

## Возрастная периодизация онтогенеза нутрий (*Myocastor coypus*)

С.П. Даников, к.б.н., ФГБОУ ВО Ставропольский ГАУ

Онтогенез (индивидуальное развитие организма) – сложная, генетически программируемая последовательность преобразований и изменений в живом организме с момента оплодотворения до смерти. Всестороннее изучение механизмов и закономерностей индивидуального развития организмов является одним из приоритетных направлений фундаментальных исследований Российской академии наук [1], создающих теоретическую и практическую базу для целенаправленного воздействия на биологические процессы на всех уровнях организации жизни.

Каждый организм того или иного вида животного по-своему уникален и имеет определённые закономерности периодизации онтогенеза, формируя критические этапы развития, во время которых организм становится наиболее уязвим к ряду эндо-и экзогенных факторов. Комплексный анализ возрастной периодизации онтогенеза у разных видов животных является основой для контроля их здоровья, продуктивности и популяции [2].

Нутрии (*Myocastor coypus*) распространены по всему миру, за исключением Австралии и Антарктиды, являясь в одних странах ценным объектом животноводства, а в других – интродуцированным инвазивным видом, наносящим огромный ущерб водным ресурсам [3]. В связи с этим поиск решений по контролю популяции нутрий во всём мире набирает обороты [4 и др.]. Тем не менее в России и странах ближнего зарубежья нутриеводство является перспективной отраслью звероводства, поставляющей населению диетическое мясо и ценный мех [5, 6].

Исследования, касающиеся вопросов онтогенеза нутрий, носят поверхностный и фрагментарный характер, отражая лишь малую часть специфики пре- или постнатального развития. Цель данного обзора – проанализировать и обобщить сведения о биологии развития нутрий и сформировать возрастную периодизацию онтогенеза этого вида животных.

### Периодизация пренатального онтогенеза нутрий.

Среднее число эмбрионов на самку нутрии составляет 6 и может варьировать от 1 до 11. На 1-й день после коитуса преобладают ооциты, тогда как на 2-й день – уже зиготы. Период дробления зиготы начинается с 3-го по 6-й день после коитуса, с 6-го до 9-го дня регистрируются уже морулы, а на 8-й и 9-й дни – бластоцисты. Временем имплантации эмбрионов в матку, а соответственно и окончанием герминального периода развития нутрий считается 10-й день [7]. Бластомеры нутрий сферической или яйцевидной формы, перивителлиновое про-

странство составляет от 74,1 до 95,8%. Дробление зиготы – неравномерное, вращательного глоблостического типа. Сезоны года и этапы эстрального цикла самок нутрий не отражаются на состоянии ооцитов, но в значительной степени могут влиять на их количество [8].

Эмбриональное развитие нутрии, согласно J.A. Chapman (1980), по большей части соответствует эмбриональному развитию грызунов со следующими исключениями [9]:

- 1) нормальное закрытие нервной трубки завершается гораздо позже, чем у других млекопитающих, тогда как боковые везикулы конечного мозга были видны на более ранней стадии;
- 2) отсутствует тонкая крыша на заднем мозге, присутствующая у других млекопитающих;
- 3) нормальное удлинение и увеличение мезонефральных протоков замедлялось, в то время как были обнаружены мезонефрические протоки и тесно связанные субкардинальные вены;
- 4) обонятельные нервы развились раньше, чем у других млекопитающих.

Уже со 2-й недели беременности возможно определение соотношения полов у эмбрионов нутрий с помощью метода полимеразной цепной реакции (ПЦР), основанного на усилении фрагмента гена Sry с использованием комбинации двух пар олигонуклеотидов, одна из которых аутосомная и является положительным контролем реакции амплификации [10].

По мнению А.Е. Felipec (2006), 60-й день беременности является критическим периодом в пренатальном онтогенезе нутрий, так как является переходным с эмбриональной в фетальную стадию развития и характеризуется значительным увеличением веса плода и дифференцировкой областей тела [11].

