

УДК 591

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОНТОГЕНЕЗА У РОДСТВЕННЫХ ВИДОВ ЛЯГУШЕК СЕМЕЙСТВА *Myobatrachidae*

© 2010 г. А. Г. Десницкий

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

E-mail: adesnitskiy@mail.ru

Поступила в редакцию 16.09.09 г.
Окончательный вариант получен 02.10.09 г.

Рассмотрены литературные данные по сравнительной эмбриологии эндемических для Австралии лягушек семейства *Myobatrachidae*. Установлены шесть основных типов развития, важными критериями которых являются: размер яйца, местоположение развития зародыша и головастика (в воде или на земле), характер питания личинки (экзотрофный или эндотрофный), наличие прямого развития, вынашивания и т.д. Уделяется также внимание характеристике процесса раннего дробления у зародышей разных видов. Особенности онтогенеза у *Myobatrachidae* сопоставляются с таковыми представителей ряда других семейств отряда Anura. Указаны перспективы некоторых дальнейших эмбриологических исследований этого семейства австралийских лягушек.

Ключевые слова: дробление, лягушки, эволюция развития, *Myobatrachidae*, Австралия.

Отряд бесхвостых амфибий Anura состоит из 5812 видов (данные сайта <http://amphibiaweb.org> на 5 сентября 2009 г.) и характеризуется значительным разнообразием репродуктивных стратегий и типов развития (Дуэلمان, 1992; Десницкий, 2004; Duellman, 1985; Altig, Crother, 2006; Callery, 2006). Традиционно основными модельными объектами эмбриологических исследований были лягушки и жабы умеренных широт Северного полушария из родов *Rana* и *Vivo*. Подавляющее большинство работ последних 40 лет по биологии развития амфибий выполнено на южноафриканской шпорцевой лягушке *Xenopus laevis*. Этот вид, как и бесхвостые амфибии умеренных широт Европы, Азии и Северной Америки, характеризуется бифазным жизненным циклом, включающим личиночную стадию активно плавающего и питающегося (экзотрофного) головастика, развивающегося из отложенного в воду яйца. Важной особенностью раннего эмбриогенеза всех упомянутых лягушек является наличие обширного периода быстрых синхронных делений дробления, состоящего примерно из 10–12 клеточных циклов (Детлаф, 2001; Newport, Kirschner, 1982).

Последние 20–25 лет стали появляться работы по сравнительной, экспериментальной и молекулярной эмбриологии неотропических Anura с крупными, богатыми желтком яйцеклетками и “необычным” онтогенезом (Elinson, del Pino, 1985; Townsend, Stewart, 1985; Callery et al., 2001; del Pino, Elinson, 2003). В частности, существенные успехи достигнуты в эмбриологических исследованиях *Eleutherodactylus coqui*, для которой характерно прямое развитие

(из яиц, откладываемых на землю, вылупляются миниатюрные лягушата), и *Gastrotheca riobambae*, у которой ранние стадии развития протекают в сумке на спине матери. Начаты также исследования раннего эмбриогенеза у некоторых других лягушек Южной и Центральной Америки (del Pino et al., 2004, 2007; Romero-Carvajal et al., 2009).

В работах по эмбриологии бесхвостых амфибий (Десницкий, 2004; Callery et al., 2001; del Pino et al., 2007) обычно сопоставляют развитие представителей разных семейств отряда Anura. Наиболее типичный пример: *E. coqui* (семейство Eleutherodactylidae) и *X. laevis* (семейство Pipidae), которые дивергировали около 200 млн. лет назад (San Mauro et al., 2005). Поэтому представлялось бы весьма желательным выбрать для дальнейшего анализа такое семейство лягушек, в котором имеется несколько типов (модулов) раннего онтогенеза.

