

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОСЕЛЕНИЙ ПОДЗЕМНОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS SUBTERRANEUS* SELYS-LONGCHAMPS, 1836)

А. Д. Миронов

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. реки Мойки, д. 48,
191186, Санкт-Петербург, Россия

Сведения об авторе

Миронов Александр Дмитриевич
E-mail: vorskla1968@gmail.com
SPIN-код: 9216-6013
Scopus Author ID: 23973728900

Аннотация. Представлено детальное описание организации поселений подземной полевки по результатам полевых и лабораторных наблюдений. Рассматривается разнообразие конструкций сложных нор-колоний в оптимуме ареала, в поясе широколиственных лесов и на северном пределе ареала. В экспериментальных адекватных условиях проведено изучение временной структуры суточной активности и коммуникативного поведения.

Права: © Автор (2020). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Ключевые слова: *Microtus subterraneus*, участок обитания, пространственная структура, временная структура.

SPATIAL ORGANIZATION OF COMMON PINE VOLE (*MICROTUS SUBTERRANEUS* SELYS-LONGCHAMPS, 1836) COLONIES

A. D. Mironov

Herzen State Pedagogical University of Russia, 48 Moika Emb., 191186, Saint Petersburg, Russia

Author

Alexander D. Mironov
E-mail: vorskla1968@gmail.com
SPIN: 9216-6013
Scopus Author ID: 23973728900

Abstract. The paper presents a detailed description of the way common pine vole colonies are organized based on the results of field research and laboratory observations. The study considers a variety of complex burrow structures in the optimum of the species' range in the deciduous forest belt and on the northern border of the range. The study of the temporal structure of the vole's daily activity and communicative behaviour was conducted under adequate experimental conditions.

Copyright: © The Author (2020). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Keywords: *Microtus subterraneus*, home range, spatial structure, temporal structure.

ВВЕДЕНИЕ

Подземная полевка (*Microtus subterraneus*) является одним из наименее изученных видов грызунов России. Одна из основных причин такого положения — мозаичность распределения и особенности ее экологии (Миронов, Кожевников 1995). Область распространения подземной полевки в России охватывает западные районы Европейской части до Костромской, Московской и Рязанской областей на востоке, а к северу — до Ленинградской и Вологодской областей. Ареал представляется разорванным на несколько участков. С севера видовой ареал ограничен границей распространения дуба и травянистых неморальных сообществ (Шварц 1985; Загороднюк 1988, 1992). В северных и северо-восточных частях ареала встречается в хвойных лесах по разреженным «окнам» и на луговых опушках, возможно, вторично замещающих островки широколиственных лесов. Охотно селится в лесных балках, в оврагах с кустарником. Населяет горные леса, пояс субальпийских кустарников и лугов до высоты 1800 м над уровнем моря. В дубравах предпочитает участки леса с покровом из сныти (*Aegopodium podagraria* L.) и осоки (*Carex pilosa* Scop.) (Петров 1966). В целом выбор местообитаний, по всей видимости, связан с предпочтениями в питании (Шварц, Замолотчиков 1991). В равнинных широколиственных лесах подземная полевка обычна (Загороднюк 1992). В оптимуме ареала (заповедник «Лес на Ворскле», Белгородская область) в фазе пика численности (июль 1984 г.) плотность населения составила 93 особи на 1 га (Миронов 1986). Однако численность во многом зависит и от конкретных условий местообитания. Так, например, по данным О. В. Петрова (1950), в заповеднике «Лес на Ворскле» на склонах северной экспозиции численность составила шесть зверьков на 100 ловушко-суток, а на противоположных склонах — всего два зверька. В карпатских популяциях также существенны биотопические различия численности: в ельниках с густым травянистым покровом отмечено 6 ос./га, а в более оптимальных условиях (альпика, щавельники) до 38 ос./га

