

УДК 599.323.4+591.3+591.431.4

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА ЦИКЛОМОРФНЫХ ГРЫЗУНОВ, ФУНКЦИОНАЛЬНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДЕТЕРМИНИРОВАННОСТЬ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

© 2009 г. Г. В. Оленев

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: olenev@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 30.10.2007 г.

Показана функционально-онтогенетическая детерминированность *возрастных изменений зубов* (ВИЗ) полевок. Проанализирована взаимосвязь скорости ВИЗ с функциональным состоянием животных. Предложены схема и таблица для практического определения индивидуального хронологического и биологического возраста рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Sch.), существенно повысилась точность определения возраста. Рассмотрены случаи зимнего созревания и размножения грызунов.

Ключевые слова: грызуны, типы онтогенеза, возрастные изменения зубов, определение индивидуального возраста.

Ранее нами (Оленев, 1989, 2002) обсуждались функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование, что позволило существенно (почти в два раза) увеличить точность определения возраста корнезубых полевок. Однако метод не получил широкого распространения. С одной стороны, этому мешала некоторая громоздкость самой методики, с другой – некоторые объективные моменты экологического плана, имеющие место в постоянно меняющихся условиях среды, и, наконец, в ряде случаев – нежелание исследователей отступать от традиционных методов. За прошедшее после публикации время нами был сделан ряд теоретических и практических наработок, которые стали основой для настоящей публикации.

Отметим, что используемые большинством биологов методы определения возраста мелких млекопитающих были предложены в 70-е годы прошлого столетия. Это подтверждают крупные сводки (Карасева, Телицина, 1996; Клевезаль, 2007), в которых отражены методы определения возраста млекопитающих. Между тем вскрытые новые закономерности функционирования возрастных маркеров позволяют по-новому подойти к методам определения возраста животных.

МЕТОДИЧЕСКИЕ И МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАБОТЫ

В результате многолетнего (1975–2004 гг.) массового индивидуального мечения рыжей по-

левки (Южн. Урал) получена полная и объективная информация по динамике численности и возрастной структуре популяции, которая позволила детально проследить судьбу отдельных особей в течение всего периода постнатального развития.

В настоящей работе широко использовался предложенный нами (Оленев, 2002) функционально-онтогенетический концептуальный подход, основанный на поливариантности развития мелких грызунов. Суть его состоит в том, что при выделении внутривидовых структурных единиц в качестве основного критерия принимается функциональное единство особей в группировках, соответствующих двум типам онтогенеза. При этом за основу их выделения принимаются функциональный статус животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния), а также последовательность его изменений во времени. Каждую группировку составляют особи, связанные функциональным единством в воспроизводстве популяции.

Разработанные теоретическая и методологическая основы функционально-онтогенетического подхода при изучении популяций цикломорфных млекопитающих дали возможность для интерпретации широкого круга явлений, относящихся к различным сторонам взаимодействия животных со средой в условиях действия широкого спектра средовых факторов. Выявленная функциональная детерминированность большинства биологических характеристик (демографическая и пространственная структуры, онтогенетические, морфо-

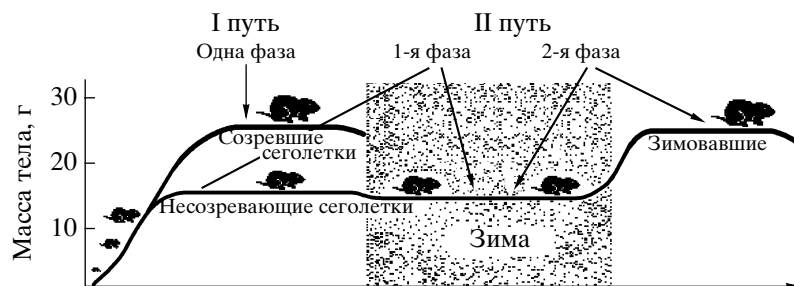


Рис. 1. Схема двух альтернативных путей онтогенетического развития мышевидных грызунов.

логические, морфофизиологические, интерьерные нетрадиционные показатели, резистентность и др.) позволила успешно работать и с возрастными маркерами грызунов (Оленев, 2002). Следует отметить, что корректное определение возраста возможно только на основе подробного и полного описания постнатального онтогенеза исследуемого вида. Анализ скорости возрастных изменений зубов (ВИЗ) проводился с учетом функционального состояния зверьков, связанного с принадлежностью особи к тому или иному типу онтогенеза.

Несмотря на то, что функционально-онтогенетический подход обсуждался нами неоднократно (Оленев, 1989, 2002, 2004 и др.), сначала мы кратко остановимся на его основе – типах онтогенетического развития, без чего обсуждение закономерностей динамики возрастных маркеров теряет смысл.

Для цикломорфных млекопитающих, к которым относится большинство видов мелких грызунов, характерны циклическое изменение основных биологических характеристик с периодом, примерно равным году, массовое размножение и перекрытие поколений при наличии двух альтернативных путей развития. Подчеркнем, что проявление обоих типов онтогенеза наиболее ярко выражено в популяциях грызунов умеренной зоны Северного полушария с арктической периферией, отличающейся резко континентальным климатом. Работа проведена в условиях региона, где сезонные проявления жизнедеятельности выражены достаточно контрастно. Вместе с тем сравнительный анализ наших и литературных материалов позволяет исключить эффект региональности в настоящей работе.

Ниже на примере рыжей полевки, широко распространенного вида, приведены определение и характеристика основных параметров двух путей онтогенеза (рис. 1).

Первый тип (путь) онтогенетического развития

Созревшие сеголетки. Характерен монофазный рост. Основную массу составляют представи-

тели первых когорт (обычно 70–90%). Быстро растут, созревают и вступают в размножение, достигая дефинитивных размеров и массы тела перезимовавших особей. Характерен высокий уровень метаболизма, быстро стареют. Продолжительность жизни от 3 до 6 мес. Стресс-реакция, агрессивное поведение. Функция – наращивание численности популяции. Обычно гибнут в год своего рождения.

Второй тип (путь) онтогенетического развития

Характерен бифазный рост. Основная масса особей – представители последних когорт, но всегда существенна доля несозревающих в год рождения представителей первых когорт. Продолжительность жизни – 12–15 мес. Функция – с наименьшими потерями сохранить эту часть популяции до весны и начать новый жизненный цикл.

1-я фаза. Несозревающие сеголетки. Фаза охватывает период от рождения до весеннего скачка роста и созревания в следующем году. Приблизительно в 1.5-месячном возрасте независимо от времени рождения масса тела стабилизируется (см. рис. 1), рост приостанавливается. Характерны низкий уровень метаболизма, низкая стресс-реактивность, иерархические взаимоотношения не выражены. Скорость старения почти в 2 раза ниже в сравнении с группировкой созревших сеголеток. Наиболее резистентны к широкому спектру неблагоприятных воздействий и служат своеобразным резервом популяции, особенно в критические периоды ее жизни.

2-я фаза. Зимовавшие особи (для удобства зимовавшими мы называем особей, перешагнувших 31 декабря). Ранней весной период “консервации” завершается быстрым ростом и созреванием практически всех особей, после чего масса тела вновь стабилизируется, достигнув дефинитивного для вида значения (см. рис. 1). Интенсивность метаболизма, как и процессов старения, сходна с таковой в группировке созревших сеголеток, хотя по календарному возрасту перезимовавшие животные намного старше. С момента созревания –

высокая стресс-реактивность, поведение становится агрессивным, выражено доминирование.