Бесхвостых амфибий с необычными типами развития можно встретить также и в Африке, Южной и Юго-Восточной Азии, Австралии и Океании. Однако эти животные чрезвычайно редко привлекают внимание сравнительных и экспериментальных эмбриологов. Настоящий обзор основан главным образом на работах зоологов-герпетологов по изучению развития лягушек относительно небольшого семейства *Myobatrachidae*, состоящего из 21 рода и 128 видов (12-е место по числу видов среди 38 семейств отряда Anura; см.: <http://amphibiaweb.org>). Эти лягушки встречаются только в Австралии и на прилегающих островах Тасмания и Новая Гвинея. Несмотря на то что они никогда не ведут арбореаль-

ный образ жизни, их репродуктивные стратегии разнообразнее, чем у многих других семейств бесхвостых амфибий (Littlejohn et al., 1993). Представители семейства Myobatrachidae живут в экваториальном, тропическом, субтропическом и умеренном климате, как во влажных лесах, так и в пустынях; в Австралии они по числу видов составляют более 50% местной фауны лягушек.

Уместно отметить, что иногда семейство Myobatrachidae подразделяют на два семейства — Myobatrachidae и Limnodynastidae (Frost et al., 2006). Однако эта точка зрения не получила всеобщего признания (см. указанный выше сайт), возможно, вследствие того, что современная систематика отряда Anura очень нестабильна. Рассмотрение дискуссии по этому вопросу не входит в задачу настоящей статьи.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ СЕМЕЙСТВА Myobatrachidae

В качестве отправной точки уместно рассмотреть наиболее изученный в эмбриологическом отношении вид. В литературе имеются достаточно подробные данные (de Bavay, 1993) по внешней морфологии зародышей моховой лягушки *Phyloria* (*Kyarranus*), *sphagnicolus*, живущей во влажных горных субтропических лесах штата Новый Южный Уэльс. В кладке 30–90 непигментированных и богатых желтком яиц диаметром около 3.3 мм. Развитие протекает в пенном гнезде, находящемся в небольшой норе или впадине во влажном мху. Наблюдения были сделаны над материалом, собранным в природе и перенесенным в лабораторию (стимулировать размножение в лабораторных условиях не удалось). Дробление яйцеклетки полное, но синхронность делений утрачивается уже после 8-клеточной стадии. Третье деление (как и два предыдущих) является меридиональным. Скорость развития достаточно медленная: при 18°C гастрюляция начинается не ранее, чем через 60 ч после оплодотворения и длится не менее 36 ч. Благодаря прозрачности анимального полушария зародышей были возможны наблюдения некоторых особенностей гастрюляции. Однако утверждение о практически полном сходстве этого процесса с таковым у *Rana* и *Bufo* представляется не очень убедительным, особенно в свете современных данных о значительной вариабельности гастрюляции в пределах отряда бесхвостых амфибий (Keller, Shook, 2004; del Pino et al., 2007).

После вылупления головастики *P. sphagnicolus* остаются в гнезде (Bavay de, 1993). Они малоподвижны и питаются эндотрофно, за счет большого запаса желтка; их ротовые структуры недоразвиты. Метаморфоз происходит в гнезде и завершается примерно через 55 дней после начала эмбриогенеза. Отметим, что эндотрофные малоподвижные головастики, развивающиеся из отложенных на землю крупных, богатых желтком яиц, были недавно опи-

саны также и у африканской лягушки *Phrynobatrachus tokba* (= *P. alticola*) из семейства Ranidae (Rodel, Ernst, 2002). Однако в этом случае нет никакой информации об особенностях ранних этапов эмбрионального развития.

