



DETERMINATION OF AGE OF THE EURASIAN BEAVER (*CASTOR FIBER*)

Anatoliy Volokh 

Key words

beaver, baculum, age, teeth, dentin, sagittal ridge

doi

<http://doi.org/10.15407/TU2206>

Article info

submitted 07.12.2020
revised 22.11.2021
accepted 23.12.2021

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Dmitry Motorny Tavsia State
Agrotechnological University
(Melitopol, Ukraine)

Correspondence

Anatoliy Volokh; Dmitry Motorny
Tavsia State Agrotechnological
University; 18 Bohdan Khmelny-
tskyi Avenue, Melitopol, 72310
Ukraine;
e-mail: volokh50@ukr.net
orcid: 0000-0003-1291-921X

Abstract

The article presents data on body size and weight of beavers of different ages from Ukraine (Dnipro basin), as well as features of determining the age of males by the size of the baculum and taking into account the bonding lines in the periosteal zone of the mandible. In addition, this paper summarizes the methods for determining the age of the Eurasian beaver, which are used in different countries. Among them are methods that determine the age of beaver by size and body weight, by traces, by craniological features, by the length of the sagittal ridge, by the developmental features and functional state of teeth, by the width of the incisor and the interorbital width of the skull, by the stratification of dentin or cement, and by size and weight of the baculum. The body weight of beavers from Ukraine was 7.0 ± 0.31 (5.5–7.9) kg in individuals of 6–7 months of age, 9.1 ± 0.26 (8.6–9.5) kg in one year old individuals, 12.7 ± 0.30 (11.0–13.9) kg in two years old beavers, 15.6 ± 0.45 (14.4–17.0) kg in individuals of 2.4–3.0 years of age, and 21.8 ± 0.81 (16.2–30.0) kg in beavers over 3.0 years of age. The size of the skull in subsequent age groups was characterized by a significant transgression by the interorbital and zygomatic width of the skull and they clearly differed from one another only by the total length of the skull. Curiously, the mass of the baculum in the Elbe beaver (*C. fiber albicus* Matschie, 1907) significantly exceeds that of beavers from Ukraine, which may be a results of geographic variation of the animals. In the 1970s, a new method of post-mortem determination of the age of beavers was proposed by studying the polished section of the first molar measuring the height of dentin-enamel loops as well as the thickness of the layer of cement and secondary dentin. It was found that in beavers the cement layer appears in the second year in the lower part of the tooth and, gradually increasing with age, almost completely displaces the dentin-enamel loops by the end of the animal's life. At 3–4 years, secondary dentin appears, which occupies an intermediate position between the cementum and the lower part of the tooth, and, when the latter is chipped, it fills certain areas of its occlusal surface. In addition, there is a method of classification of beavers by age groups (up to 1 year, 1–3 years, over 3 years) based on measuring the radii of the external and internal curvature of the incisors. Depending on the age of the animals, all methods allow to obtain fairly accurate results.

Cite as

Volokh, A. 2021. Determination of age of the Eurasian beaver (*Castor fiber*). *Theriologia Ukrainica*, **22**: 49–62. [In Ukrainian, with English summary]

Визначення віку бобра євразійського (*Castor fiber*)

Анатолій Волох

Резюме. У статі наводяться дані щодо розмірів тіла та маси бобрів різного віку із України (басейн Дніпра), а також розкриваються особливості визначення віку самців за величиною бакулюма та за об'ємом ліній склеювання у періостальній зоні нижньої щелепи. Окрім того, у даній роботі узагальнено методи визначення віку євразійського бобра, які використовуються у різних країнах світу. Серед них: за розмірами і масою тіла, за розмірами слідів, за краніологічними ознаками, за довжиною сагітального гребеня, за особливостями розвитку та функціонування зубів, за шириною різця та міжорбітальною шириною черепа, за шаруватістю дентину чи цементу, за аншлафами кутніх зубів, а також за розмірами та масою бакулюма. Маса тіла бобренят із України (6–7 місяців) становила $7,0 \pm 0,31$ (5,5–7,9); особин річного віку – $9,1 \pm 0,26$ (8,6–9,5); дворічного – $12,7 \pm 0,30$ (11,0–13,9); 2,4–3,0 роки – $15,6 \pm 0,45$ (14,4–17,0) і понад 3,0 роки – $21,8 \pm 0,81$ (16,2–30,0). Розміри черепа у найближчих вікових групах характеризувались суттєвою трансгресією за міжорбітальною та виличною шириною і лише за загальною довжиною вони чітко розрізнялись між собою. Цікаво, що маса бакулюма у єльбського бобра (*C. fiber albicus* Matschie, 1907) суттєво переважає таку з України, що може бути наслідком відповідної географічної мінливості тварин. У 1970-ті роки запропонована нова методика посмертного визначення віку бобрів шляхом дослідження аншлафу першого кутнього зуба, яке полягало у вимірюванні висоти на його коронці дентино-емалевих петель, а також товщини шару цементу та вторинного дентину. Було встановлено, що у тварин зазначеного виду шар цементу з'являється на другому році в нижній частині зуба і, поступово збільшуючись з віком, до кінця життя тварини майже повністю витісняє дентино-емалеві петлі. На 3–4 році з'являється вторинний дентин, який займає середнє положення між цементом і нижньою частиною зуба, і, за викришування останнього, заповнює окремі ділянки його жуйної поверхні. Окрім того, існує методика розподілу бобрів за віковими групами (до 1 року, 1–3, понад 3 роки) на основі вимірювання радіусів зовнішньої та внутрішньої кривизни різців. У залежності від віку тварин, всі методи дозволяють отримувати доволі точні результати.

Ключові слова: бобер, бакулюм, вік, зуби, дентин, сагітальний гребінь.

Вступ

Бобер євразійський (річковий) є найбільшим гризуном нашої фауни, маса тіла якого може сягати 28–32 кг. У нього відсутній статевий диморфізм за розмірами та масою тіла й розмірами черепа. Міцні різці, які ростуть усе життя зі швидкістю $\sim 0,6\text{--}0,8$ см за добу, є інструментом для підгризання товстих дерев, камбій, кора і листя яких входять до раціону тварини у якості основних кормів. Дорослі бобри мають типову для гризунів зубну формулу:

$$I \frac{1}{1}, C \frac{0}{0}, P \frac{1}{1}, M \frac{3}{3} = 20 \text{ зубів.}$$

Раніше із-за цінного хутра і лікувальної «струмнини» бобрів повсюдно переслідували і знищували. На початок ХХ ст. в Україні їх нечисленні поселення уцілили лише у басейні Дніпра в межах Житомирського і Київського Полісся. І тільки після заборони полювання на бобра в 1922 р., а також завдяки узяттю під охорону усіх місць його мешкання, його чисельність стала зростати. Значною мірою цьому сприяло штучне розселення тварин на значному просторі, наслідком чого стало не лише відновлення історичного ареалу виду, а й створення нових популяцій.

Нині ареал бобра євразійського в Україні охоплює територію усіх поліських, більшості лісостепових і частину степових областей. Загалом бобри мешкають на території 36 держав світу, в т. ч. у Аргентині, Білорусії, Естонії, Україні, Росії, США, Канаді, Казахстані, Латвії, Литві, Монголії, Румунії, ФРН, Франції, а також у інших країнах [Saveliev 2003].

Метою роботи є аналіз та узагальнення методів визначення віку бобра євразійського, які використовуються у різних країнах світу.