По морфологическим характеристикам, начиная с 60-го дня беременности, K. Sonec (2008) выделяет 4 этапа (s1-s4) фетальной стадии развития нутрий [12]:

**Стадия 1 (s1): 60–65 дней беременности.** Плоды нутрий без волосяного покрова с прозрачной светлорозовой кожей, за исключением области, охватывающей внутренние органы. Голова довольно большая относительно туловища. Челюстно-лицевая область сильно отличается от таковой у взрослых нутрий и характеризуется выступающей мордой с тактильными волосяными фолликулами и хорошо видимыми веками. Передние конечности располагаются перпендикулярно относительно сагиттальной плоскости тела, тогда как задние конечности и хвост изогнуты под телом. Пальцы на задних и на передних конечностях практически полностью слиты.

**Стадия 2 (s2): 70–75 дней беременности.** Голова остаётся относительно большой, но туловище становится длиннее. Морда покрыта мягкими и тонкими тактильными волосами. Веки полностью сомкнуты, а глаза становятся тёмными относительно розовой кожи. Пальцы на передних конечностях отдельные, а на задних – первые четыре пальца перепончатые и пятый – свободный. На пальцах всех конечностей различаются мягкие, не кератинизированные когти. Лобная, клиновидная, теменная и временная кости черепа начинают окостеневать. У плода нутрии на этой стадии внутриутробного развития различают 6 родничков (передний, задний, 2 сосцевидных и 2 клиновидных).

G.R. Willner и J.A. Chapman (1979) [13] предложили критерии, согласно которым у плодов нутрий данной стадии внутриутробного развития уже можно визуально определять пол.

**Стадия 3 (s3): 80–85 и 90–95 дней беременности.** Прозрачная розовая кожа становится темнее. Появляется чёрная и коричневая пигментация на голове, спине, задних конечностях, хвосте и вентральной поверхности шеи. На 80–85-й день беременности уже имеются волосяные фолликулы на дорсальной поверхности тела, а на 90–95-й день – на брюшной стенке. Дорсолатерально появляются четыре пары зачатков молочных желёз. Веки по-прежнему полностью сомкнуты. Пальцы передних и задних конечностей вытянуты и раздвинуты, а когти кератинизированы. Передний и задний роднички уже маленькие, но всё ещё видимые, тогда как сосцевидные и клиновидные роднички полностью закрыты.

В.Г. Потапова (1963) отмечает, что наиболее интенсивный рост длины и массы плода нутрии приходится именно на период от 75 до 90 дней после зачатия [14].

К концу данной стадии внутриутробного развития плод нутрии частично покрывается волосяным покровом, и у него полностью дифференцированы все области тела (голова, шея, грудная клетка, живот, таз и конечности). На голове хорошо развиты веки, наружное ухо, зона ноздрей, вибриссы (белого цвета). Конечности согнуты, при этом задние большей длины, чем передние. Хвост согнут вентрально между задними конечностями.

**Стадия 4 (s4): 100–105–120–125 дней беременности.** На этом этапе внешний вид плода нутрии приобретает характеристики взрослого животного. На 100–105-е дни беременности голова, тело и хвост покрыты густым волосяным покровом. Под остевыми волосами головы и тела вырастает мягкий подшёрсток. Хорошо визуализируется наружный слуховой проход, веки и рот открыты. Задний родничок почти полностью закрыт, а передний остаётся маленьким ромбовидным отверстием. На 110–115-е и 120–125-е дни беременности внешний вид плода нутрии практически не изменяется, за исключением плотности волосяного покрова.

На 120–125-й день беременности резцы, премоляры и первые моляры становятся полностью кальцинированными, а другие моляры уже присутствуют в альвеолах.