и даже 75,6 ос./га (Рудышин 1987; Загороднюк 1992). На севере ареала (Ленинградская обл.) численность в 1979–1981 гг. в очагах присутствия составляла порядка 0,4 особи на 100 ловушко-суток (Грингоф 1983). В отдельные годы подземная полевка становится содоминантом с *Myodes glareolus* Schreb (Новиков и др. 1970). Многолетняя численность непостоянна. Изолированность отдельных поселений и популяций, климатическая зависимость создают предпосылки для резких и многолетних пессимумов численности подземной полевки, вплоть до полной редукции поселений даже в оптимальных стациях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основные исследования экологии подземной полевки проведены на полигонах в оптимуме ареала (Белгородская обл., заповедник «Лес на Ворскле») в период 1969–1985 гг. и на северной границе ареала (Ленинградская обл., стационар «Шульгино») в период 1979–1981 гг. Экспериментальные манежные исследования проведены в лаборатории зоологии позвоночных БиНИИ в 2000–2014 гг.

Полевые и экспериментальные наблюдения

На стационарных полигонах (площадью 1–9 га) отлавливается и индивидуально метится практически все население грызунов. Основным методом является метод системных многосуточных визуальных наблюдений за индивидуально мечеными особями на стационарных полигонах с учетом естественной факторной обстановки. Лабораторный цикл исследований вызван необходимостью детализации полевых наблюдений по экологии грызунов. Унификация экспериментальной среды создает предпосылки для объективного сравнительного анализа экологически или таксономически удаленных друг от друга моделей. Визуальные наблюдения проводились в трех малых манежах (аренах) площадью 1 м² и в большом манеже площадью 12 м² (Миронов и др. 1999). По результатам

обработки протоколов наблюдений для каждой особи создаются индивидуальные актограммы, синхрограммы и таблицы количественных характеристик. На «северном» полигоне помечены 24 подземные полевки, объем визуальных наблюдений трех особей составил 37 часов, с южного полигона для 9 подземных полевок получено 137 суточных актограмм, объем круглосуточных визуальных наблюдений — 456 часов.

В оптимуме ареала («южный полигон») в 1984 г. начаты работы по повторному отлову и мечению подземной полевки. В апреле поймано лишь 2 зверька; в июне помечено 94 полевки (26 самок, 14 самцов и 54 неполовозрелые особи). В октябре отловлено 34 грызуна (11 самок, 13 самцов и 10 неполовозрелых особей). Из ранее меченых попало лишь 13, причем они были пойманы в пределах своих прежних «сложных нор».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структура участка обитания. Норы в пространстве

Подземная полевка ведет сугубо подземный образ жизни. Характерным признаком присутствия поселений подземной полевки являются разбросанные на поверхности лесной подстилки небольшие кучки земли. Как правило, земляные выбросы образуют отчетливо обособленные скопления. Их пространственное распределение мозаично. В благоприятные сезоны развития поселений в пределах 1 га можно насчитать от 5 до 30 локальных скоплений (рис. 1). Иногда подобную агрегацию называют колонией (Новиков, Петров, 1953; Башенина, 1978).

Сезонная интенсивность роющей деятельности связана с размножением. Например, на опытном полигоне (1 га) в апреле 1985 г. после снеготаяния не было найдено ни одного холмика. В июне в пределах полигона насчитывалось 700 выбросов, большая часть которых концентрировалась в 19 групп. В начале октября, до массового листопада, количество холмиков снизилось до

445, но стало больше обособленных поселений (22), что свидетельствует об образовании новых семей. Число выбросов в колонии варьирует (10–20 штук) и, как показали наши наблюдения, в значительной степени зависит от числа молодых особей в поселении (рис. 2). Небольшой размер холмиков (высота 3–5 см, диаметр от 10 до 30 см) и мелкая структурированность почвы отличает их от выбросов крота, а отсутствие видимого входного отверстия — от нор других грызунов (Новиков, Петров 1953; 1978; Турянин 1969). В северных частях ареала (Ленинградская область, Тверская область) выбросы меньше и по размеру, и по количеству, что, вероятно, связано с другим типом почв (Шанев 1964; Новиков и др. 1970).