Другой особенностью работы было создание на изолированном участке (остров площадью 2.2 га) *банка эталонных животных* в результате выпуска грызунов с точно известными датами рождения. Кроме того, на острове учитывали и аборигенов с точно известным возрастом. Животных того же функционального статуса (типа онтогенеза), возраст которых не был известен, изымали с участка в целях сохранения естественной возрастной структуры. Контроль осуществлялся путем сравнения с таковой на материке (Оленев, 1989). Во время регулярных ежемесячных отловов всех зверьков взвешивали, регистрировали функциональное состояние, начало созревания и вступление в размножение, количество беременностей и др. Это позволило четко определить время нахождения каждой особи в конкретной функциональной группировке, т.е. знать ее функциональный статус. В итоге в случае необходимости мы могли изымать животных нужного возраста и функционального состояния в качестве эталона. Кроме индивидуально помеченных животных, нами были использованы материалы по забитым зверькам, добытым в сходных биотопах и обработанных методом морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968).

В целях изучения особенностей динамики веса тела и ВИЗ особей в условиях искусственного разведения была создана лабораторная колония, где от рождения было отслежено около 20 пометов (основатели колонии взяты из той же природной популяции). При анализе степени ВИЗ за основу была взята предложенная нами шкала возрастных классов (Оленев, 1989), основанная на закономерных изменениях рисунка торцевой поверхности M^2 , скрытой в челюстной альвеоле (с 1-го по 6-й класс), а в дальнейшем – по отношению длины корня к общей длине зуба – индексу корня (7-й класс). На наш взгляд иногда используемый M_1 менее пригоден в качестве индикатора, как более изменчивый, имеющий характерный боковой изгиб.

ВОЗРАСТНЫЕ МАРКЕРЫ

В качестве возрастных маркеров, закономерно изменяющихся в онтогенезе млекопитающих, используются линии склеивания формирующихся слоев (зон, линий, колец) в регистрирующих минерализованных структурах организма (костях, зубах), структурированность черепа и степень срастания черепных швов, степень окостенения эпифизов костей конечностей, вес хрусталика глаза и другие маркеры, которые подробно описаны в обобщающей монографии Г.А. Клевезаль

(2007). К сожалению, эти методы малопригодны для короткоживущих видов, к которым относятся мелкие грызуны.

Достаточно часто в качестве индикатора возраста предлагают возрастные изменения зубов корнезубых полевок (Кошкина, 1955; Покровский, Лобанова, 1970; Тупикова и др., 1970; Башенина, 1981; Prychodko, 1951; Wasilewski, 1952; Zejda, 1971; Mazak, 1962; Haitlinger, 1965; Gruber, Kahman, 1968; Claude, 1970; Клевезаль, 2007; и др.). Для минимизации погрешностей авторских методик и унификации данных анализа в качестве узловой точки ВИЗ мы приняли стадию формирования настоящего корня, что соответствует пограничному состоянию между 6-м классом и индексом корня 0.01. Оказалось, что приводимые ими данные по скорости ВИЗ весьма противоречивы (от 0.05 до 0.5 мм в месяц). О масштабах выявленных противоречий также можно судить по крайним срокам формирования настоящих корней у рыжей полевки: от 2 до 8 мес.

Мы установили, что основные причины различий заключаются в незнании взаимосвязи скорости ВИЗ с типами онтогенеза особей и отсутствии привязки степени ВИЗ к точному возрасту особей, что возможно только при длительном индивидуальном мечении зверьков в природных популяциях. В настоящей работе мы покажем, что для корнезубых полевок степень ВИЗ при корректном использовании является наиболее объективным показателем, мало подверженным случайным изменениям. Необратимый, однонаправленный характер ВИЗ также определяет преимущества этого маркера. Учет закономерностей и нюансов, влияющих на изменения скорости ВИЗ, в итоге позволяет нам предложить приемлемую методику определения индивидуального возраста, эффективную в широком спектре экологических условий.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ЗУБОВ

Функционально-онтогенетическая детерминированность возрастных изменений зубов (немеченые животные, природная популяция)

Рассмотрим (рис. 2) динамику ВИЗ рыжей полевки на примере типичной выборки из природной популяции. Линии на рисунке, отражающие переходы из класса в класс по мере ВИЗ, строили с учетом функционального статуса животных. Скорость ВИЗ у полевок I типа онтогенеза (созревшие сеголетки) оказалась существенно выше, чем у особей второго II типа (несозревающие сеголетки). Время перехода от первого класса к шестому у индивидуумов I типа оказалось почти в