Пренатальные потери у нутрий в результате резорбции эмбрионов и абортотворения могут достигать до 50–60%, вероятность которых наиболее высока до 13–14 недель беременности, и, как правило, распространены в холодную зиму и у больных особей. Смерть отдельных мелких эмбрионов приводит к быстрой резорбции посредством ферментативного клеточного лизиса, что способствует сохранению и развитию других эмбрионов нутрий. Чем выше срок беременности нутрии, тем менее вероятна резорбция эмбриона и после 90-дневного возраста становится минимальной [9].

**Периодизация постнатального онтогенеза нутрий.** Нутрии относятся к зрелорождающим плацентарным млекопитающим. Они рождаются полностью покрытые волосяным покровом, с открытыми глазами, прорезавшимися резцами и первыми коренными зубами, могут плавать и начинать поедать растительную пищу уже через несколько часов после рождения.

По данным И.М. Лупповой (2010), масса новорождённых нутрий колеблется в зависимости от пола (самцы тяжелее самок на 10–15%) и их состояния. В среднем новорождённые весят около 200 г (при лимите от 80 до 300 г) [15]. Однако в проведённых нами ранее исследованиях не было выявлено достоверно значимых различий, указывающих на половой диморфизм новорождённых нутрий, что можно объяснить вероятным существованием определённых факторов, влияющих на разность массы между самцами и самками после рождения [16].

Вторые коренные зубы у нутрий прорезаются уже в первые дни после рождения, третьи коренные – в возрасте 2,3–2,5 мес. и четвёртые коренные – в возрасте 4,5–5 мес.

Молодые нутрии питаются молоком матери в среднем до двух месяцев жизни. Именно в первые 2 месяца постнатального онтогенеза наблюдается наиболее интенсивное увеличение массы тела нутрий, а интенсивное увеличение длины туловища продолжается до 4-месячного возраста, когда у молодых животных этого вида полноценно определяется тип конституции тела. K.R. Dixon (1979) сообщил, что темпы роста молодых нутрий могут замедляться в условиях холодного климата [17].

У нутрий в возрасте 2 мес. происходит значительное снижение уровня белка в крови и количества лейкоцитов, а также с рождения до двух месяцев жизни происходит «физиологический перекрест» лейкоцитарного профиля с нейтрофильного на лимфоцитарный [18].

Первичный волосяной покров хорошо дифференцируется у новорождённых животных: пуховые, остевые и направляющие волосы хорошо выражены, но они тоньше и короче, чем у взрослых

животных. Подрост первичного волоса заканчивается в 35–40-дневном возрасте. Вторичный волосяной покров появляется в 15–20-дневном возрасте, постепенно он подрастает, и на 50–90-й день начинается постепенная замена его вторичным опушением, заканчивающаяся на 100–120-й день жизни. Однако полноценное формирование волосяного покрова нутрий заканчивается только в возрасте 7,5 мес.

Периодом полового созревания нутрий принято считать возраст 4–5 мес. Однако у самцов начальные стадии сперматогенеза уже можно наблюдать по достижении ими 3–3,5-месячного возраста [19]. Половая зрелость самок в летнее время наступает в среднем в возрасте 3,6–4 мес. при массе тела 2,6–3,1 кг, в зимнее время – в возрасте 4,5–5 мес. при массе тела 3,0–4,0 кг соответственно. Физиологическая зрелость самок нутрий летом наступает в возрасте 6–7 мес., зимой – в возрасте 7,5–8 мес. Согласно данным J. Evans (1970), половая зрелость нутрий может быть достигнута через 4–8 мес., в зависимости от наличия пищи и оптимальных условий среды обитания [20]. Молодая нутрия, родившаяся в начале лета, может размножаться через 4–6 мес., тогда как особи, рождённые в начале зимы, могут не размножаться до достижения возраста 7–8 мес.

Более ранняя половая зрелость нутрий может наступать не только при благоприятных сезонных условиях, но и от давления со стороны промысловой охоты на этот вид животных. Холодные европейские зимы в эволюционном аспекте могут приводить к преждевременной половой зрелости и более крупным размерам тела по сравнению с коренной популяцией нутрий Южной Америки [21].