Матеріал та методи

Різними дослідниками методика визначення віку бобрів розроблялася в двох напрямках: прижиттєвого — в польових умовах і посмертного — за видобутку на полюванні або при виявленні загиблих тварин. Зважаючи на те, що масові пологи у представників зазначеного виду припадають на першу декаду травня, 1 травня прийнято вважати орієнтовною межею під час встановлення його віку та переході тварин з однієї вікової групи до іншої [Lavrov 1981].

У зв'язку зі специфічною будовою тіла, яка полягає у наявності позатазової частини, а також довгого і широкого хвоста, деякою особливістю відзначається вимірювання бобра [Lavrov 1953]. Як критерій при визначенні віку у польових умовах зазвичай приймають масу тіла і розміри його частин, які піддаються точним вимірам. Такими є:

- а) довжина голови — від кінчика носа до потиличного гребеня;
- б) довжина тулуба — від потиличного гребеня по хребту до вкритого лусками хвоста;
- в) довжина хвоста — від основи (межа між вкритими лусками хвостом та шерстю тілом) до його дистального краю;
- г) ширина хвоста — у його найширшому вкритому лусками місці;
- д) довжина задньої ступні — від початку п'ятки до кінця середнього пальця, без врахування кігтя.

Зіставляючи ці показники, за умови нормальної вгодованості бобра, можна досить точно встановити його вік до двох років. Зважаючи на відсутність матеріалів щодо величини екстер'єрних показників євразійського бобра з території України у доступних для мисливців літературних джерелах, ми наводимо власні результати вимірювання ($n > 50$) і зважування ($n > 70$) тварин із заплави Кременчуцького водосховища на Дніпрі, а також річок Вільшанка та Рось. Ці дані були отримані під час дослідження тварин, здобутих на полюванні та знайдених померлими від різних причин на території Черкаської області. Частина відомостей була нам надана співробітниками Українського відділення Всесоюзного науково-дослідного інституту мисливського господарства та звірівництва ім. проф. Б. М. Житкова, отриманих в процесі дослідження бобрів, відловлених з метою скорочення щільності населення та для інтродукції в інші місця України.

Задля визначення віку тварин використовувались різні методи, позитивні та негативні особливості яких наведено нижче. Вік найбільш старих особин ($n = 6$) ми виявляли на поперекових гістологічних зрізах товщиною 10 мк за збільшення у ~ 80 разів, які перпендикулярно перетинали нижню щелепу відразу за кутніми зубами (рис. 1). У періостальній зоні окістя проводили підрахунок ліній склеювання, за кількістю яких, з відповідними поправками [Кле-везаль 2007], отримували остаточний результат.

Визначення віку за екстер'єром тварин

Завдяки численним дослідженням Л.С. Лаврова, проведених у Воронежському державному заповіднику, ми маємо відомості про морфологічні особливості зазначеного гризуна упродовж всього життєвого циклу. Це дозволило використати результати досліджень цього вченого для прижиттєвого визначення віку євразійського бобра (табл. 1).

За наведеними даними, впадає у вічі, що у тварин зростання певних екстер'єрних показників має різну швидкість. Зокрема, поступальне зростання голови та тулубу бобра у довжину і хвоста у ширину до 8 років відбувається без перекриття ознак. Натомість збільшення довжини хвоста триває до 5, задньої ступні — до 1, ширини перетинки задньої ступні — до 7–9, обхвату у грудях і маси тіла — до 9 років включно.

Коливання величини зазначених вище показників (CV, %), врахуване нами, свідчить про значну мінливість обхвату бобра у грудях, довжини тулуба і маси. Незважаючи на це, матеріали Л. С. Лаврова [Lavrov 1981] є досить важливими для практичного вжитку. Вони дозволяють відносно точно встановлювати вік бобрів не лише у першому десятиріччі життя, але й у глибокій старості, насамперед, за довжиною голови та хвоста. Їх дуже корисно засто-

совувати при формуванні партій тварин для переселення, не допускаючи включення до них особин, які досягли похилого віку і мають низький репродуктивний потенціал.

У спрощеному вигляді для цієї мети можна використати наступні відомості (табл. 2). Трирічні бобри крупніше дворічних, але ще не досягають розмірів цілком дорослих. Різниця між ними і останніми поступово згладжується, проте деякі відмінності все ж зберігаються. Трирічні бобри найчастіше мешкають осіло сім'ями (парами), але зазвичай нащадків ще не мають. При цьому у самиць можуть бути маленькі соски — довжиною не більше 5–6 мм. В окремих випадках такі тварини стають матерями, але однорічні звірі в такій сім'ї зазвичай відсутні [Lavrov 1981].

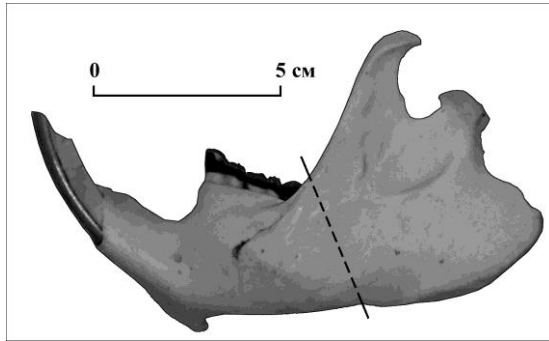


Рис. 1. Місця розрізу на нижній шелепі бобра.

Fig. 1. Place of dissection of beaver's lower jaw.

Таблиця 1. Розмір (см) і маса (кг) євразійського бобра у залежності від віку, на 1 січня [Lavrov 1981]

Table 1. Size (cm) and weight (kg) of the Eurasian beaver depending on age, on January 1 [Lavrov 1981]

Вік, роки	n	Довжина голови	Довжина тулуба	Довжина хвоста	Ширина хвоста	Довжина задньої ступні	Ширина перетинки задньої ступні	Обхват у грудях	Маса, кг
До 1	30	13,2	50,0	22,4	9,8	14,7	14,1	47,3	8,22
1	30	15,0	59,5	25,8	12,1	16,7	15,8	52,9	14,04
2	22	15,4	62,2	26,5	13,1	15,7	15,8	56,8	16,73
3	30	15,7	62,5	27,0	13,2	16,7	15,8	60,1	17,23
4	38	15,9	63,4	27,2	13,6	16,7	15,8	61,9	19,01
5	35	16,1	63,9	27,3	13,8	16,7	15,8	61,9	20,06
6	35	16,2	64,4	27,1	13,9	15,6	15,8	62,9	20,35
7	34	16,4	65,9	27,4	14,2	16,7	15,9	64,2	20,87
8	31	16,5	66,4	27,7	14,3	16,7	15,9	65,2	21,36
9	31	16,4	66,3	27,5	14,2	16,5	15,9	65,3	21,45
10	31	16,5	66,4	27,5	14,1	16,6	15,8	64,6	21,24
11	32	16,7	67,0	27,7	14,2	16,5	15,7	65,3	21,57
12	29	15,7	66,6	29,3	15,0	17,2	16,5	67,6	21,86
13	23	16,6	66,9	27,7	14,0	16,4	15,6	63,6	21,47
14	14	16,7	66,6	27,6	14,0	16,5	15,6	63,5	21,33
15	12	16,4	66,4	27,4	13,7	16,3	15,4	64,3	21,14
16	10	16,6	66,6	27,9	13,3	16,5	15,6	63,2	20,86
17	9	16,6	65,6	27,8	13,4	16,6	15,2	61,4	19,47
18	6	16,7	65,7	27,5	13,6	16,5	15,5	62,5	19,77
19	3	16,7	65,7	27,5	14,0	16,3	15,3	63,3	21,05
20	1	17,0	67,0	28,0	15,5	16,0	16,0	68,0	22,80
21	1	17,0	66,0	28,0	15,5	16,0	15,0	68,0	21,70
22	1	17,0	66,0	28,0	14,5	16,0	15,0	67,0	21,30
23	1	17,0	65,0	27,5	14,0	16,0	15,0	65,0	20,10
CV, %		0,69	13,12	1,47	1,26	0,26	0,22	22,26	9,77