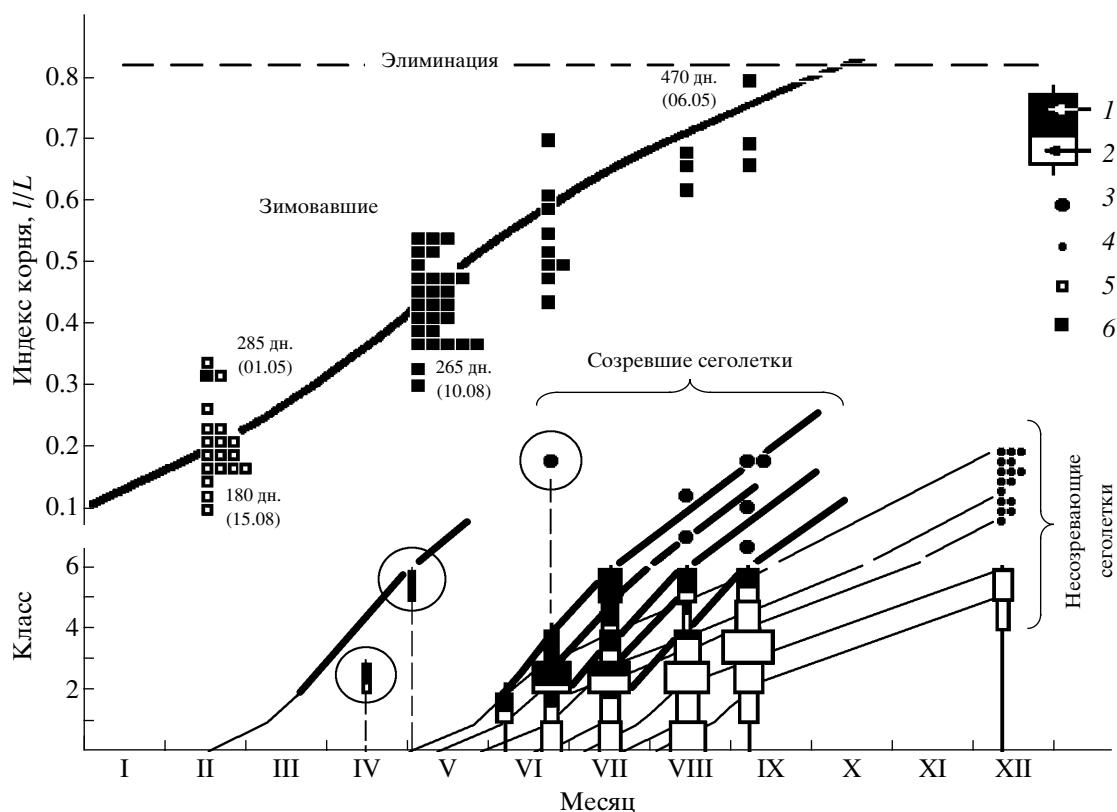


Рис. 2. Пример динамики возрастных изменений зубов рыжей полевки с учетом типов онтогенеза животных. *Полужирные линии* соответствуют возрастным изменениям (переход от класса к классу) зубов “созревших сеголеток” (**I тип онтогенеза**); *тонкие линии* (до 3-го класса) – для “ювенильных” и “несозревающих сеголеток” (**II тип онтогенеза, 1-я фаза**); *жирная линия* – средние значения возрастных изменений зубов “зимовавших” (**II тип онтогенеза, 2-я фаза**); *цифры* иллюстрируют некоторые значения возраста отдельных (наиболее старых и наиболее молодых в выборках) индивидуумов и расчетные даты их рождения в предшествующем году; *окружность* – зимнее размножение; *1* – доля “созревших сеголеток” в данном классе; *2* – доля “несозревающих сеголеток” в данном классе; *3* – значения индексов корня для “созревших сеголеток”; *4* – то же для “несозревающих сеголеток”; *5* – то же для “несозревших зимовавших”; *6* – то же для “созревших зимовавших”.

2 раза короче, чем у зверьков II типа. Из приведенной выше характеристики путей онтогенетического развития следует, что животные разных типов онтогенеза по многим параметрам значительно отличаются и выполняют разные функции в воспроизводстве популяции. В итоге выявляется четкая *связь скорости ВИЗ с функциональным состоянием животных, более того, скорость ВИЗ, как и многие другие показатели, функционально детерминирована*. Динамика индивидуальных значений индексов корня для группировки зимовавших животных представлена на рис. 2 жирной линией.

Мы имеем возможность проиллюстрировать некоторые общие закономерности изменчивости ВИЗ на примере группировки “зимовавшие полевки”. В качестве иллюстрации были использованы две биотопические группировки, отличающиеся рядом специфических особенностей, в том числе сдвигами во времени сроков размножения и возрастной структуре (Оленев, 1982). Хорошо

видно (рис. 3), что скорость ВИЗ (углы наклона линий) практически не имеет межгодовых отличий и не связана со спецификой биотопов, являясь по сути видовой характеристикой. Напротив, межгодовые и межбиотопические различия по степени ВИЗ (относительное расположение линий) существенны. Уровень значений ВИЗ для каждого года определяется возрастным составом уходящих в зиму животных. В случае, если в зиму уходят особи преимущественно первых когорт прошлого года рождения зимующая популяция старше (линии смещены вверх), а если преимущественно последних когорт – популяция моложе (линии смещены вниз). Четыре значения (в окружностях) иллюстрируют имевшее место прошлогоднее подснежное размножение части животных. Степень ВИЗ свидетельствует о том, что эти особи значительно старше и родились в зимний период еще до начала массового прошлогоднего весеннего созревания.

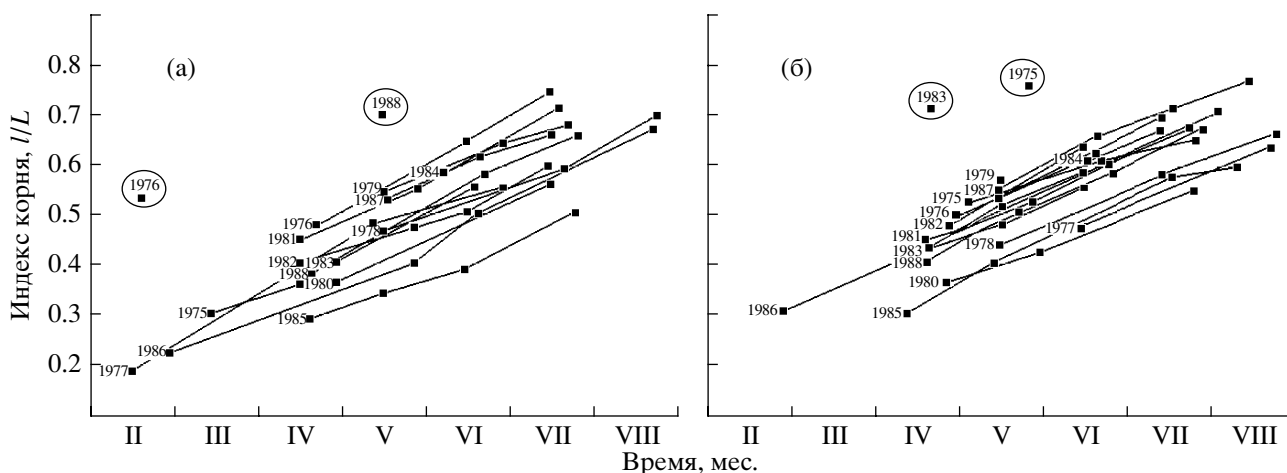


Рис. 3. Межгодовые и биотопические отличия возрастных изменений зубов (средние значения) группировки “зимовавшие полевки”:

а – “влажные” биотопы; б – “сухие” биотопы. Каждому году (цифры) соответствует своя линия, окружностями выделены значения, свидетельствующие о подснежном размножении.