Австралийская лягушка *Heleioporus eyrei* откладывает 80–500 яиц диаметром 2.6–2.9 мм в нору, вырытую во влажном песке, где и проходит эмбриогенез. Экзотрофные головастики покидают пенное гнездо только после заполнения норы дождевой водой. Наблюдения, проведенные над оплодотворенными в лаборатории яйцеклетками, показали, что при 21°C длительность клеточного цикла в периоде синхронного дробления составляет 1.6 ч. После 8-клеточной стадии, состоящей (в отличие от *P. sphagnicolus*) из квартетов анимальных и вегетативных бластомеров, синхронность делений теряется (Packer, 1966). Подчеркивается значительное сходство морфологии зародышей *Heleioporus* с зародышами жабы-повитухи *Alytes obstetricans* из семейства Alytidae (*Alytes* — единственный в Европе род Anura, у которого ранний эмбриогенез проходит вне воды, но впоследствии имеется достаточно продолжительная стадия экзотрофно питающегося головастика). По-видимому, примерно такой же характер раннего дробления и последующего эмбриогенеза, как и *H. eyrei*, имеет австралийская лягушка *Pseudophryne australis* (Jacobson, 1963a, b), в желеобразной кладке у которой всего около 20 богатых желтком яиц диаметром до 3.5 мм. Интересно, что известный эмбриолог Уоддингтон (Waddington, 1952) отметил своеобразие протекания гастрюляции у *Pseudophryne* (по сравнению с *Xenopus*), но, к сожалению, не опубликовал подробности своего исследования.

Среди Myobatrachidae есть несколько видов с прямым развитием. У близкородственных видов *Arenophryne rotunda* и *Myobatrachus gouldii* в кладке 4–38 богатых желтком яйцеклеток диаметром 4–5 мм, которые развиваются в песчаной почве на глубине до 1 м; лягушата вылупляются примерно через 2 месяца (Roberts, 1981, 1984; Anstis et al., 2007). Морфологические данные о раннем дроблении минимальны, но показывают сходство с таковым у *Heleioporus eyrei*. Поздний эмбриогенез обоих видов описан более подробно; можно усмотреть немало общих особенностей с прямым развитием неотропической *Eleutherodactylus coqui* (Townsend, Stewart, 1985; Callery et al., 2001), однако *Myobatrachus* и *Arenophryne* развиваются гораздо медленнее. Прямое развитие также характерно для родственной двум предыдущим видам *Metacrinia nicholli* (Anstis, 2008), хотя эта лягушка не зарывает свои яйца в песок, а откладывает их в укрытиях на поверхности почвы. Весьма вероятно наличие прямого развития и у описанного недавно нового вида *Arenophryne xiphorhyncha* (Doughty, Edwards, 2008), но для доказательства этого необходимы дальнейшие наблюдения. Таким образом, если, следуя классификации Каллери и соавторов (Callery et al., 2001), понимать под прямым раз-

витиём у амфибий только те случаи, когда нет морфологически четкой личиночной фазы, то в семействе Myobatrachidae, по-видимому, имеется 4 вида с прямым развитием (все они живут в юго-западной Австралии).

Широкую известность получили австралийские горные лягушки *Rheobatrachus silus* и *R. vitellinus*, у которых самка заглатывает до 25 оплодотворенных яиц диаметром 4.7 мм; развитие зародышей и эндотрофных головастика происходит в материнском желудке; лягушка в это время не питается. Вынашивание длится 6–7 недель (Corben et al., 1974; Tyler et al., 1983; McDonald, Tyler, 1984; Leong et al., 1986). К большому сожалению, последние 20 лет никто не встречал представителей рода *Rheobatrachus* в природе, а добиться их размножения в лабораторных условиях не удалось. Менее известен другой представитель австралийской фауны – сумчатая лягушка *Assa darlingtoni*. Желеобразная кладка, состоящая из 10–18 оплодотворенных яиц диаметром 2.5 мм, развивается в течение первых 11 дней на земле под охраной матери. Затем вылупившиеся безглазые эндотрофные личинки, имеющие значительный запас желтка, заползают в паховые карманы отцовской особи. Примерно через 2 месяца оттуда выходят миниатюрные лягушата (Ehmann, Swan, 1985). В литературе нет никаких данных об особенностях раннего эмбриогенеза у *Rheobatrachus* и *Assa*.