Пространство норы

Нора подземной полевки имеет сложное многоуровневое устройство. Наиболее разветвленная часть коммуникаций располагается на глубине 5–10 см и пред-

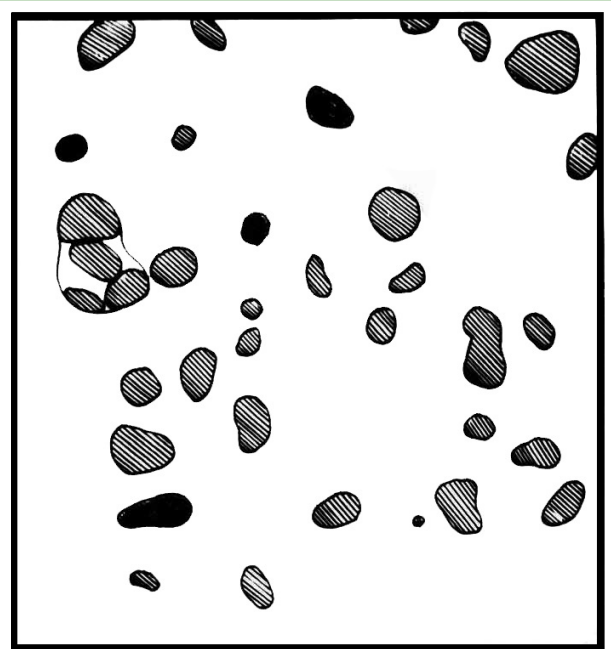


Рис. 1. Пространственное распределение скоплений земляных выбросов подземной полевки в пределах площади полигона 1 га (октябрь 1985 г., «Лес на Ворскле»)

Fig. 1. Spatial distribution of soil emission accumulations made by the common pine vole within a 1 ha area (October, 1985; "Forest on the Vorskla")

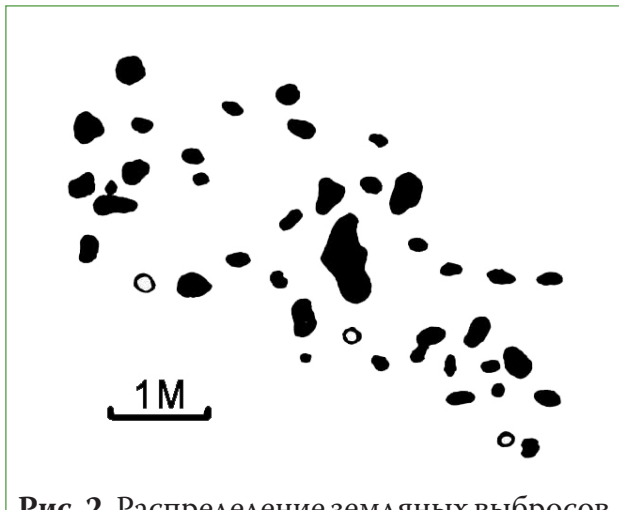


Рис. 2. Распределение земляных выбросов подземной полевки (колония KS-11, октябрь 1985 г., «Лес на Ворскле»)

Fig. 2. Distribution of soil emissions made by the common pine vole (colony KS-11, October, 1985; "Forest on the Vorskla")

ставляет сеть кормовых ходов (диаметром 2,5–3 см), общая протяженность которых при площади поселения в 15 м² достигает 45 м. Несколько коротких (30–50 см) ходов ведут к 2–3 гнездовым и кормовым камерам. Гнездо располагается на глубине 20–30 см и представляет собой вертикальную эллипсоидную камеру 10×15 см с гнездовым материалом из сухих листьев дуба и липы, тонких корней зеленого мха (Рудинский 1936; Корнеев 1941; Новиков, Петров 1953). Кормовые камеры являются расширением подземного хода. Здесь поедается корм и складировываются запасы (Миронов 1986) (рис. 3).