Таблиця 2. Величина екстер'єрних показників (см) бобра у залежності від віку [Lavrov 1981]

Table 2. The value of external parameters (cm) of the beaver depending on age [Lavrov 1981]

Вік	n	Довжина голови	Довжина тулуба	Довжина хвоста	Ширина хвоста	Довжина задньої ступні	Маса, кг
Новонароджені	40	8,0	20,0	7,0	3,5	6,5	0,5
3 місяці	40	12,0	41,0	19,0	7,0	12,5	4,7
8 місяців	30	13,2	50,0	22,4	9,8	14,7	8,2
1,5 років	37	15,0	59,0	26,0	12,0	16,5	14,0
2,5 років	27	15,5	62,0	27,0	12,5	17,0	17,0
3,5 років	22	15,5	62,0	27,0	13,0	17,0	18,0
4,5 років	19	16,0	63,0	27,5	13,5	17,0	19,0
Понад 6 років	60	17,0	68,0	29,0	14,5	17,0	21,5

Звичайно, що регіональні екологічні умови створюють певний вплив на ріст та розвиток будь-яких тварин. Наприклад, у басейні р. Печори на півночі РФ середня маса тіла бобрят у серпні становила 3,5 кг; тварини річного віку — 11,3; дворічного — 18,3, а дорослого бобра — 23,7 кг (макс. 29,0) [Soloviev 1991]. У Мордовії середня маса тіла бобрят у цей час становила 4,1 кг; тварини річного віку — 10,9; дворічного — 13,7; а дорослого бобра — 14,9 кг (макс. до 17,0) [Borodina 1970a].

У перший рік життя тварини, яким виповнилось 6–7 місяців, за екстер'єрними показниками нічим не відрізнялись від своїх перевесників із інших популяцій (табл. 3).

Через ~1 рік від народження, у порівнянні з бобрятами, серед всіх морфологічних ознак найбільше зростає маса тіла тварин — майже на 30 %, довжина хвоста — на 10,5 % і його ширина — на 23,6 %. У 1,5–2,0 роки зазначені показники зростають ще більше: маса тіла — майже на 40 %, довжина хвоста — на 10,9 %, а ширина — на 22,5 % (див. табл. 3).

У 2,4–3,0 роки, у порівнянні з молодими бобрами віком 1,5–2,0 роки, маса тіла зростає на 22,8 %, довжина хвоста — на 1,1 %, а ширина — на 9,2 % (табл. 4). Цю закономірність давно помітив Л. С. Лавров [Lavrov 1953], який саме ширину хвоста вважав за найголовнішу ознаку для візуального розподілу тварин за віковими групами. У старших і старих бобрів прижиттєве визначення віку за вказаною ознакою є проблематичним, на що вказує найбільша величина варіабельності ширини хвоста. У місцях наших досліджень найбільшу масу тіла мала самиця бобра, яка важила 30 кг, хоча, за даними співробітників Українського відділення ВНДІМЗ ім. проф. Б. М. Житкова, у пониззі р. Рось (1975 р.) відловлено тварину з масою тіла 32 кг.

Звертає увагу, що у євразійського бобра з віком від юності до старості практично не змінюється довжина вуха. Дорослі тварини із України за своїми морфологічними ознаками практично не відрізняються від представників глибоко вивчених воронезької та хоперської популяцій із басейну Дону [Diakov 1975; Lavrov 1981].

Визначення віку за розмірами слідів. У природних угіддях, на мулистому субстраті або на снігу можна помітити відбитки ступень бобра. Восени довжина сліду задньої кінцівки бобрят становить 9–15, тварин річного віку — 15–17, а дорослих особин — 16–19 см [Lavrov 1953].

Визначення віку за розмірами черепа

Визначення віку за краніологічними ознаками. Бобри мають широкий, трохи плескуватий череп, при дослідженні якого різні вчені для визначення віку використовували загальну довжину, довжину носових кісток, виличну та міжорбітальну ширину, довжину ряду кутніх зубів та інші показники. Оскільки статевий диморфізм у цього виду за розмірами тіла та черепа відсутній, то зазвичай, при порівняннях різних популяцій особин за статтю не розділяють. Але з цього приводу є й протилежні думки [Piechocki 1986].

Німецькі зоологи, окрім визнання статевого диморфізму, зазначають, що черепи бобра за однакової кондиллобазальної довжини можуть мати значну різницю у віці, і найдовший череп

може належати не найстарішій тварині. Це зауваження справедливе для всіх видів ссавців, і без критичного аналізу неодноразово приводило дослідників до серйозних помилок.

Таблиця 3. Розміри і маса тіла бобрят та молодих бобрів із Черкаської області (Україна)

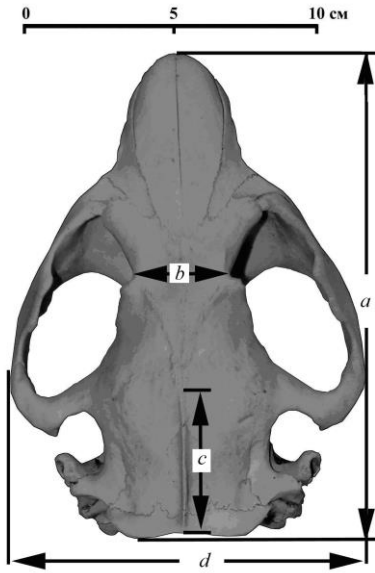
Table 3. Dimensions and body weight of juvenile and young beavers from Cherkasy Oblast (Ukraine)

Ознаки	n	M ± m	Min	Max	Variance, %
6–7 місяців (17.X–26.XI)					
Довжина голови, см	8	12,9 ± 0,12	12,5	13,7	0,25
Довжина тулуба, см	8	45,7 ± 0,32	44,9	47,0	0,83
Довжина хвоста, см	8	21,6 ± 0,39	20,0	22,8	1,19
Ширина хвоста, см	8	7,2 ± 0,08	7,0	7,5	0,05
Довжина вуха, см	8	3,1 ± 0,02	3,0	3,1	0,05
Довжина задньої ступні, см	8	13,5 ± 0,11	13,0	13,8	0,09
Маса, кг	8	7,0 ± 0,31	5,5	7,9	0,76
1 рік (13.III–14.V)					
Довжина голови, см	4	14,8 ± 0,36	13,7	16,5	1,28
Довжина тулуба, см	4	46,8 ± 0,20	46,5	47,3	0,13
Довжина хвоста, см	4	23,9 ± 1,18	21,9	26,0	5,60
Ширина хвоста, см	4	8,9 ± 0,61	7,9	10,0	1,47
Довжина вуха, см	4	3,2 ± 0,02	3,1	3,2	0,05
Довжина задньої ступні, см	4	14,8 ± 1,01	13,0	16,5	4,08
Маса, кг	4	9,1 ± 0,26	8,6	9,5	0,27
1,5–2,0 роки (23.X–22.IV)					
Довжина голови, см	12	15,0 ± 0,26	13,7	16,8	0,82
Довжина тулуба, см	10	60,4 ± 0,89	57,1	64,0	0,87
Довжина хвоста, см	12	26,5 ± 0,45	23,5	28,5	2,38
Ширина хвоста, см	12	10,9 ± 0,39	8,7	12,7	1,78
Довжина вуха, см	12	3,2 ± 0,08	3,0	3,7	0,07
Довжина задньої ступні, см	12	16,1 ± 0,28	13,5	17,2	0,93
Маса, кг	12	12,7 ± 0,30	11,0	13,9	1,09