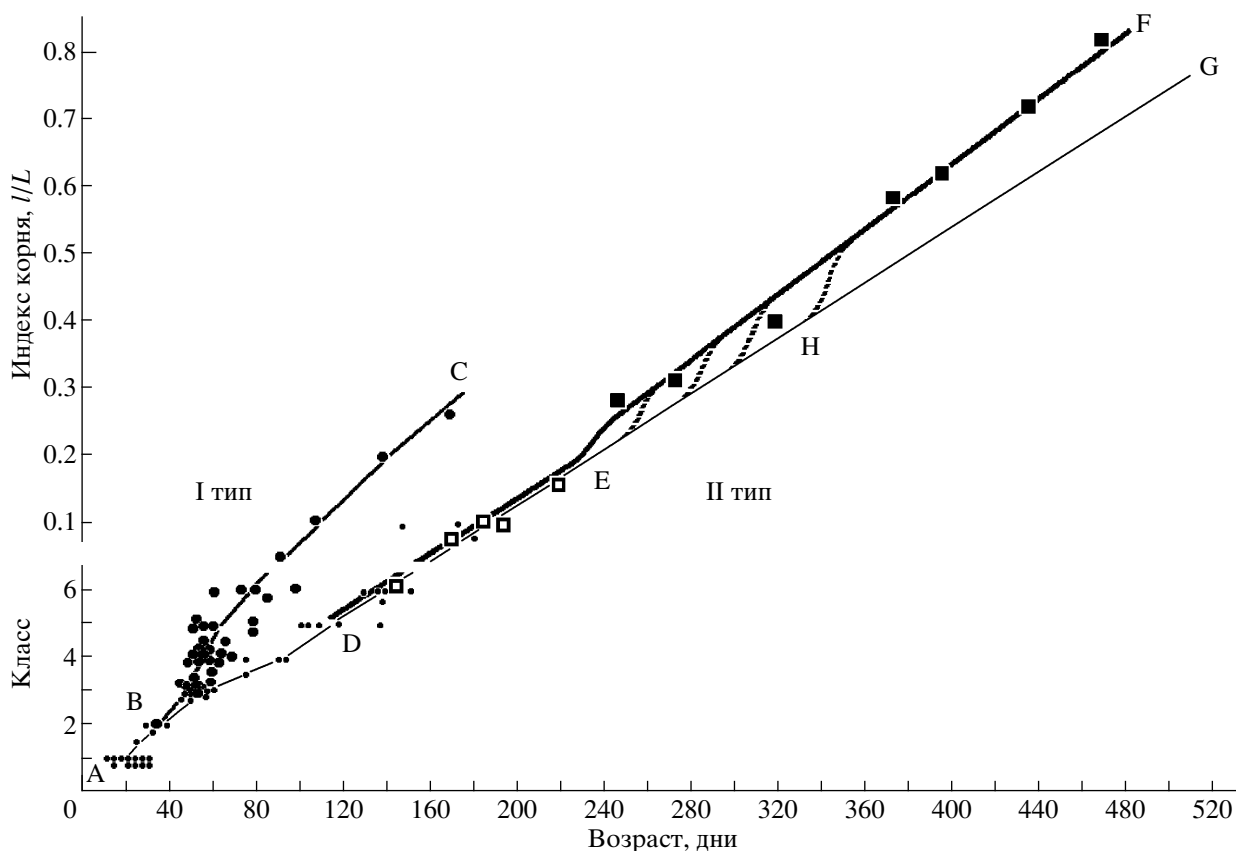


Рис. 4. Возрастные изменения зубов (M^2) меченых эталонных рыжих полевок (природная популяция) соответственно двух типов онтогенеза:

АВ – ювенильные до возможного проявления типов онтогенеза; ВС – созревшие сеголетки, I тип онтогенеза (●); BDE – несозревающие сеголетки, II тип онтогенеза, 1-я фаза (•); DEF–DEHF – зимовавшие животные, II тип онтогенеза, 2-я фаза (□ – несозревшие, ■ – созревшие); DE – общий участок (несозревающие сеголетки и зимовавшие); EH – диапазон возраста (220–340 дней), при котором обычно начинается весеннее размножение зимовавших животных (пунктирные линии – варианты возраста созревания); VDEHG – участок, пригодный для расчета биологического возраста особей.

Закономерности ВИЗ (эталонные животные, природная популяция)

На основе установленной детерминированности скорости ВИЗ соответственно типу онтогенеза особи и точно датированного материала (меченые эталонные животные из природы) у нас появилась возможность отобразить эти закономерности графически (рис. 4). Небольшое число эталонных животных, особенно из группировки зимовавших, несмотря на 12-летний период сборов, обусловлено в первую очередь высокой естественной смертностью и эмиграцией животных с участка мечения.

В общем виде скорость ВИЗ для особей разных типов онтогенеза выглядит в виде вилки (см. рис. 4) со сторонами ABC и ABDEF. Картина расхождения скорости ВИЗ даже внешне соответствует схеме формирования двух типов онтогенеза (см. рис. 1).

“Ювенильные”. Этот отрезок кривой (AB) является общим для животных обоих типов онтогенеза – молодые интенсивно растущие и развивающиеся, неполовозрелые особи до их возможного расхождения по типам онтогенеза, где В – точка бифуркации.

Признаки для диагностики. Несмотря на то, что морфологические показатели могут свидетельствовать о начале созревания (увеличенные семенники, утолщенная матка), по формальным критериям их еще нельзя отнести к I типу онтогенеза. Также будет ошибкой причислить их ко II типу, хотя будучи неполовозрелыми, они могут формально ему соответствовать. Это отдельная группа особей, для которой на фоне высокой интенсивности метаболизма характерна незавершенность процессов роста и созревания, поэтому и анализировать ее логично отдельно. Большинство особей этой группы имеют 1-й и 2-й классы ВИЗ, им соответствует временной интервал от первых выходов зверьков из гнезда до 30–45-дневного возраста. Масса тела, как правило, менее 12 г, в природе отлавливаются при массе от 8 г, редко 6 г. Определение возраста производится по табл. 2

Причины погрешностей: различия в массе тела особей при рождении, некорректная диагностика группировки, индивидуальная вариабельность.

“Созревшие сеголетки”, I тип онтогенеза (рис. 4, отрезок кривой BC). Особи, как и в группе “ювенильные”, продолжающие интенсивный рост и развитие.

Признаки для диагностики. Масса тела, как правило, превышает 14 г, после созревания – в пределах 17–30 г (Оленев, 1989, 2004), у самцов развитые (более 150 мг) семенники (Оленев, 1983), хорошо выраженные, наполненные эпидидимисы. Осенью после окончания размножения может отмечаться снижение массы семенников

(Оленев и др., 1980). Таких особей со спавшимися (сморщенные, нет тургора) семенниками и эпидидимисами¹ следует относить к этой же группировке (Оленев, 1979). Самки имеют подсосные пятна, открытую вагину, вагинальные пробки, утолщенную матку, зародыши, эмбрионы, желтые тела, плацентарные пятна, увеличенные надпочечники. Эти зверьки относятся к I типу онтогенеза, анализируются как самостоятельная группировка. Скорость ВИЗ – максимальная для вида, по индексу корня она приближается к 0.09 в месяц. Возраст определяют по рис. 5.

Причины погрешностей: разница в календарном возрасте, при котором начинается созревание отдельных особей (проявление I типа онтогенеза), некорректная диагностика группировки, ошибка определения степени ВИЗ (по рис. 5).

“Несозревающие сеголетки”, II тип онтогенеза, 1-я фаза (рис. 4, отрезок BDE). Особи, рост и развитие которых после выхода из группы “ювенильные” затормаживается. Не созревают в год рождения.

Признаки для диагностики. Вес тела стабилизируется на 14–20 г (в зимний период обычно 15–18 г – следствие эффекта “ворот” (Оленев, 1979); у самцов неразвитые семенники (менее 10 мг, есть тургор) и придатки, у самок – закрытая вагина, нитевидная матка. Скорость ВИЗ минимальная для вида, по индексу корня она составляет около 0.06 в месяц, т. е. в 1.5 раза ниже, чем у созревших сеголеток. Определение возраста производится по рис. 5.

Причины погрешностей: ошибка при определении степени ВИЗ.

“Зимовавшие животные”, II тип онтогенеза, 2-я фаза (рис. 4, отрезки DEF–DENF). На практике оказалось удобным эту группировку условно считать с 1 января; до начала весеннего созревания обычно неполовозрелы (отрезок DE).

Признаки для диагностики. После созревания масса тела обычна в пределах 21–34 г; у самцов развитые семенники (более 150 мг), наполненные эпидидимисы; у самок – открытая вагина, вагинальные пробки, подсосные пятна, утолщенная матка, зародыши, эмбрионы, плацентарные пятна, желтые тела, увеличенные надпочечники. Относятся ко II типу онтогенеза, анализируются как самостоятельная группировка. С началом созревания скорость ВИЗ кратковременно возрастает,

¹ В то время как в природе отразмножившиеся сеголетки рыжих полевков гибнут и к весне уже не встречаются, некоторые из размножающихся в природе сеголеток, помещенные осенью в виварий, но рассажены поодиночке, становятся неполовозрелыми (семенники и эпидидимисы спадают, уменьшается масса тела, надпочечников), переживают зиму и весной вторично пытаются созреть и вступить в размножение.