Более подробное описание разнообразия подземных конструкций мы приводим по результатам специальных исследований в заповеднике «Лес на Ворскле» в 1984 и 1985 гг. (Миронов 2003).

Нора KS-11. В октябре 1984 г. в 30 м югу от основного полигона располагалось небольшое скопление 40 поверхностных выбросов, разбросанных на площади 13 м² участка леса, поросшего снытью и осокой. При предварительном многодневном облове попались лишь два полувзрослых зверька (самец и самка). Проективное покрытие травянистой растительности со-

ставляло 80%. Средняя плотность размещения отдельных побегов — 25–30 шт/м². Геометрический центр скопления выбросов сформировался на участке, захлапленном древесным валежником. При удалении травянистой растительности и лесной подстилки обнаружена сеть ходов, общая длина которых составила всего 2 м. Ходы этого яруса проложены по границе контакта лесного опада с землей: подстилка прогрызается при прокладке хода, а в земле образуется небольшой желобок глубиной до 1 см. Основная же норовая деятельность сосредоточена в слое земли до глубины 10 см (II ярус). Именно здесь подземные коммуникации представлены обширной разветвленной сетью ходов (рис. 4). Многочисленные выходы на поверхность часто заканчиваются выбросами земли. Общая протяженность ходов этого яруса составила 45 м. Большая часть системы II яруса имела потолок (толщину) верхнего свода в 1–2 см. Диаметр ходов был постоянным — 2,5–3 см. В системе коммуникаций II яруса прослеживались два магистральных хода, направление которых соответствует продольной оси всей группировки выбросов.

В зоне III яруса (на глубине до 20–30 см) располагались лишь несколько довольно коротких ходов (30–50 см), которые вели к гнездовой и кормовым камерам. Общая длина подземных коммуникаций III яруса в данном поселении всего 5 м. На глубине 20–25 см располагались две гнездовые камеры. Они представляли собой вертикально ориентированный эллипсоид размером 10×15 см. Практически весь объем гнездовой камеры занят гнездовым материалом. В первой камере материал гнезда, общей массой 506 г, состоял из кусочков сухого листа липы и дуба, тонких корней и зеленого мха, который в изобилии покрывает комлевую часть деревьев. Материал второго гнезда, весом 325 г, был того же состава. В обоих случаях гнездовой материал лежал на «подушке» мелкокрупчатой сухой земли. Обе гнездовые камеры имели по 4 выхода. 2–3 небольших хода вели к кормовым камерам, расположенным ря-