Таблиця 4. Розміри і маса тіла дорослих бобрів із Черкаської області (Україна)

Table 4. Dimensions and body weight of adult beavers from Cherkasy Oblast (Ukraine)

Ознаки	n	M ± m	Min	Max	Variance, %
2,4–3,0 роки (02.X–21.IV)					
Довжина голови, см	6	15,8 ± 0,61	14,2	18,0	2,20
Довжина тулуба, см	6	64,7 ± 2,54	59,0	75,7	38,7
Довжина хвоста, см	6	26,8 ± 1,08	21,6	29,0	7,06
Ширина хвоста, см	6	11,9 ± 0,70	9,4	14,0	2,91
Довжина вуха, см	6	3,3 ± 0,10	3,0	3,7	0,09
Довжина задньої ступні, см	6	16,7 ± 0,35	15,5	18,0	0,73
Маса, кг	6	15,6 ± 0,45	14,4	17,0	1,11
Понад 3,0 роки (02.X–21.IV)					
Довжина голови, см	21	16,9 ± 0,13	15,7	18,3	3,37
Довжина тулуба, см	21	69,4 ± 0,92	59,0	79,0	3,92
Довжина хвоста, см	21	29,6 ± 0,46	23,5	32,5	6,96
Ширина хвоста, см	21	13,1 ± 0,31	10,8	17,0	10,53
Довжина вуха, см	21	3,3 ± 0,10	3,1	3,7	0,08
Довжина задньої ступні, см	21	17,1 ± 0,35	16,0	18,0	1,70
Маса, кг	22	21,8 ± 0,81	16,2	30,0	14,55



Обрані нами краніологічні показники (загальна довжина та довжина сагітального гребеня, вилична та міжорбітальна ширина) просто вимірюються (рис. 2). Дані щодо визначення віку бобрів від народження до дорослого віку за краніологічними ознаками є в монографії Л. С. Лаврова [Lavrov 1981].

Рис. 2. Виміри черепа бобра, здійснюються за допомогою штангенциркуля з точністю до 0,1 мм:

a — загальна довжина (по середній лінії від переднього краю носових кісток до заднього виступу ламбодіального гребеня);
b — міжорбітальна ширина (у найвужчому місці між орбітами перед задньорбітальними відростками);
c — довжина сагітального гребеня (по середній лінії від заднього виступу ламбодіального гребеня до розходження у боки швів тім'яних кісток з лобовими — лінії temporalis);
d — вилична ширина (в найширшому місці).

Fig. 2. Beaver skull measurements: *a* — total length; *b* — interorbital width; *c* — length of the sagittal ridge; *d* — zygomatic width.

Враховуючи, що в Україні полювання на бобра дозволене з 1 листопада до кінця лютого, а на його початок наймолодшим особинам має виповнитися 6,0–7,5 місяців, то мисливцям буде корисно навчитися визначати вік тварин саме з цього часу (табл. 5).

Зазвичай у бобрів різного віку не спостерігає перекивання (трансресії) середніх, а до ~2,5 років і крайніх величин зазначених ознак. За наявності черепа, це дозволяє доволі легко розділити тварин за основними віковими групами.

Визначення віку за довжиною сагітального гребеня. У перші місяці життя бобреняти кістки, що утворюють мозкову коробку, виглядають гладкими і опуклими, але вже до 6–7-місячного віку від ледь помітного потиличного гребеня починає відходити зовнішній сагітальний гребінь, який спочатку захоплює лише частину міжтім'яної кістки. Поступово він сплющує цю кістку і формує з неї власну дистальну структуру. До 4–5 років сагітальний гребінь захоплює всю міжтім'яну кістку і переходить далі на тім'яні. Відтягуючи і потовщуючи шов між останніми і звужуючи з кожним роком простір уздовж шва тім'яних кісток, сагітальний гребінь набуває опуклої конфігурації, що нагадує латинську букву V, і з'єднує надочно-ямкові відростки лобових кісток з потиличним гребенем.

У особливо старих особин сагітальний гребінь збільшується настільки, що захоплює 1/3 лобових кісток і доходить до середини черепа [Lavrov 1953]. Це важливе спостереження видатного знавця бобра наштовхнуло мене на думку, що зазначену ознаку можна використати для прижиттєвого та посмертного віку [Volokh 1979]. Порівняння з наведеними вище матеріалами, дозволило нам розділити зібраний науковий матеріал ($n = 47$) на 5 вікових груп і розрахувати для представників кожної з них відповідні параметри (табл. 6).

Таблиця 5. Розміри черепа бобра з басейну Дніпра в залежності від віку [Volokh 1979]

Table 5. Dimensions of beaver skulls from the Dnipro basin depending on age [Volokh 1979]

Вік	n	Довжина загальна		Ширина вилична		Ширина міжорбітальна	
		M ± m	Limit	M ± m	Limit	M ± m	Limit
6–10 місяців	9	104,4 ± 1,75	94,4–110,9	77,2 ± 1,68	68,2–86,3	22,6 ± 0,31	21,2–21,4
1,5–2,0 роки	7	125,5 ± 0,57	123,3–128,0	93,7 ± 0,70	91,3–96,4	26,4 ± 0,40	25,3–28,1
2,0–2,4 роки	7	131,0 ± 0,95	128,8–134,6	96,1 ± 0,90	91,7–98,2	27,5 ± 0,37	26,1–30,8
2,4–3,0 роки	8	133,3 ± 1,36	128,9–137,7	99,4 ± 1,52	92,8–105,1	28,2 ± 0,76	26,4–33,2
>3 роки	20	141,7 ± 0,96	138,4–148,6	103,5 ± 0,8	99,4–108,5	28,4 ± 0,25	25,3–30,9

Таблиця 6. Довжина сагітального гребеня у бобрів різного віку [Volokh 1979]

Table 6. The length of the sagittal ridge in beavers of different age [Volokh 1979]

Вік, роки	n	M ± m	Min	Max	Variance, %	Std. Dev.
1,0–2,0	12	19,8 ± 0,94	14,4	24,0	10,66	3,26
2,1–3,0	10	27,4 ± 0,73	24,1	31,3	5,38	2,32
3,1–6,0	10	32,5 ± 0,90	28,7	37,9	8,01	2,83
6,1–8,0	5	40,4 ± 1,17	36,5	42,8	6,81	2,61
Понад 8,0	10	48,9 ± 1,27	40,7	53,0	16,05	4,01

Невисокий сагітальний гребінь довжиною 14,6–15,5 мм у місцях наших досліджень з'явився у 2 бобрят у віці ~10–11 місяців (17–27 квітня), бо 13 березня його ще не було. Для зручності розрахунків можна вважати, що зазначена структура утворюється у бобрів, яким виповнюється близько 1 року. У подальшому сагітальний гребінь доволі швидко подовжується вперед і трохи зростає вгору, захоплюючи зазначені вище кістки, що формують дах черепа. Приблизно до 6 років показники його довжини у різних вікових груп не перекриваються. Надалі стрімкість зростання гребеня вперед гальмується, і у наступні роки точність визначення віку бобрів за його довжиною зменшується. Незважаючи на це, старі особини виявляються за цією ознакою досить чітко.

