 11–20.
- Корж В.П., Минин А.А. Краткая история вьюна, или зачем помнить о морфогенетической функции ядер // Онтогенез. 2010. Т. 41. № 2. С. 150–158.
- Ротт Н.Н. Клеточные циклы в раннем эмбриогенезе пеляди // Онтогенез. 1979. Т. 10. № 3. С. 209–219.
- Ротт Н.Н. Митотическая активность клеток в разных участках бластодермы пеляди // Онтогенез. 1981. Т. 12. № 5. С. 485–489.
- Шадрин А.М., Емельянова Н.Г. Эмбрионально-личинное развитие и некоторые данные по репродуктивной биологии *Abudefduf sexfasciatus* (Pomacentridae: Perciformes) // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 1. С. 72–85.
- Aanes H., Collas P., Aleström P. Transcriptome dynamics and diversity in the early zebrafish embryo // Brief. Funct. Genomics. 2014. V. 13. P. 95–105.
- Aizawa K., Shimada A., Naruse K. et al. The medaka midblastula transition as revealed by the expression of the paternal genome // Gene Expr. Patt. 2003. V. 3. P. 43–47.
- Arakawa T., Kanno Y., Akiyama N. et al. Stages of embryonic development of the ice goby (shiro-uo), *Leucopsarion petersii* // Zool. Sci. 1999. V. 16. P. 761–773.
- Arezo M.J., Pereiro L., Berois N. Early development in the annual fish *Cynolebias viarius* // J. Fish Biol. 2005. V. 66. P. 1357–1370.
- Armstrong P.B., Child J.S. Stages in the normal development of *Fundulus heteroclitus* // Biol. Bull. 1965. V. 128. P. 143–168.
- Ballard W.W. Stages and rates of normal development in the holostean fish, *Amia calva* // J. Exp. Zool. 1986. V. 238. P. 337–354.
- Ballard W.W., Needham R.G. Normal embryonic stages of *Polyodon spathula* (Walbaum) // J. Morphol. 1964. V. 114. P. 465–477.
- Ballard W.W., Mellinger J., Lechenault H. A series of normal stages for development of *Scyliorhinus canicula*, the lesser spotted dogfish (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) // J. Exp. Zool. 1993. V. 267. P. 318–336.
- 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. 2004. V. 101. P. 4900–4905.
- Carter C.A., Wourms J.P. Cell behavior during early development in the South American annual fishes of the genus *Cynolebias* // J. Morphol. 1991. V. 210. P. 247–266.
- Collazo A., Bolker J.A., Keller R. A phylogenetic perspective on teleost gastrulation // Amer. Nat. 1994. V. 144. P. 133–152.
- Cooper M.S., Virta V.C. Evolution of gastrulation in the ray-finned (actinopterygian) fishes // J. Exp. Zool. Part B. Mol. Dev. Evol. 2007. V. 308. P. 591–608.
- Cunningham J.E.R., Balon E.K. Early ontogeny of *Adinia xenica* (Pisces, Cyprinodontiformes): 1. The development of embryos in hiding // Env. Biol. Fish. 1985. V. 14. P. 115–166.
- Dalle Nogare D.E., Pauerstein P.T., Lane M.E. G2 acquisition by transcription-independent mechanism at the zebrafish midblastula transition // Devel. Biol. 2009. V. 326. P. 131–142.
- Desnitskiy A.G. On the classification of the cleavage patterns in amphibian embryos // Russ. J. Devel. Biol. 2014. V. 45. P. 1–10.
- Desnitskiy A.G., Litvinchuk S.N. Comparative and phylogenetic perspectives of the cleavage process in tailed amphibians // Zygote. 2014. P. 1–10. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0967199414000379>
- Diedhiou S., Bartsch P. Staging of the early development of *Polypterus* (Cladistia: Actinopterygii) // Development of non-teleost fishes / Ed. by Y.W. Kunz, C.A. Luer and B.G. Kapoor. Enfield (NH, USA): Science Publishers, 2009. P. 104–169.
- Eycleshymer A.C. The cleavage of the egg of *Lepidosteus osseus* // Anat. Anz. 1899. V. 16. P. 529–536.
- Fujimoto T., Kataoka T., Otani S. et al. Embryonic stages from cleavage to gastrula in the loach *Misgurnus anguillicaudatus* // Zool. Sci. 2004. V. 21. P. 747–755.
- Fujimoto T., Kataoka T., Sakao S. et al. Developmental stages and germ cell lineage of the loach (*Misgurnus anguillicaudatus*) // Zool. Sci. 2006. V. 23. P. 977–989.
- Gerhart J.C. Mechanisms regulating pattern formation in the amphibian egg and early embryo // Biological regulation and development / Ed. by R.F. Goldberger. New York: Springer, 1980. V. 2. P. 133–316.
- Ginsburg A.S., Dettlaff T.A. The Russian sturgeon *Acipenser guldenstädti*. Part 1. Gametes and early development up to time of hatching // Animal species for developmental studies / Ed. by T.A. Dettlaff and S.G. Vassetzky. New York: Consultants Bureau, 1991. V. 2. P. 15–65.