Мы рассмотрели несколько видов Myobatrachidae с необычными типами развития, однако есть ли в этом семействе виды со “стандартным” ранним онтогенезом? Ответ на этот вопрос положительный. *Limnodynastes tasmaniensis* откладывает пенные гнезда, плавающие по поверхности водоема и содержащие до 1350 яиц диаметром всего лишь 1.3 мм (сходно с размером яйца *X. laevis*), развитие плавающего экзотрофного головастика длится несколько месяцев. Скорость раннего эмбриогенеза *L. tasmaniensis* также сопоставима с таковой у *Xenopus* – интервал между двумя последовательными ранними делениями при 25°C занимает 0.5 ч, гастрюляция начинается примерно через 14 ч после оплодотворения (Panter, 1986). Период синхронных клеточных делений дробления достаточно обширный, однако их число точно не определено. Уместно отметить, что в отличие от всех других вышеназванных видов Myobatrachidae, имеющих очень маленькие ареалы, *L. tasmaniensis* имеет огромный ареал, занимающий почти треть часть Австралии.

Имеются морфологические работы по биологии развития нескольких других видов рода *Limnodynastes* (Davies, 1992; Davies, Watson, 1994; Tyler, Davies, 2000), а также *Spicospina flammocaerulea* (Dziminski, Anstis, 2004) и представителей рода *Uperoleia* (Davies, McDonald, 1998; Davies, Watson, 1998). К сожалению, во всех этих статьях практически полностью отсутствуют данные об особенностях раннего эмбриогенеза. В большинстве случаев подробные опи-

сания эмбрионального и личиночного развития проводились, начиная со стадии хвостовой почки.

Особого внимания заслуживают роды *Crinia* и *Geocrinia*, систематика и эволюция которых хорошо изучены (Read et al., 2001). *Crinia signifera* (Gollmann, 1991), *C. tasmaniensis* (Martin, 1967) и около 10 других представителей того же рода откладывают в воду от 40 до 270 пигментированных яиц диаметром менее 2 мм, из которых развиваются экзотрофные головастики. *C. georgiana* откладывает в воду примерно 70 пигментированных яиц диаметром 2.4 мм; головастики обычно экзотрофные, однако при неблагоприятных условиях способны развиваться и завершать метаморфоз, питаясь только эндотрофно; могут переносить временное высыхание (Doughty, 2002; Doughty, Roberts, 2003). Огромный интерес представляет лягушка *Crinia nimbus* (= *Bryobatrachus nimbus*), которая филогенетически тесно связана с *C. tasmaniensis* (Read et al., 2001), живет в прохладном влажном климате южной части острова Тасмания и откладывает на покрытую мхом или лишайником землю 4–16 крупных (диаметр 3.5 мм) непигментированных яиц, окруженных плотной капсулой диаметром 7–8 мм. Личинки *C. nimbus* вылупляются через 2–3 месяца, но питаются эндотрофно и остаются в студенистом гнезде вплоть до завершения метаморфоза, что происходит еще через 9–11 месяцев. Зимой гнездо может покрываться слоем снега. Таким образом, весь период эмбрионального и ларвального онтогенеза занимает до 395 дней – самое продолжительное время для какого-либо представителя отряда Anura с эндотрофным развитием (Mitchell, Seymour, 2000, 2003; Mitchell, 2002). В лабораторных условиях метаморфоз у *C. nimbus* завершается через 9 месяцев при 10°C и через 5 месяцев – при 15°C.

Таблица развития *C. signifera* (Gollmann, 1991) предполагает, что у этой лягушки стадии дробления, гастрюляции и нейруляции сходны с таковыми в таблицах развития бесхвостых амфибий умеренных широт Северного полушария (Pollister, Moore, 1937; Gosner, 1960), однако в морфологии зародышей более поздних стадий развития имеются определенные отличия. К сожалению, нет никаких публикаций по морфологии ранних зародышей *C. georgiana* и *C. nimbus*. Таким образом, можно лишь констатировать, что род *Crinia* представляет перспективную модель для анализа эволюционных перестроек раннего онтогенеза у близкородственных видов.