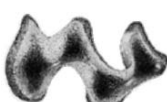
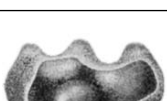


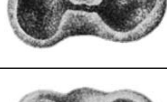
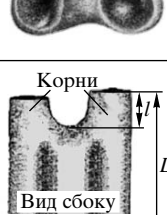
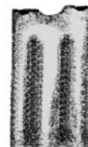

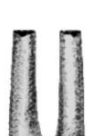
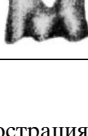
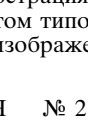


Возрастные классы	Вид торца зуба М ² (альвеолярный конец)	Описание класса	Возраст (в скобках – пределы колебаний) дней	
			I тип онтогенеза (созревшие сеголетки)	II тип онтогенеза (несозревающие сеголетки и зимовавшие)
1		Торцевая поверхность, особенно с буккальной стороны, имеет вид резко выраженных призм с острыми выступающими углами, имеются замкнутые пульпарные полости	25 (–30)	25 (–30)
2		Углы всех призм несколько сглажены, сохраняются замкнутые пульпарные полости. Во входящих углах началось формирование костных пузырей в виде костной пленки	35 (25–45)	35 (35–45)
3		Углы призм у торца зуба сглажены, торцевые части по всему периметру загнуты к центру зуба, имеется общая пульпарная полость, внутри нее видны “костные пузыри”	50 (40–60)	55 (45–65)
4		Углы призм у торца зуба сглажены, центральные торцевые части буккальной и лингвальной сторон значительно загнуты к центру зуба, пульпарная полость напоминает восьмерку, внутри полости “костные пузыри”	55 (45–70)	90 (75–100)
5		Торцевые центральные части буккальной и лингвальной сторон почти сомкнулись, вид пульпарной полости напоминает гантели	65 (50–80)	115 (100–130)
6		Имеются две отдельные, практически круглые пульпарные полости – начальная стадия формирования корней, которые еще нельзя измерить	75 (60–95)	135 (120–155)
7		Ясно выраженные корни, которые при виде сбоку можно измерить, вычисляется индекс корня: отношение длины наибольшего корня (<i>l</i>) к наибольшей длине зуба (<i>L</i>)		
		Индекс корня 0.1	105 (90–120)	180 (155–200)
		Индекс корня 0.2	135 (120–150)	225 (210–245)
		Индекс корня 0.3	175 (160–190)	265 (245–285)
		Индекс корня 0.4	210 (нет данных)	305 (285–325)
		Индекс корня 0.5		345 (325–365)
		Индекс корня 0.6		390 (370–410)
		Индекс корня 0.7		430 (410–450)
		Индекс корня 0.8		470 (нет данных)

Рис. 5. Иллюстрация для практического определения возраста корнезубых полевков (*C. glareolus*) из природных популяций с учетом типов онтогенеза особей по рисунку торцевой альвеолярной поверхности М² и индексу зуба. Зубы 7-го класса изображены с буккальной стороны жевательной поверхностью вниз.

а затем становится сопоставимой с таковой у созревших сеголеток.

Причины погрешностей: ошибка исследователя при определении степени ВИЗ, разница в календарном возрасте, при котором начинается весеннее созревание отдельных особей. Некорректная диагностика группировки практически исключена – спутать перезимовавших особей с созревшими сеголетками по степени ВИЗ сложно, ибо они старше их как минимум на 8 мес. (уже к весне индекс зуба зимовавших обычно более 0,2, в это же время зубы сеголеток имеют лишь первые классы).

Несмотря на почти одновременное созревание, вступление в размножение и сходное функциональное состояние, хронологический возраст отдельных животных различается. На рис. 4 несозревающие сеголетки и зимовавшие представлены общим участком кривой DE. Это вызвано разницей в сроках рождения особей в прошлом году, например к концу года родившиеся весной (из первых когорт) имеют возраст 240 дней, а родившиеся осенью (из последних когорт) – 120 дней. В период с 1 января до апреля проходит еще 100 дней и к размножению они приступают в возрасте 340 и 220 дней соответственно. На отрезке EH пунктирные кривые показывают варианты различий возраста, при котором начинается размножение зимовавших. Некоторое увеличение скорости ВИЗ в это время совпадает с весенним скачком роста и происходит практически синхронно с увеличением массы тела.

Важно, что отмеченные нами в природе максимальные значения индекса корня никогда не превышали значения 0,87, что соответствует календарному возрасту 510 дней. Очевидно, что при этом из-за разлома коронки животное гибнет, так как не может нормально питаться. Индивидуум выполнил свою функцию в популяции и элиминируется. Таким образом, ВИЗ становятся фактором, лимитирующим пребывание особи в популяции.

В итоге рассмотренный на основе функционально-онтогенетического подхода фактический материал (данные банка эталонных животных) и дальнейшие логические построения позволили нам предложить реальную таблицу определения возраста (рис. 5). Обращают на себя внимание различия во времени, которое требуется животным для перехода из класса в класс. Понятно, что это происходит не из-за резких изменений скорости ВИЗ, а является неизбежным следствием искусственного разбиения на классы. Следует также отметить, что в периоды быстрого роста и созревания, сопровождающиеся интенсификацией метаболизма, соответственно имеет место и кратковременное увеличение скорости ВИЗ (см. рис. 4: район точки В и отрезок EH).

Алгоритм определения возраста с учетом типов онтогенеза на практике

1. Зуб извлекаем из альвеолы пинцетом сразу после вываривания черепа для очистки. Если очищенный череп высохший, необходимо отделить костную ткань от зуба с его буккальной стороны при помощи тонкой иглы для инъекций и, покачивая, извлечь (вытолкнуть, надавливая) на лингвальную сторону, стараясь не повредить используемую для диагностики торцевую поверхность.

2. Отмечаем степень ВИЗ, для чего с помощью бинокулярного микроскопа, используя рисунки (см. рис. 5), определяем класс зуба, а при наличии корней – измеряем их и рассчитываем индекс корня.

3. Определяем принадлежность особи к типу онтогенеза. Первоначально по степени ВИЗ легко отделяем группировку “зимовавшие” (II тип, 2-я фаза) от обеих группировок сеголеток (детальное описание см. выше). Различия в степени ВИЗ между ними настолько велики (индекс корня зимовавших уже к весне превышает 0,2, в это же время зубы сеголеток могут быть лишь первые классов), что ошибки практически исключены (см. рис. 2). Далее внутри группы сеголеток по функциональному состоянию относим особь к группировке “созревшие сеголетки” (I тип) или “несозревающие сеголетки” (II тип, 1-я фаза) (детальное описание признаков для диагностики группировок см. выше, а также рис. 1). В итоге мы получаем выборку, где все особи разбиты на два типа онтогенеза – I и две фазы II; группа “ювенильные”² анализируется отдельно.

4. Зная класс зуба (или индекс) и тип онтогенеза, определяем возраст по таблице (см. рис. 5).

5. При необходимости рассчитываем дату рождения особи и биологический возраст.

Ретроспективный анализ результатов определения возраста различными авторами в свете функционально-онтогенетического подхода (причины разногласий)

Многие авторы отмечали сезонные различия в скорости ВИЗ у грызунов из природных популяций, не пытаясь их объяснить. Причины расхождения литературных данных по скорости ВИЗ стало возможным проанализировать с позиции функционально-онтогенетического подхода, который позволил практически двукратно повысить точность определения возраста. Большинство исследований работали без учета специфики ВИЗ для животных разного функционального состояния, доли которых в анализируемых выборках различались. Например, использовали для анализа осеннюю выборку, которая в основном состо-

² Возраст внутри группы “ювенильные” (описание см. выше) определяем, используя массу тела (см. табл. 2).