- Gorodilov Y.N., Terjesen B.F., Krasnov A., Takle H. Description of embryogenesis of Atlantic cod, *Gadus morhua* // Open Mar. Biol. J. 2008. V. 2. P. 43–53.
- Hall T.E., Smith P., Johnston I.A. Stages of embryonic development in the Atlantic cod, *Gadus morhua* // J. Morphol. 2004. V. 259. P. 255–270.
- Hisaoka K.K., Firlit C.F. Further studies on the embryonic development of the zebrafish, *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan) // J. Morphol. 1960. V. 107. P. 205–225.
- Honji R.M., Tolussi C.E., Mello P.H. et al. Embryonic development and larval stages of *Steindachneridion parahybae* (Siluriformes: Pimelodidae) – implications for the conservation and rearing of this endangered Neotropical species // Neotrop. Ichthyol. 2012. V. 10. P. 313–327.
- Ignatieva G.M. The rainbow trout *Salmo gairdneri* // Animal species for developmental studies / Ed. by T.A. Dettlaff and S.G. Vassetzky. New York: Consultants Bureau, 1991. V. 2. P. 89–124.
- Ignatieva G.M., Rott N.N. The temporal pattern of interphase prolongation and nuclear activities during early embryogenesis in Teleostei // Wilhelm Roux's Arch. 1970. V. 165. P. 103–109.
- Iwamatsu T. Stages of normal development in the medaka *Oryzias latipes* // Mech. Dev. 2004. V. 121. P. 605–618.
- Jaroszewska M., Dabrowski K. Early ontogeny of Semionotiformes and Amiiiformes (Neopterygii: Actinopterygii) // Development of non-teleost fishes / Ed. by Y.W. Kunz, C.A. Luer and B.G. Kapoor. Enfield (NH, USA): Science Publishers, 2009. P. 230–274.
- Kageyama T. Mitotic behavior and pseudopodial activity of cells in the embryo of *Oryzias latipes* during blastula and gastrula stages // J. Exp. Zool. 1987. V. 244. P. 243–252.
- Kane D.A., Kimmel C.B. The zebrafish midblastula transition // Development. 1993. V. 119. P. 447–456.
- Kemp A. The embryological development of the Queensland lungfish, *Neoceratodus forsteri* (Krefft) // 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.
- Kershaw F., Joss G.H., Joss J.M.P. Early development in Sarcopterygian fishes // Development of non-teleost fishes / Ed. by Y.W. Kunz, C.A. Luer and B.G. Kapoor. Enfield (NH, USA): Science Publishers, 2009. P. 275–289.
- Kimmel C.B., Ballard W.W., Kimmel S.R. et al. Stages of embryonic development of the zebrafish // Devel. Dyn. 1995. V. 203. P. 253–310.
- Kostomarova A.A. The loach *Misgurnus fossilis* // Animal species for developmental studies / Ed. by T.A. Dettlaff and S.G. Vassetzky. New York: Consultants Bureau, 1991. V. 2. P. 125–144.
- Kraeussling M., Wagner T.U., Schartl M. Highly asynchronous and asymmetric cleavage divisions accompany early transcriptional activity in pre-blastula medaka embryos // PLoS One. 2011. V. 6(7): e21741. doi: 10.1371/journal.pone.0021741.