L.N. Brown (1975) на основе соотношения размеров тела и характеристик волосяного покрова предложил условно подразделить нутрий на ювенильных, субвзрослых (полувзрослых) и взрослых особей [22]. Ювенильные особи имели незрелый волосяной покров и весили менее 1,25 кг. Субвзрослые (полувзрослые) нутрии находились в процессе линьки из незрелого в полноценный насыщенно-коричневый волосяной покров и весили от 1,25 до 4,25 кг для самцов и от 1,00 до 4,00 кг для самок. Взрослые нутрии весили от 4,25 до 8,00 кг для самцов и от 4,00 до 7,50 кг для самок и демонстрировали тёмно-коричневый полноценный волосяной покров, характерный для этого вида животных.

Возраст нутрий можно определять по износу и прорезыванию зубов, массе тела и массе линзы глаза, изменения которых мало подвержены половым и экологическим факторам. В связи с этим G.R. Willner (1983) предложил четырёхпараметрическую модель определения возраста нутрий в диапазоне от 3 месяцев до 4 лет, в основе которой лежал интегральный индекс с использованием параметров длины и массы тела, а также длины задней конеч-

ности и роста зубов [23]. Данная модель довольно объективна и значительно облегчает определение возраста нутрий, а также позволяет контролировать популяцию и уровень смертности диких нутрий. Однако следует отметить, что характеристики зубов и масса тела отражают половой диморфизм нутрий и могут зависеть от характера и частоты приёма пищи, что допускает некоторые погрешности при расчётах. М.Н. Sherfy с соавт. (2006), пересмотрев различные модели определения возраста нутрий, выяснил, что модели, включающие в себя параметры массы и длины тела, обеспечивали большую точность, чем модели, включающие параметры длины конечностей и обхват груди [24].

Растут нутрии медленно, их рост продолжается до двухлетнего возраста. Продолжительность жизни нутрий в неволе составляет 8–10 лет, срок племенного использования не превышает 4 лет, поскольку производительность нутрий с возрастом быстро снижается, однако D.J. LeBlanc (1994) заявляет, что в неволе нутрий могут жить до 15 и даже до 20 лет [25]. Потенциальная продолжительность жизни диких нутрий составляет в среднем 6,5 года.

Известно около 30 окрасок нутрий, объединённых в пять групп: коричневые (стандартные), белые, бежевые, золотистые и чёрные. Нутрии разных окрасок различаются по массе тела, а также абсолютной и относительной скорости роста молодых животных.

У нутрий ярко выражен половой диморфизм, самцы крупнее самок на 10–20%. Взрослые самцы весят в среднем 5–7 кг, длина их тела 50–60 см, соответствующие показатели взрослых самок – 4–5 кг и 40–50 см, а отдельные самцы могут весить более 10 кг.

В результате ранее проведённых исследований установлено (табл.), что с рождения и до двух месяцев жизни масса тела самок и самцов нутрий выросла в 3,7 и 4,0 раза соответственно.

В возрасте 4,5 мес. значения массы у этих особей возросли в 3,0 и 3,3 раза по сравнению с предыдущим возрастом. К 7,5 мес. жизни масса тела самок и самцов нутрий увеличилась в 1,6 и 1,7 раза, а к 1 году жизни её значения возросли в 1,5 раза у особей обоего пола. С 1-го дня и до 1 года жизни масса тела самок и самцов нутрий увеличивается в 26,0 и 32,2 раза соответственно. Достоверно значимый половой диморфизм выявлен только у 4,5-месячных, 7,5-месячных и годовалых нутрий, живая масса самцов была выше, чем у самок, на 12,9; 21,6 и 18,2% соответственно.