Перейдем к роду *Geocrinia*, важной характеристикой которого является прохождение эмбрионального развития вне воды. Имеется два основных типа онтогенеза. Так, у *G. laevis* и *G. victoriana* экзотрофные головастики после вылупления из плотной капсулы выходят из гнезда и попадают в водоем. Морфология зародышей и личинок этих двух видов была изучена (Gollmann G., Gollmann B., 1991), но данных по особенностям периода раннего дробления нет. У *G. vitellina* развитие эндотрофное, и после вылупле-

ния малоподвижные личинки продолжают развиваться на земле, не покидая студенистого гнезда, откуда после метаморфоза выходят лягушата (Mitchell, 2001). Данных по морфологии ранних зародышей у представителей рода *Geocrinia* с эндотрофным онтогенезом нет, но предполагается, что развитие происходит сходно с таковым у *Philoria sphagnicolus*, которое мы подробно рассмотрели выше.

На основании изложенных выше фактов в заключение можно выделить шесть основных типов развития австралийских лягушек семейства *Myobatrachidae*. Важными критериями при определении типа развития являются размер яйца, местоположение развития зародыша и головастика (в воде или на земле), характер питания личинки (экзотрофный или эндотрофный), наличие прямого развития, вынашивания и т.д.

Первый тип развития характерен для *Limnodynastes tasmaniensis*, *Crinia signifera* и, по-видимому, также для некоторых других видов *Myobatrachidae* с яйцами небольшого размера (диаметром менее 2 мм), из которых вылупляются активно плавающие экзотрофные головастики. Этот же тип развития присущ у *Xenopus laevis* и большинству бесхвостых амфибий умеренных широт Северного полушария.

Второй тип развития характерен для *Crinia georgiana*. Из отложенных в воду крупных яиц (диаметр 2.4 мм) вылупляются плавающие экзотрофные головастики, способные, однако, развиваться эндотрофно.

Третий тип развития характерен для *Geocrinia laevis*, *G. victoriana*, *Heleioporus eyrei* и *Pseudophryne australis* — видов с крупными яйцами (более 2.5 мм в диаметре). Откладка яйца и эмбриогенез происходят на земле, но экзотрофные головастики живут в воде.

К четвертому типу развития причислены *Crinia nimbus*, *Geocrinia vitellina* и *Philoria sphagnicolus* — виды с крупными яйцами (более 2.5 мм в диаметре). Откладка яйца, эмбриогенез и развитие эндотрофных личинок происходят на земле.

Пятый тип развития характерен для родов *Assa* и *Rheobatrachus*. Яйца у них крупные (диаметр 2.5–4.7 мм). Продолжительное вынашивание личинок происходит в паховых карманах отцовской особи (*Assa*) или в желудке материнской (*Rheobatrachus*).

Шестой тип развития характерен для родов *Arenophryne*, *Metacrinia* и *Myobatrachus*. Яйца у них крупные (диаметр до 5 мм); развитие прямое — на земле или под толстым слоем песчаной почвы.

Устоявшаяся точка зрения говорит о том, что для бесхвостых амфибий стандартный тип развития, характерный для родов *Rana* и *Xenopus*, является примитивным (Десницкий, 2004; Callery et al., 2001; Altig, Crother, 2006). Таким образом, остальные типы развития (независимо от принципов классификации) следует считать эволюционно продвинутыми. Однако конкретные филогенетические взаимоотношения между разными типами развития лягушек

до конца не выяснены. Так, например, подчеркивают (Altig, Crother, 2006), что в ходе возникновения в отряде *Anura* прямого развития (шестой тип нашей классификации), вероятно, не было промежуточного этапа с неподвижным эндотрофным головастиком (четвертый тип развития нашей классификации).

В настоящий момент нам представляется возможным обсудить лишь некоторые особенности вариаций протекания раннего дробления у зародышей австралийских лягушек семейства *Myobatrachidae*. Как было показано выше, первый (по-видимому, анцестральный) тип развития характеризуется достаточно обширным периодом быстрых синхронных делений раннего дробления (сходно с *X. laevis*). Утрата синхронности делений уже после 8-клеточной стадии показана для ряда представителей третьего, четвертого и шестого типов развития. По-видимому, есть основания предполагать наличие этой же особенности раннего эмбриогенеза также и для представителей пятого типа развития (*Rheobatrachus* и *Assa*), что роднит их с южноамериканской сумчатой лягушкой *Gastrotheca riobambae* из семейства *Hemiphractidae* (del Pino, Looor-Vela, 1990).