- Kunz Y.W. Developmental biology of teleost fishes. Dordrecht (the Netherlands): Springer, 2004. 636 p.
- 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. P. 1803–1807.
- Long W.L., Ballard W.W. Normal embryonic stages of the longnose gar, *Lepisosteus osseus* // BMC Devel. Biol. 2001. V. 1: 6.
- Martinez G.M., Bolker J.A. Embryonic and larval staging of summer flounder (*Paralichthys dentatus*) // J. Morphol. 2003. V. 255. P. 162–176.
- Meijide F.J., Guerrero G.A. Embryonic and larval development of a substrate-brooding cichlid *Cichlasoma dimerus* (Heckel, 1840) under laboratory conditions // J. Zool. (London). 2000. V. 252. P. 481–493.
- Mendieta-Serrano M.A., Schnabel D., Lomeli H., Salas-Vidal E. Cell proliferation patterns in early zebrafish development // Anat. Rec. 2013. V. 296. P. 759–773.
- Miller A.E. The cleavage of the egg of *Lepidosiren paradoxa* // Quart. J. Micr. Sci. 1923. V. 67. P. 497–505.
- Morrison C.M., Miyake T., Wright J.R. Histological study of the development of the embryo and early larva of *Oreochromis niloticus* (Pisces: Cichlidae) // J. Morphol. 2001. V. 247. P. 172–195.
- Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A. et al. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2012. V. 109. P. 13698–13703.
- 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. P. 675–686.
- Ninhaus-Silveira A., Foresti F., de Azevedo A. Structural and ultrastructural analysis of embryonic development of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Characiforme; Prochilodontidae) // Zygote. 2006. V. 14. P. 217–229.
- Nogueira L.B., Azevedo P.G., Canelhas M.R. et al. Induced spawning and early ontogeny in hatchery-reared catfish *Zungaro jahu* (Siluriformes: Pimelodidae) // Neotrop. Ichthyol. 2012. V. 10. P. 89–98.
- Oliveira-Almeida I.R., Buzollo H., da Silva Costa R. et al. Structural analysis of embryogenesis of *Leiarius marmoratus* (Siluriformes: Pimelodidae) // Zygote. 2014. P. 1–16. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0967199414000392>
- Olivier N., Luendo-Oroz M.A., Duloquin L. et al. Cell lineage reconstruction of early zebrafish embryos using label-free nonlinear microscopy // Science. 2010. V. 329. P. 967–971.
- Ostaszewska T., Dabrowski K. Early development of Acipenseriformes (Chondrostei: Actinopterygii) // Development of non-teleost fishes / Ed. by Y.W. Kunz, C.A. Luer and B.G. Kapoor. Enfield (NH, USA): Science Publishers, 2009. P. 170–229.
- Rott N.N., Sheveleva G.A. Changes in the rate of cell divisions in the course of early development of diploid and haploid loach embryos // J. Embryol. Exp. Morphol. 1968. V. 20. P. 141–150.
- Rugh R. Experimental embryology. Techniques and procedures. Third edition. Minneapolis (Minnesota): Burgess Publ. Com., 1962. 501 p.