ит из особей II типа онтогенеза (несозревающие сеголетки) с наименьшими значениями скорости ВИЗ. При работе с животными из лабораторных колоний (виварное разведение) имели дело в основном с особями I типа онтогенеза, когда скорость ВИЗ максимальна. Важно, что собственно минимальные и максимальные литературные значения скорости ВИЗ оказались близки к нашим данным, но для особей разных типов онтогенеза. Причины разногласий стали очевидными.

Большинство авторов сезонные отличия в скорости ВИЗ механически связывали со временем рождения (в лучшем случае привязывая к сезонным генерациям³), считая, что практически все особи, рожденные весной, размножаются. К сожалению, при этом игнорируется одно важное обстоятельство: среди особей весеннего рождения, большая часть которых обычно относится к I типу онтогенеза (созревшие сеголетки), всегда имеется значительная доля (не менее 10–30%, а в отдельные годы – до 100%) особей II типа онтогенеза (несозревающие в год рождения сеголетки) с присущей им спецификой скорости ВИЗ (Оленев, 2002, 2004). Как показала практика (наши 30-летние наблюдения за мечеными животными), собственно время рождения особей не имеет принципиального значения. Все определяет тип онтогенеза, по которому пошла особь – у зверьков как весеннего, так и осеннего рождения не обнаружено отличий в скорости ВИЗ. В связи с этим при анализе ВИЗ каждого индивидуума достаточно учитывать его принадлежность к типу онтогенеза.

В качестве примера определения возраста корнезубых полевок обратимся к методике Н.В. Тупиковой с соавт. (1970), которая по праву считалась одной из наиболее удачных и была востребована до настоящего времени. Наши данные, полученные на эталонных животных, позволяют проанализировать возникающие погрешности и ошибки, которые обычно носят систематический характер. Сравнение результатов (табл. 1) показывает, что, согласно упомянутой методике, начальная стадия формирования корня отмечается в возрасте 60 дней, однако из наших данных следует, что это лишь частный случай – такой возраст близок только к значениям для особей I типа онтогенеза и практически в 2 раза занижен для особей II типа онтогенеза. Погрешности сохраняются и в случае использования отношения длины корня к длине зуба. Очевидно, что анализируемые выборки были смешанными и состояли из особей обоих типов онтогенеза, и это объясняет как отдельные совпадения с наши-

ми данными, так и существенные различия. Однако по данным некоторых авторов, указавших крайние сроки формирования настоящих корней, даже в том случае, когда они использовали нижний моляр (M_1), минимальные значения степени ВИЗ были свойственны двухмесячному возрасту, что характерно для особей I типа онтогенеза (присутствовавших в их выборках). Сравнительный анализ максимальных значений возраста формирования настоящих корней не столь однозначен, хотя и показал достаточно хорошее соответствие таковым для особей II типа онтогенеза.

Такая неоднозначность объясняется тем, что более высокие значения возраста появления настоящих корней характерны для особей из лабораторных колоний, с которыми работало большинство исследователей.

Ранее нами (Оленев, 1989) была показана неправомочность экстраполяции данных по ВИЗ, полученных на животных из лабораторных колоний, на грызунов из природных популяций. Кроме того, было также обнаружено, что скорость ВИЗ для несозревающих сеголеток (первая фаза II типа онтогенеза) одинакова (см. рис. 4) и для природных, и для виварных животных. На основе этого нами было высказано предположение о том, что это минимально возможная скорость ВИЗ, которая является видовой характеристикой – индекс корня увеличивается на 0.06 в месяц. Летне-осенние выборки из природных популяций практически всегда состоят из особей обоих типов онтогенеза с присущей им спецификой скорости ВИЗ, и игнорировать это обстоятельство, значит, обрекать себя на практически двукратную ошибку.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, КОТОРЫЕ МОГУТ БЫТЬ ВОСТРЕБОВАНЫ ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ВОЗРАСТА (ЗАКОНОМЕРНОСТИ, НЮАНСЫ)

Масса тела. На первом этапе постнатального онтогенеза, когда индивидуумы относятся к группе “ювенильные”, изменение их массы тела носит линейный характер (рис. 6), поэтому в этот период она может быть хорошим индикатором возраста особей. На этом этапе ВИЗ в основном соответствуют первому классу. Практически все особи, представленные на рис. 6, созрели (I тип онтогенеза) в полуторамесячном возрасте. Созревание сеголеток летней разводки виварного содержания – известный факт (Покровский, Большаков, 1979). Обращает на себя внимание то, что дисперсия точек на графике практически неизменна от рождения особей до массы 10–11 г (см. рис. 6, штриховая линия). С одной стороны, это определяется достаточно длительным сохранением индивидуальных весовых различий, несмотря на возможность компенсационного роста,

³ Альтернативой использованию сезонных генераций, как и весовых групп, являются учет принадлежности особей к типу онтогенеза и отдельный анализ выборок на уровне функциональных группировок, что позволяет работать с чистыми выборками со всеми вытекающими позитивными последствиями.

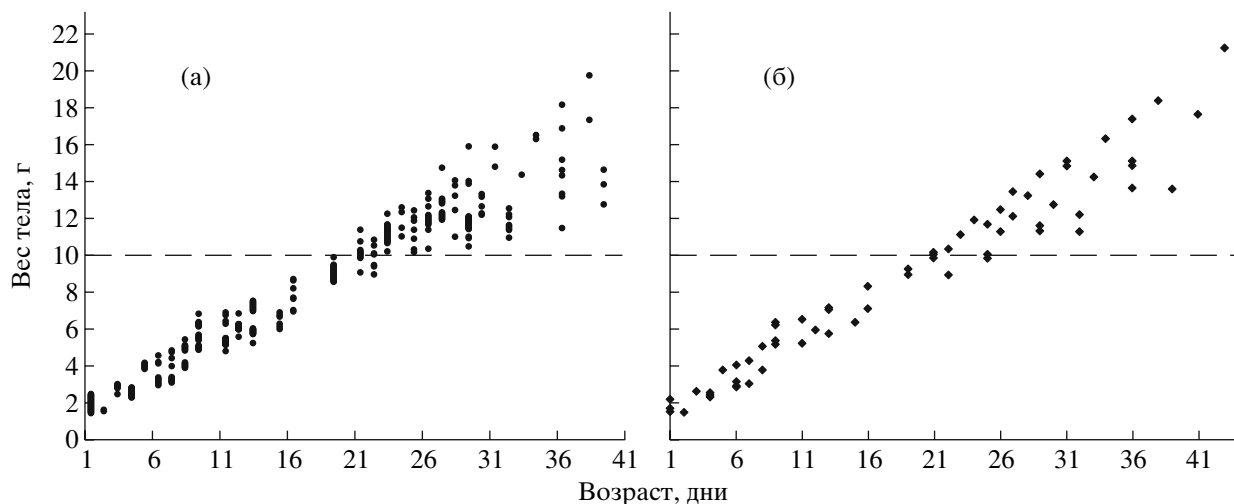


Рис. 6. Динамика соотношения массы тела и возраста у животных из лабораторной колонии рыжей полевки: а – для отдельных особей; б – средние по отдельным пометам; штриховая линия – граница корректного использования массы тела.

с другой – относительной стабильностью условий содержания. Косвенно это подтверждается различиями в средних массах детенышей из отдельных пометов (см. рис. 6).