В свете данных по особенностям ранних зародышей *H. eyrei* и *P. australis* (третий тип развития) заманчиво было бы предполагать, что резкое сокращение числа синхронных делений дробления, характерное для многих лягушек с нестандартным развитием, сопряжено с протеканием эмбриогенеза на земле, даже если потом имеется стадия экзотрофного головастика, плавающего в воде. Поэтому представляет особый интерес изучение раннего дробления у *C. georgiana* (второй тип развития). Обнаружение утраты синхронности делений уже на стадии 8 бластомеров показало бы, что перестройка раннего эмбриогенеза в семействе *Myobatrachidae* может быть связана с увеличением размера яйца и содержания в нем желтка, даже если эмбриональное и личиночное развитие целиком проходят в водоеме. Это было бы сходно с данными по североамериканской лягушке *Ascaphus truei* из семейства *Ascaphidae* (Brown, 1989).

Подведем итоги. Онтогенетическое многообразие семейства *Myobatrachidae* сопоставимо с таковым всего отряда *Anura*. Перспективны дальнейшие исследования по эмбриологии этого семейства. Вероятно, оптимальной стратегией было бы сконцентрировать внимание на нескольких видах, достаточно удобных для анализа в условиях лаборатории, и сделать их модельными объектами биологии развития (подобно неотропическим *E. coqui*, *G. riobambae*, а также представителям рода *Engystomops* из семейства *Leiupeidae*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Десницкий А.Г. Эволюционные преобразования онтогенеза у бесхвостых амфибий // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 3. С. 165–170.
- Детлаф Т.А. Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: Наука, 2001. 211 с.
- Дуэльман У.Э. Репродуктивные стратегии лягушек // В мире науки. 1992. № 9–10. С. 52–60.
- Altig R., Crother B.I. The evolution of three deviations from the biphasic anuran life cycle: alternatives to selection // Herpetol. Rev. 2006. V. 37. P. 321–325.
- Anstis M. Direct development in the Australian myobatrachid frog *Metacrinia nichollsi* from Western Australia // Rec. West. Austral. Mus. 2008. V. 24. P. 133–150.
- Anstis M., Roberts J.D., Altig R. Direct development in two myobatrachid frogs, *Arenophryne rotunda* Tyler and *Myobatrachus gouldii* Gray, from Western Australia // Ibid. 2007. V. 23. P. 259–271.
- 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.
- Callery E.M. There's more than one frog in the pond: a survey of the Amphibia and their contributions to developmental biology // Sem. Cell Devel. Biol. 2006. V. 17. P. 80–92.
- Callery E.M., Fang H., Elinson R.P. Frogs without polliwogs: evolution of anuran direct development // BioEssays. 2001. Vol. 23. P. 233–241.
- Corben C.J., Ingram G.J., Tyler M.J. Gastric brooding: unique form of parental care in an Australian frog // Science. 1974. V. 186. P. 946–947.
- Davies M. Early development of *Limnodynastes terraereginae* and *L. fletcheri* (Anura: Leptodactylidae: Limnodynastinae) // Trans. Roy. Soc. South Austral. 1992. V. 116. P. 117–122.
- Davies M., McDonald K.R. Developmental biology of *Uperoleia altissima* Davies, Watson, McDonald, Trenerry and Werren, 1993 (Anura, Myobatrachidae) // Ibid. 1998. V. 122. P. 167–172.
- Davies M., Watson G.F. Morphology and reproductive biology of *Limnodynastes salmini*, *L. convexiusculus* and *Megistolotis lignarius* (Anura: Leptodactylidae: Limnodynastinae) // Ibid. 1994. V. 118. P. 149–169.