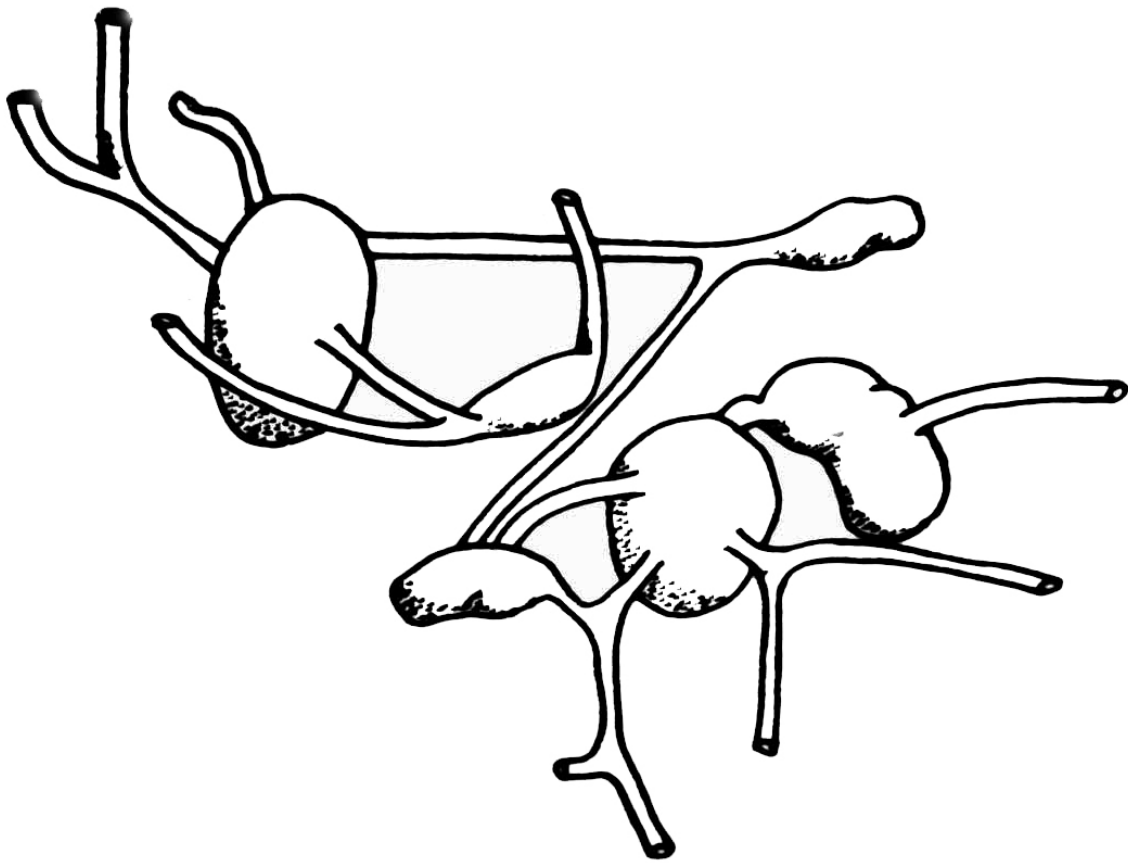


Рис. 3. Гнездовая и кормовые камеры сложной норы подземной полевки (реконструкция по раскопкам норы KS-11, октябрь 1984 г., «Лес на Ворскле»)

Fig. 3. Nesting and feeding chambers of the common pine vole's complex burrow. (Reconstruction of the excavation of the hole KS-11, of a complex burrow October, 1984; "Forest on the Vorskla")

дом с гнездами. Из 4 кормовых камер две представляли собой расширение обычного подземного хода и содержали лишь 2–3 кусочка свежей сныти. Две другие камеры (размером 10×20 и 7×10 см) располагались на глубине 15–20 см. В обеих камерах находились запасы желудя, большая часть которого была со следами погрызов. В первой (большой) камере было 107 желудей, общей массой 222 г, во второй (малой) камере — всего 18 штук, общей массой 47 г. Характерно, что в норе не было обнаружено специально отведенного места для уборной.

Нора К-89. Участок густых зарослей сныти с вкраплением осоки (общее проективное покрытие около 100%). Средняя плотность размещения побегов составила 35 шт/м². Это поселение находилось в активном состоянии в течение всего

периода наблюдений (1984–1985 гг.): появлялись свежие выбросы, засыпались установленные ловушки. Количество обитаемых здесь полевков удалось установить лишь в 1985 г. Было отловлено 5 полевков: самец, самка и 3 детеныша. При раскопке в одном из гнезд был найден трупик еще одной взрослой полевки. Поселение отличалось от большинства других обширной площадью размещения выбросов: 102 выброса разного возраста образования были разбросаны на площади порядка 90 м². В этом поселении четко прослеживались два участка норовой деятельности. Первый с большой плотностью выбросов (55 на 30 м²), но с почти полным отсутствием подстилочных ходов. Второй участок из 25 выбросов с обширной сетью ходов под лесной подстилкой (I ярус), общая длина которых достигала 40 м на площади 27 м².