Звертає на себе увагу відносно незначна варіабельність (5,38–16,05 %) сагітального гребеня у кожній із вікових груп, що дозволяє використовувати його довжину як важливу ознаку для посмертного визначення віку тварин. Більш того, його можна промацати і виміряти у живих особин, що дозволяє застосовувати цей спосіб під час відлову бобрів для розселення та формування їхніх партій. Хоча, звичайно, краще переселяти їх сім'ями, але відловити всіх особин не завжди вдається.

Визначення віку за розвитком та стертістю зубів

Визначення віку молодих бобрів. На нижній щелепі зуби ростуть трохи швидше, завжди випереджаючи зростання однойменних зубів верхньої щелепи. Перший передкутний з'являється на нижній щелепі на 15–16-й день з дня народження бобра, а потім поступово починає прорізатися зуб у верхній щелепі, який на 20–21-й день формується остаточно. До місячного віку бобрят вже мають зазвичай два кутні зуба в нижній щелепі і один — у верхній. З цього часу малеча починає поступово живитися трав'яними кормами. До кінця лактації, що приблизно відповідає двохмісячному віку, у бобрят з'являються три кутні зуба на нижній і два на верхній щелепах, після чого вони вже в змозі пережувувати листя і ніжні стебла.

Всі щічні (передкутні+кутні) зуба на верхній щелепі виростають у малюків лише у віці біля 5,5 місяці — у жовтні–листопаді. До цього ж часу молочні передкутні зуби поступово стираються і кришаться. Тримаючись в яснах розгалуженими відростками у вигляді виделки, їх підпирають нові постійні зуби і до 8–9-го місяця залишки старих повністю зникають. Однак повне формування нового передкутного зуба закінчується лише в лютому–березні, в залежності від термінів народження (табл. 7). Оглядати кутні зуби бобрят бажано за їхньої фіксації в сидячому положенні із застосуванням спеціального пристрою для утримання рота у відкритому стані [Lavrov 1953].

При дослідженні ельбського бобра (*Castor fiber albicus*) розробено методику (табл. 8), яка дозволяє визначати вік цих гризунів за особливостями формування та функціонування зубів [Piechocki & Stiefel 1977]. Ця методика принципово не відрізняється від такої Л. С. Лаврова [Lavrov 1953], але показує часові межі, упродовж яких відбуваються формування молочних зубів та їхня зміна на постійні. Відповідно до характеристик зубних рядів, похибка визначення віку молодих бобрів (до 1,5 років) становить ~4 тижні.

Визначення віку дорослих бобрів. При вивченні особливостей розвитку і формування кутних зубів у бобрів відомого віку встановлено, що з роками змінюється як площа робочої поверхні зуба, так і звивистість внутрішніх ліній емалевих складок. Зношування робочої поверхні кутних зубів у нижній щелепі відбувається інтенсивніше, ніж у верхній.

Таблиця 7. Визначення віку бобрят за розвитком зубів у верхній щелепі [Lavrov 1981]

Table 7. Determination of the age of beavers by the development of teeth in the upper jaw [Lavrov 1981]

Стадія розвитку зубів	Вік від народження, місяці
Початок появи молочних передкутніх	0,5
Поява всіх молочних передкутніх	1,0
Поява першого кутнього (M ¹)	1,5
Поява другого кутнього (M ²)	3,0
Поява третього кутнього (M ³)	5,0
Початок зменшення молочних передкутніх (р)	5,5
Початок появи постійних передкутніх	6,5
1/4 (за висотою) старого і 3/4 нового	7,5
Залишки старого і 3/4 нового	8,5
Старого вже немає, але новий ще не сформувався	9,0
Закінчення формування постійних передкутніх (P)	10,0

Таблиця 8. Визначення віку молодих бобрів за станом зубів [Piechocki & Stiefel 1977]

Table 8. Determination of the age of young beavers by the condition of teeth [Piechocki & Stiefel 1977]

Вік тварин	Термін зміни зубів					
	Різці	р4	Р4	M ₁	M ₂	M ₃
0–5 міс.	Пренатальні	Пренатальні	У 5 місяців	Пренатальні	Пренатальні	У 2 місяці
6–12 міс.	На II тижд.	На II тижд.	3 9 до 11 міс.	На ~II тижд.	На ~VI тижд.	На VI міс.
12–16 міс.	На ~II тижд.	На ~III тижд.	3 10 до 14 міс.	На ~VI тижд.	На ~II міс.	На ~V міс.
17–30 міс.	На IV тижд.	На VI тижд.	3 13 до 17 міс.	На II тижд.	На ~II міс.	На ~VII міс.

Так, ізольовані острівці на кутніх зубах нижньої щелепи починають з'являтися вже в 7-8-річному віці, в 15–17 років робоча поверхня передостанніх кутніх зубів зазвичай стає вже майже гладкою, а останні кутні (M₃) іноді зовсім відсутні. До 9–10-річного віку на кутніх зубах верхньої щелепи починають з'являтися замкнуті острівці, облямовані звивистими емалевими складками (рис. 3).

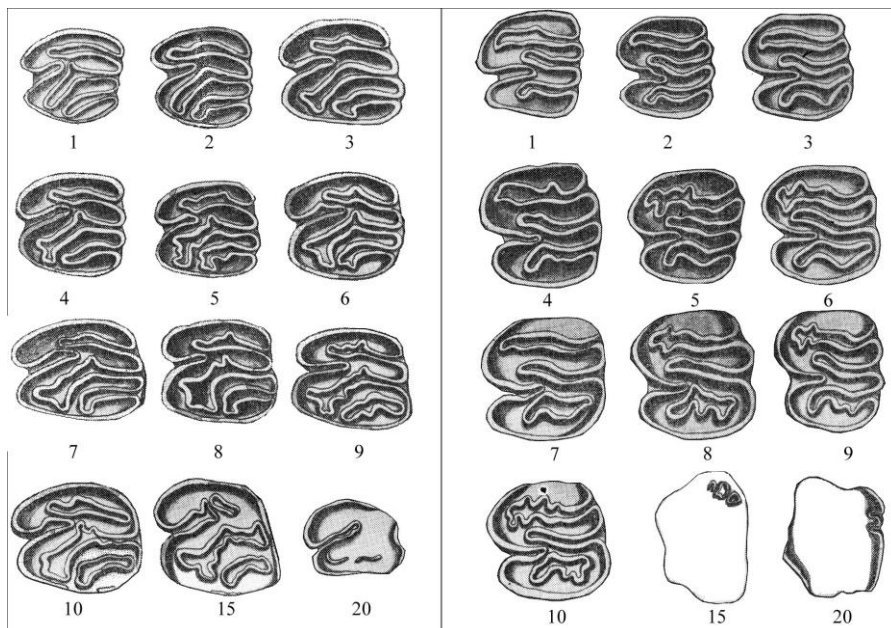


Рис. 3. Вигляд емалевих складок на кутніх зубах бобрів віком від 1 до 20 років: зліва — нижній, справа — верхній ліві ряди.

Fig. 3. The view of enamel loops on molars of the beaver from 1 to 20 years of age: left — lower left row, right — upper left row.