- Davies M., Watson G.F. Developmental biology of *Uperoleia talpa* Tyler, Davies and Martin, 1981 (Anura, Myobatrachidae) // Ibid. 1998. V. 122. P. 153–157.
- 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.
- del Pino E.M., Elinson R.P. The organizer in amphibians with large eggs: problems and perspectives // The vertebrate organizer / Ed. Grunz H. Berlin: Springer, 2003. P. 359–374.
- 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., Avila M.E., Perez O.D. et al. Development of the dendrobatid frog *Colostethus machalilla* // Int. J. Devel. Biol. 2004. V. 48. P. 663–670.
- del Pino E.M., Venegas-Ferrin M., Romero-Carvajal A. et al. A comparative analysis of frog early development // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. P. 11882–11888.
- Doughty P. Coevolution of developmental plasticity and large egg size in *Crinia georgiana* tadpoles // Copeia. 2002. № 4. P. 928–937.
- Doughty P., Edwards D. A new species of *Arenophryne* (Anura, Myobatrachidae) from the central coast of Western Australia // Rec. West. Austral. Mus. 2008. V. 24. P. 121–131.
- Doughty P., Roberts J.D. Plasticity in age and size at metamorphosis of *Crinia georgiana* tadpoles: responses to variation in food levels and deteriorating conditions during development // Austral. J. Zool. 2003. V. 51. P. 271–284.
- Duellman W.E. Reproductive modes in anuran amphibians: phylogenetic significance of adaptive strategies // South Afr. J. Sci. 1985. V. 81. P. 174–178.
- Dziminski M.A., Anstis M. Embryonic and larval development of the sunset frog, *Spicospina flammocerulea* (Anura, Myobatrachidae), from Southwestern Australia // Copeia. 2004. № 4. P. 893–899.
- Ehmann H., Swan G. Reproduction and development in the marsupial frog, *Assa darlingtoni* (Leptodactylidae, Anura) // Biology of Australasian frogs and reptiles / Ed. Grigg G. et al. Sydney: Roy. Zool. Soc. New South Wales, 1985. P. 279–285.
- 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.
- Frost D.R., Grant T., Failovich J. et al. The amphibian tree of life // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 2006. № 297. P. 1–370.
- Gollmann B. A developmental table of *Crinia signifera* Girard, 1853 (Anura, Myobatrachinae) // Alytes. 1991. V. 9. P. 51–58.
- Gollmann B., Gollmann G. Embryonic development of the myobatrachine frogs *Geocrinia laevis*, *Geocrinia victoriana*, and their natural hybrids // Amphibia-Reptilia. 1991. V. 12. P. 103–110.
- Gosner K.L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification // Herpetologica. 1960. V. 16. P. 183–190.
- Jacobson C.M. Observations on distribution, behaviour and development in the Australian toad genus *Pseudophryne* Fitzinger // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1963a. V. 88. P. 41–46.
- Jacobson C.M. Developmental variation within the genus *Pseudophryne* Fitzinger // Ibid. 1963b. V. 88. P. 277–286.
- Keller R., Shook D.R. Gastrulation in Amphibians // Gastrulation: from cells to embryo / Ed. Stern C.D. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 2004. P. 171–203.
- Leong A.S.-Y., Tyler M.J., Shearman J.C. Gastric brooding: a new form in a recently discovered Australian frog of the genus *Rheobatrachus* // Austral. J. Zool. 1986. V. 34. P. 205–209.
- Littlejohn M.J., Roberts J.D., Watson G.F., Davies M. Family Myobatrachidae // Fauna of Australia. V. 2A. Amphibia and Reptilia / Ed. Glasby C.G., Canberra: Australian Government Publ. Service, 1993. P. 41–57.