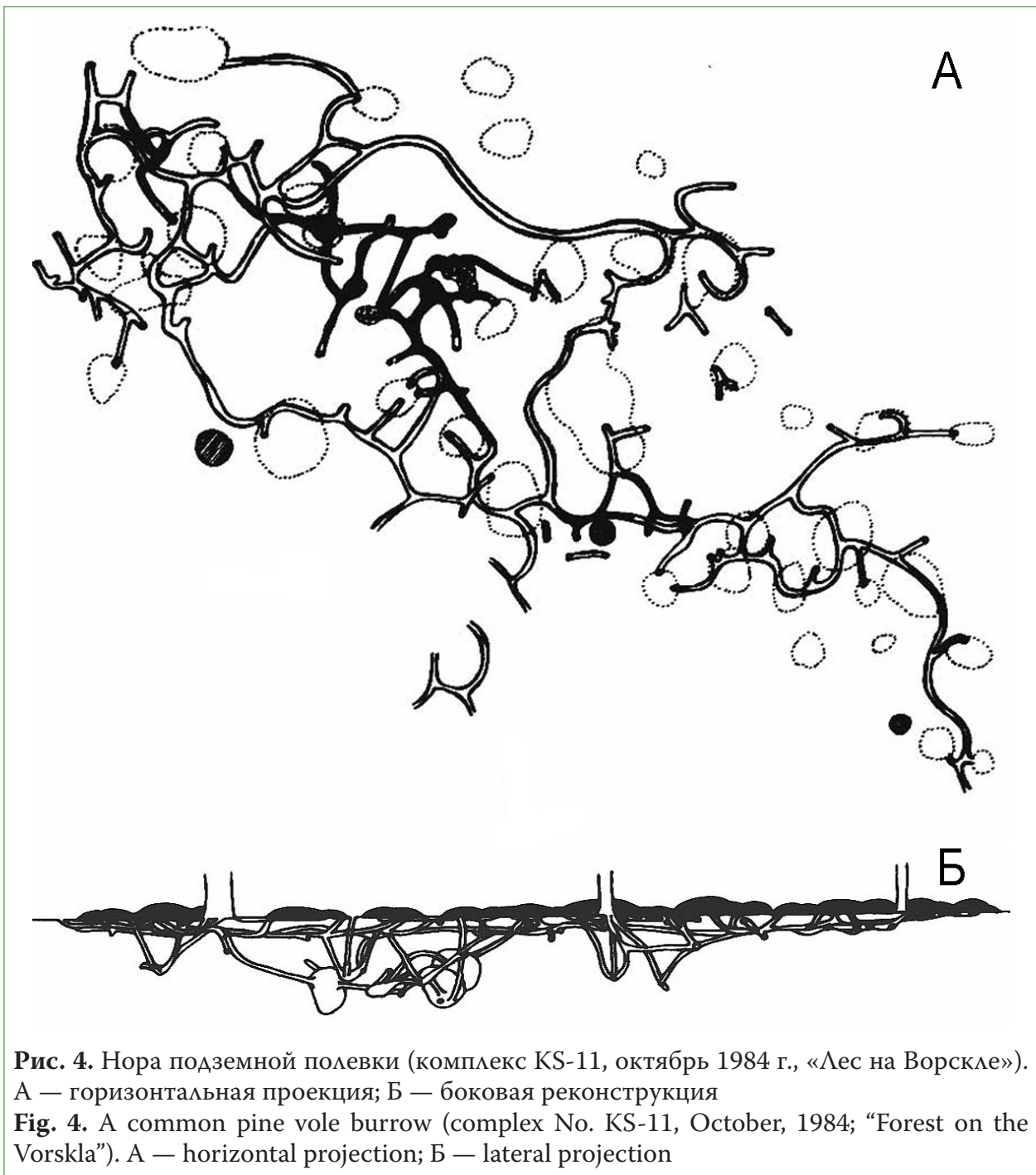


Рис. 4. Нора подземной полевки (комплекс KS-11, октябрь 1984 г., «Лес на Ворскле»). А — горизонтальная проекция; Б — боковая реконструкция