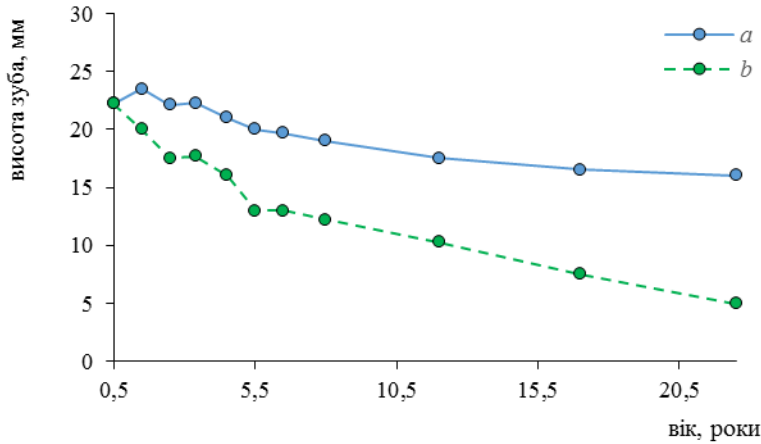


Рис. 4. Зменшення з віком першого кутнього зуба у бобра: а — загальна висота; б — висота коронки.

Fig. 4. Decrease the first molar of beavers with age: a — total height; b — crown height.

До 15–17 років зазвичай утворюються вже 3 подібних замкнених острівця. Одночасно з цим йде посилений процес стирання емалевих складок, зменшення розмірів замкнених острівців, і, нарешті, настає повне зникнення всіх опуклих поверхонь зуба [Lavrov 1981].

Звісно, що з віком висота усіх зубів у бобра, окрім різців, зменшується [Borodina 1970a]. Причому висота коронки першого кутнього зуба від його виростання до ~20 років зменшується на ~77,2 %, тоді як його загальна висота (коронка + корінь) — на ~22,7 % (рис. 4). Ця різниця пов'язана зі значним компенсаторним впливом цементу, який починає відкладатися у коренях передкутніх та кутніх зубів бобра з 3 року життя, незалежно від географічного розташування певної популяції.

За методикою німецьких зоологів [Piechocki & Stiefel 1977], яка також базувалася на дослідженнях розвитку та функціонування зубів (табл. 9), було враховано багато особливостей цього процесу. Але, як вважають її автори, для кращої точності їм бракувало даних про тварин, вік яких був відомий. Звертає увагу така особливість зношування робочої поверхні кутніх: у віці ~15 років руйнуються петлі емалі на всіх кутніх зубах і лише після 18 років — на передкутніх, на які у старих особин лягає основне жуйне навантаження.

Таблиця 9. Визначення віку бобра за розвитком та функціонуванням зубів [Piechocki & Stiefel 1977]

Table 9. Determination the age of beavers by the development and state of teeth [Piechocki & Stiefel 1977]

Ознаки	Різці	p ₄	P ₄	M ₁	M ₂	M ₃
Початкова мінералізація	Пренатальні	Пренатальні	У 5 місяців	Пренатальні	Пренатальні	У 2 місяці
Прорізування	На II тиждень	На II тиждень	3 9 до 11 місяців	На ~II тиждень	На ~VI тиждень	У 4 місяці
Вихід із щелепи	На ~II тиждень	На ~III тиждень	3 10 до 14 місяців	На ~IV тиждень	На ~II місяць	У 5 місяців
Повне зростання	На IV тиждень	На VI тиждень	3 13 до 17 місяців	На II місяць	На ~III місяць	У 7 місяців
Початок резорбції кореня	—	У 7 місяців	—	—	—	—
Випадання зубів	—	У 10–12 місяців	—	—	—	—
Зменшення апікального отвору	—	У ~5 місяців	У 3,5 роки	У 2,5–3,5 роки	У 3,5–4,5 роки	У 3,5–4,5 роки
Заростання апікального отвору	Ростуть постійно	У 5 місяців	У 4,5 роки	У 3,5–4,0 роки	У 4,5 роки	У 4,5 роки
Сильна руйнація петель емалі	—	У 6–8 місяців	18 років	Біля 15 років	Біля 15 років	Біля 15 років

Таблиця 10. Визначення віку бобрів за шириною різця та міжорбітальною шириною черепа [Borodina 1970a]
 Table 10. Determination of the age of beavers by means of incisor width and interorbital width [Borodina 1970a]

Вік	n	Ширина верхнього різця, мм			Міжорбітальна ширина, мм		
		M ± m	Min	Max	M ± m	Min	Max
6–10 місяців	7	6,6 ± 0,03	6,2	7,0	23,7 ± 0,34	23,0	25,0
1 рік 9–10 місяців	11	7,5 ± 0,01	7,0	7,6	25,2 ± 0,26	24,0	27,0
2 роки 6–9 місяців	8	8,0 ± 0,05	8,0	8,4	26,1 ± 0,03	25,0	27,5
3 роки 6–11 місяців	9	8,1 ± 0,06	8,0	8,5	26,6 ± 0,51	24,0	28,5
4 роки 6–10 місяців	11	8,5 ± 0,001	8,5	8,7	26,9 ± 0,06	25,8	28,1
5 років 6–10 місяців	11	8,6 ± 0,08	8,3	9,0	27,6 ± 0,27	26,5	29,7
6 років	7	8,6 ± 0,14	8,5	9,7	27,8 ± 0,28	27,0	28,8
7–9 років	7	8,6 ± 0,13	8,0	9,0	27,3 ± 0,41	26,0	28,8
10–14 років	9	8,8 ± 0,20	8,0	10,0	28,1 ± 0,33	26,1	29,7
15–25 років	9	9,3 ± 0,12	8,5	9,7	28,4 ± 0,31	27,3	29,9

Визначення віку за шириною різців. У зв'язку з тим, що бобри різного віку мають різну ширину різців, за наявності черепа можна відносно просто та швидко встановити їхній вік [Borodina 1970a]. Але, на нашу думку, ще точніше це можна зробити за двома показниками, додавши до зазначених даних міжорбітальну ширину черепа (табл. 10).

Справа в тому, що за різних пошкоджень (вогнепальні поранення, розгризання хижачками тощо), зуби та основа черепа залишається його найменш ушкодженими частинами. І, що особливо важливо, у більшості ссавців величина міжорбітальної відстані характеризується мінімальною варіабельністю, тобто вона найменше піддається впливам різних зовнішніх та внутрішніх факторів і тому у кожній віковій групі ссавців є відносно стабільною. Наприклад, у лісостеповій зоні України, яка відрізняється доволі комфортними екологічними умовами для бобрів, у дорослих тварин ширина верхнього різця коливається у межах 4,45, а міжорбітальна ширина всього — 3,87 % [Volokh 1979].

Застосовувати цю методику треба таким чином; у випадку збігу ширини різця і міжорбітальної ширини, у відповідній колонці знаходимо вік досліджуваної особини. У випадку розбіжності, що буває доволі часто, основною є ширина різця, а міжорбітальну ширину черепа використовуємо, як другорядний показник. За його допомогою ми здійснюємо певне коригування, що дозволяє отримати майже точний результат.

Незважаючи на висловлювання деяких авторів щодо можливості використання зазначеної методики не лише для виявлення молодняку, а й для встановлення вікової структури популяції [Soloviev 1991; Steen 2015], все ж таки треба визнати її непридатність для досягнення зазначеної мети. Причиною цього К.-А. Нітше [Nitsche 2017] вважає наступне:

- у перший рік життя бобренята не приймають участі у заготовці гілкових кормів і взагалі не підгризають дерев;
- залежно від виду деревно-чагарникових порід (хвойні чи листяні), сліди від зубів різних за віком особин на погризах перекриваються або видно лише сліди від їхньої центральної частини;
- різці бобрів не завжди сточені рівно і тому можуть залишати більші сліди, ніж їхня реальна ширина;
- взимку сліди від зубів на стовбурах дерев дуже довго виглядають свіжими, що заважає встановленню фактичного віку молодих особин, які, наприклад, напередодні весни подорослішали на 2–3 місяці.