И.М. Луппова (2011) сформировала физиологически обоснованную возрастную периодизацию половозрелых нутрий клеточного содержания на основании биометрических характеристик [26]:

1) период ранней продуктивности характеризуется возможностью получения от животных меховых шкур среднего размера (6–7 месяцев постнатального онтогенеза);

Показатели живой массы нутрий в постнатальном периоде онтогенеза [16], г ( $X \pm Sx$ )

Пол	Возраст, мес.				
	новорожд.	2	4,5	7,5	12
Самка (n=5)	239,00±6,96	889,00±12,08	2630,00±20,00	4080,00±73,48	6210,00±267,60
Самец (n=5)	228,00±6,04	901,00±34,33	2970,00±20,00	4960,00±53,38	7340,00±198,40

2) период поздней продуктивности позволяет получить от нутрий меховую продукцию крупных размеров (8–10 месяцев постнатального онтогенеза);

3) период хозяйственного использования нутрий с целью их репродукции (1–3 года постнатального онтогенеза);

4) ранний геронтологический период (4 года постнатального онтогенеза) – выявлены первоначальные признаки возрастной инволюции организма животных;

5) поздний геронтологический период (5–6 лет постнатального онтогенеза) – нутрии, завершающие свой жизненный цикл.

**Выводы.** В результате проведённого анализа литературных данных установлено, что пренатальное развитие нутрий включает в себя: герминальный период (длится до 10-го дня после коитуса); эмбриональный период (длится с 10-го до 60-го дня беременности) и фетальный период (длится с 60-го дня беременности до родов), который по отличительным морфологическим признакам плода подразделяется на 4 этапа (60–65-й день развития; 70–75-й день развития; с 80–85-го по 90–95-й день развития; с 100–105-го по 120–125-й день развития).

Возрастную периодизацию постнатального онтогенеза нутрий можно представить следующим образом: первые сутки жизни (начальный период постнатального онтогенеза, адаптация к новым условиям жизни); от 2 до 2,5 мес. жизни (окончание молочного вскармливания, окончание роста первичного волоса и начало постепенной замены вторичным, прорезывание третьих коренных зубов); от 3,5- до 6-месячного возраста (период полового созревания, прорезывание четвёртых коренных зубов, окончание интенсивного увеличения длины туловища, окончание роста вторичного волосяного покрова, полноценно определяется тип конституции животного); от 6- до 8-месячного возраста (физиологическое созревание, окончание формирования вторичного волосяного покрова); от 8 мес. до 3 лет (зрелые животные, рост которых может продолжаться до 2-летнего возраста); от 3 до 6 лет (начинается возрастная инволюция организма с последующим завершением жизненного цикла).

### Литература

1. Постановление Президиума РАН № 233 от 1 июля 2003 г. «Об утверждении основных направлений фундаментальных исследований» // Российская академия наук: официальный сайт. [Электронный ресурс]. URL://http://www.ras.ru/scientificactivity/sciencefields6.aspx.
2. Тельцов Л.П., Михайлевская Е.О., Музыка И.Г. Продуктивность и законы развития организма животных // Вестник АПК Верхневолжья. 2011. № 2. С. 22–27.