- Sallan L.C.* Major issues in the origins of ray-finned fish (Actinopterygii) biodiversity // *Biol. Rev.* 2014. V. 89. P. 950–971.
- Shardo J.D.* Comparative embryology of teleostean fishes. 1. Development and staging of the American shad, *Alosa sapidissima* (Wilson, 1811) // *J. Morphol.* 1995. V. 225. P. 125–167.
- Signoret J., Lefresne J.* Contribution à l'étude de la segmentation de l'oeuf d'axolotl: 1. Définition de la transition blastulénne // *Ann. Embryol. Morphogen.* 1971. V. 4. P. 113–123.
- Takeuchi M., Okabe M., Aizawa S.* The genus *Polypterus* (bichirs): a fish group diverged at the stem of ray-finned fishes (Actinopterygii) // *Emerging model organisms: a laboratory manual* / Ed. by A. Gann and D. Crotty. Cold Spring Harbor (NY, USA): CSHL Press, 2008. V. 1. P. 447–469.
- Takeuchi M., Takahashi M., Okabe M., Aizawa S.* Germ layer patterning in bichir and lamprey; an insight into its evolution in vertebrates // *Devel. Biol.* 2009. V. 332. P. 90–102.
- Tong X.H., Xu S.H., Liu Q.H. et al.* Stages of embryonic development and changes in enzyme activities in embryogenesis of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) // *Aquacult. Int.* 2013. V. 21. P. 129–142.
- Trinkaus J.P.* The midblastula transition, the YSL transition and the onset of gastrulation in *Fundulus* // *Development.* 1992. 1992 Suppl. P. 75–80.
- Van Haarlem R.* Early ontogeny of the annual fish genus *Nothobranchius*: cleavage plane orientation and epiboly // *J. Morphol.* 1983. V. 176. P. 31–42.
- Van Haarlem R., Van Wijk R., Fikkert A.H.M.* Analysis of the variability in cleavage times and demonstration of a mitotic gradient during the cleavage stages of *Nothobranchius guentheri* // *Cell Tissue Kinet.* 1981. V. 14. P. 285–300.
- Whitman C.O., Eycleshymer A.C.* The egg of *Amia* and its cleavage // *J. Morphol.* 1897. V. 12. P. 309–354.
- Wourms J.P.* Developmental biology of annual fishes. 1. Stages in the normal development of *Austrofundulus myersi* Dahl // *J. Exp. Zool.* 1972. V. 182. P. 143–168.
- Wourms J.P.* Reproduction and development in chondrichthyan fishes // *Amer. Zool.* 1977. V. 17. P. 379–410.
- Wyffels J.T.* Embryonic development of chondrichthyan fishes – a review // *Development of non-teleost fishes* / Ed. by Y.W. Kunz, C.A. Luer and B.G. Kapoor. Enfield (NH, USA): Science Publishers, 2009. P. 1–103.
- Yamamoto K.* Cleavage pattern and formation of the blastocoel in the egg of the eel, *Anguilla japonica* // *Jap. J. Ichthyol.* 1981. V. 27. P. 301–308.
- Yanwirsal H.* Reproductive styles of Osteoglossomorpha with emphasis on *Notopterus notopterus* and *Osteoglossum bicirrhosum*: Dissertation ... Dr. rer. agr. Berlin: Humboldt-Univ., 2013. 107 p.
- Zamir E., Kam Z., Yarden A.* Transcription-dependent induction of G1 phase during the zebra fish midblastula transition // *Mol. Cell. Biol.* 1997. V. 17. P. 529–536.

## On the Features of Embryonic Cleavage in Diverse Fish Species

A. G. Desnitskiy

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

Received February 2, 2015; in final form, March 30, 2015

Literature on the earliest steps of fish embryogenesis (including a number of “non-model” species) has been considered. The main attention has been paid to the loss of cleavage division synchrony and the first latitudinal cleavage furrow. In teleostean embryos, the features of their meroblastic cleavage are not rigidly associated with egg size. The midblastula transition (in a form clearly enough) occurs in some chondrosteian and teleostean fishes, but it has not been detected in the representatives of sarcopterygian and chondrichthyan fishes.

**Keyword:** egg size, embryonic cleavage, fish, midblastula transition, ontogenetic diversity