Окрім того, існує методика розподілу бобрів за віковими групами (до 1 року, 1–3, понад 3 роки) на основі вимірювання радіусів зовнішньої та внутрішньої кривизни різців [Troszycski 1977]. Хоча вона не набула значного поширення, у деяких випадках її можна використати для визначення віку тварин, наприклад, за палеозоологічними артефактами тощо.

Визначення віку за розмірами бакулюма

В середині ХХ ст. американський дослідник К. Фрайлі [Friley 1949] використав для визначення віку самців канадського бобра із штату Мічиган такі показники, як довжина та маса бакулюма (*os penis*). Тривалий час на його публікацію мало звертали уваги, а мені вона взагалі була невідома. У 1973–1976 рр., під час вивчення екології хутрових звірів водного комплексу, автор ознайомився з підходами цього дослідника і спробував визначити вік самців бобра з басейну Середнього Дніпра за розмірами та масою бакулюма. На жаль, мені вдалося дослідити незначну кількість матеріалу ($n = 16$), що дозволяє лише констатувати про зростання його лінійних та вагових характеристик з віком.

За нашими даними, довжина і маса бакулюма найбільше зростають до 10-річного віку (рис. 5), що дозволяє розділити самців бобра на певні вікові групи. Потім процеси зростання цієї кістки суттєво уповільнюються, хоча й тривають упродовж всього життя.

За Л. С. Лавровим (1981), у самців бобра розмір (довжина X діаметр) бакулюма у віці 1–10 днів становить 8 x 1 мм; 1–4 місяці — 13 x 1; 9–11 місяців — 17 x 2; 1 рік — 22 x 2; два роки — 27 x 3; доросла особина — 31 x 3 мм.

Незважаючи на велику кількість досліджених самців ($n = 71$), видно, що цитований вчений не надавав важливого значення зазначеному методу. Він, за наявності тварин, вік яких був відомий, не зважував бакулюмів і не використовував штангенциркуль для їхнього вимірювання з точністю до 0,1 мм, як це мало би бути. Тим не менш, довжина зазначеної кістки у тварин воронезької популяції відповідного віку близька до такої у особин з басейну Дніпра (табл. 11). Згодом до подібних досліджень долучився д-р Р. Піхоцькі [Piechocki 1986], який на значно більшому матеріалі, ніж ми, визначив вік 107 бобрів з басейну Ельби. За його даними, маса бакулюма німецьких тварин суттєво переважає таку у тварин з України, що може бути наслідком генетичної своєрідності ельбського бобра (*C. fiber albicus* Matschie, 1907) і відповідної географічної мінливості [Heidecke et al. 2009].

Визначення віку за шаруватістю дентину чи цементу

У бобра річні шари видно в цементі на поздовжніх аншліфах кутніх зубів. Іноді додаткові лінії заважають виділенню основних. Перші 2–3 річних шари, які утворюються лише в бічних частинах кореня, тонкі і мало помітні, тому вік молодих особин визначають за станом порожнини пульпи, а з третього року — за кількістю річних шарів цементу, що формуються по всій поверхні кореня. За необхідності можна використовувати річні шари кісткової тканини [Klevezal 2007], які добре видно на забарвлених зрізах нижньої щелепи у щічній стінці за останнім кутнім зубом (рис. 6).

Загалом лінії росту молярного цементу виявилися точним інструментом для визначення віку євразійського бобра. Для цього третій чи четвертий кутні зуби необхідно розрізати навіпіл вздовж і відшліфувати. Після цього щорічні шари цементу на коренях зазначених зубів стануть добре помітними і їх можна підрахувати.

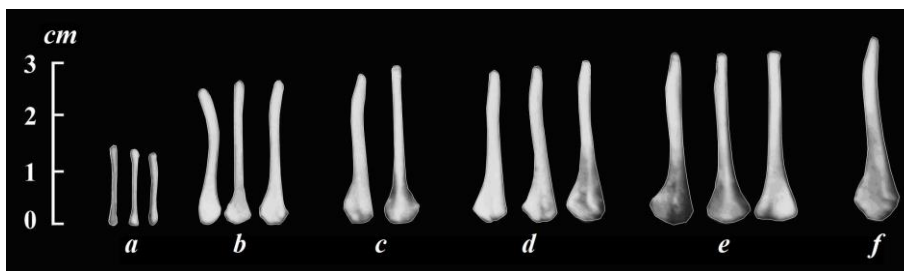


Рис. 5. Вигляд бакулюма у бобра: *a* — 5–7 місяців; *b* — 1–2; *c* — 3–4; *d* — 5–6; *e* — 7–10; *f* < 10 років.

Fig. 5. The baculum of the beaver: *a* — 5–7 months; *b* — 1–2; *c* — 3–4; *d* — 5–6; *e* — 7–10; *f* < 10 years.

Таблиця 11. Динаміка розмірів бакулума у євразійського бобра віком

Table 11. Dynamics of baculum size in the Eurasian beaver by age

Басейн Дніпра: Україна [Volokh 1979]				Басейн Ельби: ФРН [Piechocki 1986]	
Вік бобрів	Довжина, мм	Максимальний діаметр, мм	Маса, мг	Вік бобрів	Маса, мг
5–7 місяців	14,3–15,3	2,1–2,3	21–24	0–5 місяців	16–28
1–2 роки	26,3–28,2	4,2–5,8	142–199	6–12 місяців	36–100
3–4 роки	28,7–28,8	6,0–6,1	234–260	12–16 місяців	95–195
5–6 років	29,6–30,0	6,6–6,7	270–272	17–30 місяців	160–435
7–10 років	31,7–32,4	8,0–8,1	391–493	3–7 років	290–465
>10 років	33,9	8,9	530	7–12 років	350–570
–	–	–	–	> 12 років	385–550

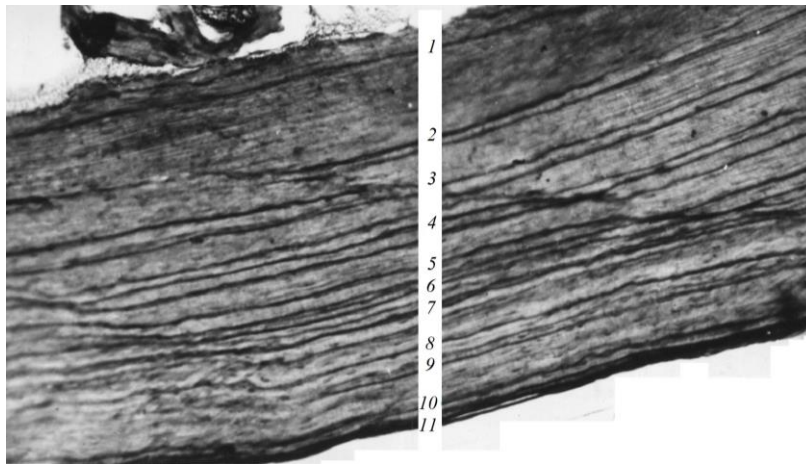
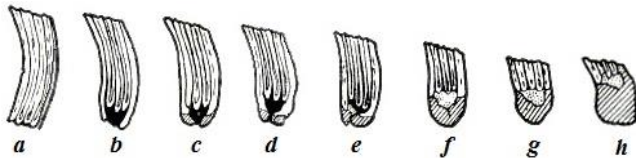


Рис. 6. Поперечний розріз нижньої щелепи бобра: лінії склеювання у цементі (фактичний вік 12–13 років).