В целом аналогичная картина характерна и для сеголеток из природной популяции, однако имеются определенные нюансы. В природных популяциях существенная доля сеголеток не созревает в год рождения (II тип онтогенеза) (Оленев, 2002), а сроки созревания растянуты (в среднем 30 дней, *min* – 25). Отличия обусловлены в основном разнообразием условий меняющейся среды, с которыми сталкиваются индивидуумы в период перехода к взрослой жизни. У мелких грызунов он начинается с момента потери связи детенышей

с кормящей матерью и самостоятельных выходов из гнезда. Именно в этот период условия среды определяют, по какому пути онтогенеза пойдет особь. При этом значительно растет и дисперсия массы тела отдельных особей, что ограничивает ее использование. Если для животных из лабораторных колоний дисперсия увеличивается при массе свыше 10 г, то для природных популяций ограничена 9 г. Кроме того, в природных популяциях отмечены случаи, когда при массе тела более 9 г рост особи замедляется, а масса временно стабилизируется, что при анализе может привести к дополнительной погрешности.

Учет всех этих особенностей и ограничений позволяет осознанно подойти к использованию

Таблица 1. Сравнительная таблица, иллюстрирующая систематические ошибки, неизбежные при игнорировании специфики возрастных изменений зубов, связанной с типами онтогенеза особей

По Н.В. Тупиковой и др. (1970)		Наши данные (эталонные животные)		
Номера условных возрастных групп	Возраст, дней	Возрастной класс и индекс корня	Возраст, дни	
			I тип онтогенеза	II тип онтогенеза
I	30	1	25 (до 30)	25 (до 30)
II	60	3	50 (40–60)	55 (45–65)
III	60	5	65 (50–80)	115 (100–130)
III	60	6	75 (60–95)	135 (120–155)
Индекс корня <1/4	90–120	0.1	105 (90–120)	180 (155–200)
1/4	150–180	0.25	155 (140–170)	245 (230–260)
1/3	210–240	0.33	187 (175–200)	278 (260–300)
1/2	270–300	0.5	Не встречаются	345 (325–365)
2/3	330–360	0.7	»	430 (410–450)
XI, XII	360–480	0.8	»	470 (450–)

массы тела особей для расчета их индивидуально-го возраста (табл. 2).

Хронологический (календарный) и биологический (функциональный) возраст. При определении возраста грызунов в качестве основного используется *хронологический возраст*, что соответствует возрасту животного в днях, периоду от его рождения до поимки. Иногда бывает необходимо оценить дополнительно *биологический возраст*, отражающий истинное старение, он закономерно связан с уровнем морфофункционального созревания, показателями жизнедеятельности, принадлежностью особи к тому или иному типу онтогенеза, временем его нахождения в той или иной фазе онтогенеза.

Скорость изменения возрастных маркеров, в нашем случае скорость ВИЗ, скореллирована со скоростью старения грызунов и связана с интенсивностью процессов обмена. Для определения биологического возраста необходимо знать время нахождения особи в составе конкретной группировки (см. рис. 1, 4) при условии, что скорость ВИЗ для каждой группировки известна. На практике для определения биологического возраста особей используется рис. 4. Он определяется по кривой "ВДЕНГ", куда подставляется значение индекса корня или возрастной класс зуба, т. е. мы делаем временное допущение, что особь как бы пошла по II типу онтогенеза. Возможность определения хронологического и биологического возраста позволяет грамотно формировать выборки для анализа, дает возможность решать специальные исследовательские задачи.

Зимнее созревание и размножение занимают особое место в биологии цикломорфных млекопитающих. Например, по Уральскому региону описаны (Никифоров, 1956; Шубин, Сучкова, 1973; Русаков, Стариков, 2001 и др.) случаи подснежного размножения для разных видов грызунов: степной пеструшки (*L. lagurus* Pall.), темной полевки (*M. agrestis* Linnaeus), красной полевки (*C. rutilus* Pall.), лесных и домовых мышей (роды *Apodemus* (*Sylvaemus*) и *Mus*), полевки-экономки (*M. oeconomus* Pall.), обыкновенной полевки (*M. arvalis* Pall.), узкочерепной полевки (*M. gregalis* Pall.) и др. Однако при ближайшем рассмотрении, что отмечают сами авторы, оказалось, что большинство случаев подснежного размножения связано с антропогенными факторами, в частности с наличием доступных кормов – остатки зерна и соломы на полях, скирды сена, соседство зернохранилищ и т. п. Подобный тип размножения фактически является искусственно спровоцированным.

В регионах с мягкими зимами зимнее размножение – обычное явление, например на Украине (наши сборы в Житомирской области и сообще-ние Л.Г. Виноградской). В то же время в популяциях леммингов в Субарктике на фазе популя-

онного роста массовое размножение может начаться рано, еще до схода снежного покрова. И это действительно зимнее размножение, которое приводит к появлению дополнительного третьего поколения, а число когорт может быть более 5 (Кошкина, Халанский, 1961; Чернявский, 1979; Чернявский, Ткачев, 1982; Sutton, Hamilton, 1932; Krebs, 1970 и др.).

Кроме того, необходимо отличать *действительно зимнее размножение* в естественных местообитаниях, проявляющееся в несвоевременном зимнем созревании грызунов с последующим их размножением (т. е. более раннюю реализацию второй фазы II типа онтогенеза), от пролонгированного позднего осеннего размножения, которое ретроспективно воспринимается как зимнее. Как правило, действительно зимнее размножение происходит во второй половине зимы. Как показывают наши материалы, реализация зимнего размножения возможна лишь на фоне увеличения светового периода (в Северном полушарии после 22 декабря). Причем животные ориентируются не на собственно продолжительность светлого времени суток, а на его закономерное увеличение. Кроме того, необходимым условием, как правило, является наличие достаточной кормовой базы, в известной мере стимулирующей созревание и обеспечивающей повышенные энергетические потребности организма в период размножения. Важны также глубина снежного покрова и в меньшей степени – температурные условия. Некоторые закономерности подтверждаются при лабораторном разведении полевок. Репродукция привезенных из природных популяций в виварий

Таблица 2. Расчет индивидуального возраста особей рыжей полевки по массе тела на этапе раннего онтогенеза (природные выборки и лабораторная колония – онтогенез из той же природной популяции)

Масса тела, г	Возраст, дни	
	Лабораторная колония	Природная популяция
2	1–4	1–4
4	7 ± 3	7 ± 3
5	10 ± 3	10 ± 3
6	12 ± 3	12 ± 3
7	15 ± 4	15 ± 4
8	17 ± 4	17 ± 4
9	20 ± 4	21 ± 5
10	23 ± 5	25 (18–32)
11	27 (20–34)	29 (20–38)
12	29 (21–40)	33 (21–53)

Примечание. Выделены значения, не рекомендуемые для использования из-за резкого возрастания погрешностей.

созревших сеголеток при парном содержании пролонгируется на зимний период, однако привезенные в то же время несозревающие сеголетки при тех же условиях содержания не созревают. Между тем уже в феврале добавление в их рацион зеленого корма способствует запуску процесса созревания и размножения, хотя подобный эффект отсутствует на фоне сокращающегося светового периода (Покровский, Лобанова, 1970). По аналогии с растениями особи должны пройти “период яровизации”.