3. Guichon M.L., Doncaster C.P., Cassini M.H. Population structure of *Coypus (Myocastor coypus)* in their region of origin and comparison with introduced populations // Journal of Zoology. 2003. Vol. 261(3). P. 265–272.
4. Jo Yeong-Seok, Derbridge J.J., Baccus J.T. History and Current Status of Invasive Nutria and Common Muskrat in Korea // Wetlands. 2017. Vol. 37(2). P. 363–369.
5. Павленко О.С. Социально-экономические тенденции развития нутриеводства // Вісник Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету. 2015. Т. 35. № 1. С. 130–134.
6. Kowalska D., Bielański P., Lapiński S. Nutrie – perspektywyhodowli // Wiadomości Zootechniczne. 2010. Т. 48(1). S. 39–45.
7. Felipe A.E., Teruel M.T., Cabodevila J.A., Callejas S.S. Pre-implantational timetable of embryonal development of *Myocastor coypus (Coypu)* // Reproduction, nutrition, development. 2002. Vol. 42(1). P. 15–24.
8. Larocca C., Fila D., Filipiak Y., Pérez W. Características morfológicas de ovarios y ovocitos de nutrias (*Myocastor coypus*) en condiciones de criadero // International Journal of Morphology. 2011. Vol. 29 (2). P. 424–426.
9. Chapman J.A., Lanning J.C., Willner G.R., Pursley D. Embryonic development and resorption in feral nutria (*Myocastor coypus*) from Maryland // Mammalia. 1980. Vol. 44 (3). P. 371–380.
10. Garcia P., Pastout L., Chevalier G., Guinet C. Fast and reliable sex identification in early stage of gestation in *Myocastor coypus* // Life Sciences. 2001. Vol. 324 (4). P. 321–325.
11. Felipe A.E., Masson P.G., Rodriguez J.A., Alzola R.H. External Morphological Characterization of 60-Days Gestation *Myocastor coypus (Coypu)* Fetuses // International Journal of Morphology. 2006. Vol. 24 (1). P. 71–76.
12. Sone K., Koyasu K., Kobayashi S., Oda S. Fetal growth and development of the coypu (*Myocastor coypus*): Prenatal growth, tooth eruption, and cranial ossification // Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde. 2008. Vol. 73 (5). P. 350–357.
13. Willner G.R., Chapman J.A., Pursley D. Reproduction, physiological responses, food habits, and abundance of nutria in Maryland marshes. Washington: Wildlife Society, 1979. 43 pp.
14. Потапова В.Г. Рост и развитие молодняка нутрий: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ленинград, 1963. 20 с.
15. Луппова И.М. Анатомо-физиологические особенности и экология нутрий в связи с эволюционно сложившимся ареалом и средой их обитания // Учёные записки учреждения образования Витебская орден Знак почёта государственная академия ветеринарной медицины. 2010. Т. 46. № 1-1. С. 26–30.
16. Даников С.П., Квочко А.Н. Размеры и объём почек нутрий в постнатальном онтогенезе // Морфология. 2013. Т. 143. № 2. С. 64–68.
17. Dixon K.R., Willner G.R., Chapman J.A., Lane W.C., Pursley D. Effects of trapping and weather on body weights of feral nutria in Maryland // Journal of Applied Ecology. 1979. Vol. 16. P. 69–76.
18. Даников С.П. Динамика показателей лейкограммы крови нутрий в разном возрасте // Научная жизнь. 2017. № 7. С. 101–110.
19. Ильина Е.Д. Звероводство: учебник / Е.Д. Ильина, А.Д. Соболев, Т.М. Чекалова [и др.]. СПб.: Лань, 2004. 304 с.
20. Evans J. About nutria and their control // United States Bureau of Sport Fisheries and Wildlife, Resource Publication. 1970. Vol. 86. P. 1–65.
21. Guichon M.L., Doncaster C.P., Cassini M.H. Population structure of coypus (*Myocastor coypus*) in their region of origin and comparison with introduced populations // Journal of Zoology. 2003. Vol. 261(3). P. 265–272.
22. Brown L.N. Ecological Relationships and breeding biology of the nutria (*Myocastor coypus*) in the Tampa, Florida area // Journal of Mammalogy. 1975. Vol. 56. P. 928–930.
23. Willner G.R., Dixon K.R., Chapman J.A. Age determination and mortality of the nutria (*Myocastor coypus*) in Maryland, U.S.A. // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1983. Vol. 48. P. 19–34.
24. Sherfy M.H., Mollett T.A., McGowan K.R., Daugherty S.L. A reexamination of age-related variation in body weight and morphometry of Maryland nutria // Journal of Wildlife Management 2006. Vol. 40(4). P. 1132–1141.
25. LeBlanc D.J. Nutria // Prevention and control of wildlife damage. 1994. P. 71–80.
26. Луппова И.М. Биометрические характеристики половозрелых нутрий в условиях клеточного звероводства // Учёные записки учреждения образования Витебская орден Знак почёта государственная академия ветеринарной медицины. 2011. Т. 47. № 1. С. 266–269.