Fig. 6. Cross section of the lower jaw of a beaver: bonding lines in cement (actual age 12–13 years).

Рис. 7. Вигляд аншліфів кутнього зуба (M_1) у бобра (відкладення цементу заштриховані): *a* — до 1 року; *b* — 1⁺; *c* — 2⁺; *d* — 3–4; *e* — 5–6; *f* — 7–14; *g* — 15–19; *h* — 20–25 років.Fig. 7. The view of polished sections of a molar (M_1) in the beaver (cement deposits are shaded): *A* — up to 1 year old; *b* — 1⁺; *c* — 2⁺; *d* — 3–4; *e* — 5–6; *f* — 7–14; *g* — 15–19; *h* — 20–25 years.

У 1970-ті роки запропонована методика посмертного визначення віку бобрів шляхом дослідження аншліфу кутнього зуба (M_1), яка полягає у вимірюванні висоти дентино-емалевих петель, товщини шару цементу та вторинного дентину [Borodina 1970 *a-b*]. У бобра шар цементу з'являється на другому році в нижній частині зуба і, збільшуючись з віком, до кінця життя тварини майже повністю витісняє дентино-емалеві петлі. На 3–4 році з'являється вторинний дентин, який займає середнє положення між цементом і нижньою частиною зуба, і, за викришування останнього, заповнює окремі ділянки його жуйної поверхні (рис. 7). Це явище проілюстровано дослідженнями Б. П. Борисова [Borisov 1988], за результатами яких видно (табл. 12), що у бобрів трирічного віку його частка становить ~16,7% від висоти кутнього зуба; 7–9-річного — 33,3–50,0, а у особин 15–20-річного віку — 66,7–80,0%.

Тривалість життя

За даними Л. С. Лаврова [Lavrov 1981], бобри, дати народження яких були відомі, у розпліднику Воронезького заповідника прожили 18 ($n = 6$), 19 ($n = 3$) і 23,5 ($n = 1$) років.

Таблиця 12. Залежність між віком та товщиною цементу у кутніх зубах бобра [Borisov 1988]
 Table 12. The relationship between age and cement thickness in molars of the beaver [Borisov 1988]

Вік, роки	Відношення товщини шару цементу до висоти зуба	Вік, роки	Відношення товщини шару цементу до висоти зуба
3	1/6	7–9	1/3–1/2
4	1/5–1/4	10–14	1/2–2/3
5–6	1/5–1/3	15–20	2/3–4/5

У природних умовах на території Канади добували тварин, яким виповнилось 20 [Novak 1976], а на території Мордовії (РФ) — 18–25 років [Borodina 1970a]. Максимальна тривалість життя ельбського бобра також становить близько 18 років, оскільки у цьому віці на зубах найстаріших особин емалево-дентинові складки були сточені на 75 % [Piechocki & Stiefel 1977]. За даними інших дослідників [Diakov 1975], у природі вона може сягати 25 років, хоча така значна тривалість життя у майже беззубої тварини видається нам сумнівною.

Подяки

Велику допомогу під час проведення досліджень бобра мені надавав В. Топка, колишній студент Черкаського державного педагогічного інституту, який брав участь у польових та камеральних роботах. Дуже корисною була співпраця із Г. Саражиним та І. Колесниковим — науковими співробітниками колишнього Українського відділення Всесоюзного НДІ мисливського господарства і звірівництва ім. проф. Б. М. Житкова, з якими ми здійснювали відлов тварин у Черкаській області для переселення на Полтавщину. Особливої подяки заслуговує М. Євтушевський: його доробки стали важливим підґрунтям для багатьох моїх досліджень.

References

- Borisov, B. P. 1988. On some age characteristics of European beavers. *Scientific and Technical Progress in the Practice of Restructuring Hunting. economy: Proceedings of the scientific conference*. Moskva, 41–43. [In Russian]
- Borodina, M. N. 1970. Age-related variability of some morphological characters of the Moksha beaver population. *Proceedings of the Mordovian State Reserve*. Saransk, 5: 91–130. [In Russian]
- Borodina, M. N. 1970b. Reference tables for determining the age of Eurasian beavers. *Proceedings of the Mordovian State Reserve*. Saransk, 5: 131–136. [In Russian]
- Diakov, Yu. V. 1975. *Beavers of the European Part of the Soviet Union*. Moskovskiy rabochiy, Smolensk, 1–480. [In Russian]
- Friley, C. E. 1949. Use of the baculum for age determination of Michigan beaver. *Journal of Mammalogy*, 28 (4): 395–397. <https://doi.org/10.2307/1375362>
- Heidecke, D., A. Schumacher, J. Teubner, J. Teubner. 2009. Distribution and population status of *Castor fiber albus*. *5th International Beaver Symposium*, Dubingiai, Lithuania, 37.
- Klevezal, G. A. 2007. *Principles and Methods for Determining the Age of Mammals*. КМК, Moskva, 1–282. [In Russian]
- Lavrov, L. S. 1953. Determination of age in Eurasian beavers. *Proceedings of the Voronezh Reserve*, 4: 78–84. [In Russian]
- Lavrov, L. S. 1981. *Beavers of the Palaearctic*. Voronezh State University, Voronezh, 1–272. [In Russian]
- Nitsche, K. A. 2017. Falsche oder unsachliche Aussagen über den Biber (*Castor fiber* et *Castor canadensis*). *Beiträge Jagd- und Wildforschung*, 42: 211–227.
- Novak, M. 1976. *The Beaver in Ontario*. Ontario Ministry of Natural Resources. Toronto, 1–20.
- Piechocki, R. 1986. Osteologische Kriterien zur Altersbestimmung des Elbbibers *Castor fiber albus*. *Zoologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde*, 41: 177–183.
- Piechocki, R., A. Stiefel. 1977. Zahndurchbruch und Zahnwechsel beim Elbbiber, *Castor fiber albus*. *Anatomischer Anzeiger*, 142: 374–384.
- Soloviev, V. A. 1991. *Eurasian beavers of the European north-east*. Leningrad University, Leningrad, 1–298. [In Russian]
- Steen, C. 2015. Gedanken zum Monitoring von Bibern *Beiträge Jagd- und Wildforschung*, 40: 211–222.
- Troszyński, W. 1977. Changes in the form of incisors as an age criterion for beaver (*Castor fiber* L.). *Zoologica Poloniae*, 26 (2): 167–175.
- Volokh, A. M. 1979. *The Eurasian beaver in the Middle Dnieper region and prospects for its economic use*. Thesis ... *Cand. Biol. Sciences*. I.I. Shmalhgausen Institute of Zoology, A.S. Ukr. SSR, Kyiv, 1–205. [In Russian]
- Volokh, A. M. 1980. Morphological characteristics of beavers from the Dnipro basin. *Rodents. Materials of the V All-Union Scientific Conference*. Moskva, 55–56. [In Russian]
- Volokh, A. M. 1989. An attempt to determine the age of the European beaver in vivo using the length of the sagittal ridge. *VII All-Union Scientific Meeting on the Beaver*. Voronezh, 101–103. [In Russian]
- Saveliev, A. P. 2003. *Biological Characteristics of Aboriginal and Artificially Created Populations of Beavers in Eurasia and Their Implications for Resource Management Strategies*. Kirov, 1–50. [In Russian]