Для регионов с четко выраженными зимами случаи действительно зимнего размножения крайне редки и отмечались нами всего несколько раз за весь период исследований. В этом, в частности, убеждает установленный нами (Оленев, 1988) факт подснежного размножения рыжей полевки в феврале 1986 г. Причем размножение происходило только в одном из типов биотопов (пойма лесной речки), где с осени отмечался необычно богатый урожай черемухи, плоды которой в большом количестве обнаруживались в содержимом желудков полевок, а после схода снега находили подобие кормовых столиков с прогрызенными орешками черемухи. Отметим, что выживаемость родившегося зимой молодняка оказалась крайне низкой и до половозрелости дожили лишь единичные особи. Массовая гибель зверьков пришлась на весенне-летний период, отличающийся нестабильностью условий среды. Однако не исключено, что в отдельных случаях этот экологический резерв популяции может реализоваться.

Особенности использования ВИЗ в случае зимнего размножения. На практике, прежде чем установить тип зимнего размножения, необходимо убедиться, что оно действительно имело место. Прежде всего об этом свидетельствует присутствие молодых особей в весенних отловах до начала массового размножения и интерьерные показатели. Кроме того, у корнезубых полевок об этом свидетельствует наличие особей с необычно высокими значениями степени ВИЗ, которые на графике выделяются из общей картины (см. рис. 2 и 3, выделены окружностями). Подобные необычно высокие значения после их первой регистрации обычно отмечаются и в последующих выборках, причем диапазон отличий этих значений от общей картины сохраняется вплоть до гибели животных. Рассчитанные по таблице даты рождения особей приходятся на прошедший зимний период (см. рис. 2) и в отдельных случаях – на зиму предыдущего года (см. рис. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы считаем, что установленные нами закономерности и опорные значения показателей ВИЗ в полной мере справедливы для конкретного вида.

Вместе с тем, как показала практика, они могут быть успешно использованы при определении возраста других корнезубых полевок рода *Clethrionomys*, например красной полевки. Кроме того, у нас есть все основания считать возможным использование функционально-онтогенетического подхода при работе с другими возрастными маркерами для большинства видов цикломорфных грызунов. В первую очередь это зависит от подбора работающего маркера. Например, Н.Е. Колчевой (1992), которая использовала в качестве маркера стертость бугорков коренных зубов у малой лесной мыши (*Apodemus (S.) uralensis* Pall.), была подтверждена та же закономерность – функциональная детерминированность возрастных изменений. Это позволило значимо повысить точность определения индивидуального возраста мышей.

Установлено, что скорость ВИЗ практически не имеет межгодовых отличий, не связана со спецификой естественных местообитаний и фазами популяционного цикла, поэтому есть все основания для отнесения ее к видовой характеристике. Скорость ВИЗ для группировки несозревающих сеголеток, по-видимому, является минимальной для вида (индекс корня около 0.06 в месяц), что в 1.5 раза ниже, чем у созревших сеголеток (0.09). При предельных значениях индекса корня происходит раскол коронки зуба, что влечет за собой гибель особи. Таким образом, ВИЗ становится фактором, лимитирующим пребывание особи в популяции.

Подчеркнем, что закономерности ВИЗ, установленные для особей из природных популяций, неправомерно экстраполировать на особей из лабораторных колоний и наоборот.

Игнорируя закономерности функциональной детерминированности онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов, исследователь обрекает себя практически на двукратную ошибку при определении индивидуального возраста животных.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 07-04-96091) и программы Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башенина Н.В. Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 352 с.
- Карасева Е.В., Телицина А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. 228 с.
- Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: КМК, 2007. 283 с.
- Колчева Н.Е. Динамика экологической структуры популяции лесной мыши на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 1992. 25 с.

- Кошкина Т.В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения // Зоол. журн. 1955. Т. 39. Вып. 3. С. 631–639.
- Кошкина Т.В., Халанский А.С. Возрастная изменчивость черепа норвежского лемминга и анализ возрастного состава популяции этого вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66. Вып. 2. С. 3–14.
- Никифоров Л.П. О зимнем размножении узкочерепных полевок в Курганской лесостепи // Зоол. журн. 1956. Т. 35. Вып. 3. С. 464–466.
- Оленев Г.В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979. С. 23–32.
- Оленев Г.В. Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов (на примере рыжей полевки) // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 9–23.
- Оленев Г.В. Изменчивость возрастной структуры популяции рыжей полевки (методы исследования, анализ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН. Свердловск, 1983. 25 с.
- Оленев Г.В. Основные результаты многолетнего мониторинга ведущих популяционных параметров рыжей полевки Южного Урала с использованием индивидуального прижизненного мечения // Грызуны. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 97–98.
- Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19–31 (The Sov. J. Ecology. 1989. V. 20. № 2. P. 76–86).
- Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (Экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–50. (Rus. J. Ecology. 2002. V. 33. № 5. P. 321–330).
- Оленев Г.В. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 2004. 48 с.
- Оленев В.Г., Покровский А.В., Оленев Г.В. Анализ особенностей зимующих поколений мышевидных грызунов // Адаптация животных к условиям зимы. М., 1980. С. 64–69.
- Покровский А.В., Лобанова Н.А. О закономерностях образования корней зубов у тьяншаньской лесной полевки (*Clethrionomys frater*) // Экология. 1970. № 4. С. 99–100.
- Покровский А.В., Большаков В.Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979. 148 с.
- Русаков В.А., Стариков И.П. Зимнее размножение мышевидных грызунов Южного Зауралья // Словцовские чтения: Тезисы конф. Тюмень, 2001. С. 165–166.
- Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А. Определитель возраста лесных полевок // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. 1970. Вып. 45 (60). С. 160–167.
- Чернявский Ф.Б. Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука, 1979. С. 13–21.
- Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 178 с.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. 387 с.
- Шубин Н.Г., Сучкова Н.Г. Зимнее размножение мышевидных грызунов в Западной Сибири // Зоол. журн. 1973. Вып. 5. С. 790–791.
- Claude C. Biometric und Forplantungsbiologie der Rotelmaus *Clethrionomys glareolus* auf Verschiedenenhöhenstufen der Schweiz // Rev. Zool. Fas. 1970. Bd 2. S. 435–480.
- Gruber U., Kahman H. Eine biometrische Untersuchungen alpen Rotelmausen (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Saungetierkd. Mitt. Bd 16. 1968. № 13. P. 310–338.
- Haitlinger R. Morphological analysis of the Wroclaw population of *Cl. glareolus* (Schreber. 1780) // Acta theriol. 1965. V. 10. P. 243–272.
- Krebs C.J. The lemming cycle at Baker lake (1964) // Population ecology. Ed. L. Adams. Belmont, 1970. P. 8–31.
- Mazak V. Wachstum und Entwicklung des Schädels von *Cl. glareolus* im Laufe des postnatalen Lebens // Acta Soc. Zool. Bohem. Prag. 1962. V. 26. P. 77–105.
- Prychodko W. Zur variabilität der Rotelmaus (*Cl. glareolus*) in bauern // Zool. Yb. Sist., Jena, 1951. № 80. P. 482–506.
- Sutton G., Hamilton W. The mammals of Sauthampton Island // Mam. Cameg. Mus. 1932. V. 16. 117 p.
- Wasilewski W. Morphologische Untersuchungen über *Cl. glareolus* // Ann. Univ. M.C.S., Lublin. 1952. V. 7. P. 119–211.
- Zejda J. Differential Growth of Three Cohorts of the Bank Vole *Cl. glareolus* // Zool. Listy. 1971. V. 20. № 3. P. 229–245.