- Martin A.A.* The early development of Tasmania's endemic Anura, with comments on their relationships // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1967. V. 92. P. 107–116.
- McDonald K.R., Tyler M.J.* Evidence of gastric brooding in the leptodactylid frog *Rheobatrachus vitellinus* // Trans. Roy. Soc. South Austral. 1984. V. 108. P. 226.
- Mitchell N.J.* The energetics of endotrophic development in the frog *Geocrinia vitellina* (Anura: Myobatrachidae) // Physiol. Biochem. Zool. 2001. V. 74. P. 832–842.
- Mitchell N.J.* Low tolerance of embryonic desiccation in the terrestrial nesting frog *Bryobatrachus nimbus* (Anura: Myobatrachidae) // Copeia. 2002. № 2. P. 364–373.
- Mitchell N.J., Seymour R.S.* Effects of temperature on energy cost and timing of embryonic and larval development of the terrestrially breeding moss frog, *Bryobatrachus nimbus* // Physiol. Biochem. Zool. 2000. V. 73. P. 829–840.
- Mitchell N.J., Seymour R.S.* The effects of nest temperature, nest substrate, and clutch size on the oxygenation of embryos and larvae of the Australian moss frog, *Bryobatrachus nimbus* // Ibid. 2003. V. 76. P. 60–71.
- 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.
- Packer W.C.* Embryonic and larval development of *Heleioporus eyrei* (Amphibia: Leptodactylidae) // Copeia. 1966. № 1. P. 92–97.
- 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.
- Read K., Keogh J.S., Scott I.A. et al.* Molecular phylogeny of the Australian frog genera *Crinia*, *Geocrinia*, and allied taxa (Anura: Myobatrachidae) // Mol. Phylogen. Evol. 2001. V. 21. P. 294–308.
- Roberts J.D.* Terrestrial breeding in the Australian leptodactylid frog *Myobatrachus gouldii* (Gray) // Austral. Wildlife Res. 1981. V. 8. P. 451–462.
- Roberts J.D.* Terrestrial egg deposition and direct development in *Arenophryne rotunda* Tyler, a myobatrachid frog from Coastal Sand Dunes at Shark Bay, W.A. // Ibid. 1984. V. 11. P. 191–200.
- Rodel M.-O., Ernst R.* A new reproductive mode for the genus *Phrynobatrachus*: *Phrynobatrachus alticola* has nonfeeding, nonhatching tadpoles // J. Herpetol. 2002. V. 36. P. 121–125.
- 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.
- San Mauro D., Vences M., Alcobendas M. et al.* Initial diversification of living amphibians predated the breakup of Pangaea // Amer. Nat. 2005. V. 165. P. 590–599.
- Townsend D.S., Stewart M.M.* Direct development in *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Leptodactylidae): a staging table // Copeia. 1985. № 2. P. 423–436.
- Tyler M.J., Davies M.* Developmental biology and larval morphology of the frog *Limnodynastes depressus* Tyler (Myobatrachidae: Limnodynastinae) // Trans. Roy. Soc. South Austral. 2000. V. 124. P. 169–175.
- Tyler M.J., Shearman D.J., Franco R. et al.* Inhibition of gastric acid secretion in the gastric brooding frog, *Rheobatrachus silus* // Science. 1983. V. 220. P. 609–610.
- Waddington C.H.* Modes of gastrulation in Vertebrates // Quart. J. Microsc. Sci. 1952. V. 93. P. 221–229.

EVOLUTIONARY REORGANIZATIONS OF ONTOGENESIS IN RELATED FROG SPECIES OF THE FAMILY Myobatrachidae

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 comparative embryology of Australian endemic frogs of the family Myobatrachidae have been considered. Six main types of development have been recognized, the important criteria for which are egg size, the site of embryo and tadpole development (in water or on land), the character of larval nutrition (exotrophic or endotrophic), the occurrence of direct development, brooding, etc. An attention has been also paid to the character of the early cleavage process in the embryos of various species. The peculiarities of ontogeny in Myobatrachidae are compared with those in representatives of other families in the order Anura. The perspectives of some further embryological studies of this Australian frog family have been outlined.

Key words: cleavage, evolution of development, frogs, Myobatrachidae, Australia