Fig. 4. A common pine vole burrow (complex No. KS-11, October, 1984; “Forest on the Vorskla”). A — horizontal projection; Б — lateral projection

Система ходов была свежей, хорошо сохранившейся. На стыке этих двух функционально и конструктивно разных зон находился участок с большим количеством норных отверстий, уходящих на глубину. В этом поселении была вскрыта очень сложная система коммуникаций, которая имела мощную разветвленную сеть ходов III яруса в горизонтальной и в вертикальной плоскостях. Вся система простиралась на площади всего 9 м², а углублялась на 35 см. Основная масса ходов проходила в ярусе

«10–20 см». Общая длина ходов составила 36,6 м. Поселение имело семь полостей-камер. Во всех присутствовал подстилочный материал, который состоял в большинстве случаев из старых подопревших листьев. В одном из гнезд был обнаружен выводок самки № 89, из трех детенышей в возрасте 5–6 дней. Гнездовая камера находилась на глубине всего 10 см и представляла расширение подземного хода 8×10 см, очень плотно набитого сухими листьями. В 11 кормовых камерах находилось огромное

количество проросших желудей. Вероятно, это были запасы с прошлого (1984), урожайного на желуди года. Во многих камерах желуди проросли в стенки, переплелись корнями между собой. Признаков использования этих запасов не было. В подземной системе обнаружено также пять пустых полостей, чаще всего представляющих расширение ходов. Глубина заложения всех камер была примерно одинакова и составила 15–25 см.

Нора К-127. В норе было отловлено четыре зверька (самец № 141, самка № 127 и два детеныша в возрасте 20–25 дней). Поселение располагается на участке с неравномерной травянистой растительностью. Этот участок перехода от сплошных больших полей, покрытых снытью и осокой, к площадям, практически полностью лишенным какой-либо травянистой растительности. Изредка здесь встречаются куртины осоки и сныти. Норовая система имела до конца не установленные, нечеткие подподстилочные тропы, проложенные на восток и север от основного ядра поселения и занимающие площадь в 30 м². Ближайшая норовая система подземных полевков находилась в 15 м.

Как и в случае норы К-89, здесь четко бросается в глаза существование двух функционально-структурных зон: участок с хорошо развитой системой ходов в I ярусе, ходов с массой отнорков, заканчивающихся свежими выбросами земли, и участка с сетью подземных ходов во II ярусе, в котором система подстилочных ходов I яруса практически отсутствует. Поверхностные выбросы (кучки земли) приурочены к норным отверстиям, ведущим на глубину 10–15 см (на II ярус). В первой зоне длина ходов составила около 20 м, во второй — 30 м. Всего обнаружено девять камер, четыре из которых были со старым гнездовым материалом. Ни в одной из камер не было найдено кормовых остатков или запасов. Для этого поселения отмечено органичное включение норных туннелей рыжей полевки (нескольких слабоветвящихся ходов, ведущих на глубину 50 см).

Нора К-138. В поселении обитало 4 зверька: взрослая самка № 138, самец № 103 и два подростка № 157 и № 164. Поселение находится на участке полигона, практически лишенном травянистой растительности. Общая площадь поселения составила лишь 13 м². Центром поселения явилось небольшое (диаметром 15 см) сухое дерево, под корнями которого на глубине 30 см располагалась единственная гнездовая камера. Сеть ходов (I и II ярусов) радиально расходилась от центрального дерева и гнездовой камеры. Подземные ходы II яруса общей протяженностью 14 м в 1–2 метрах выходили на поверхность и продолжались сетью подстилочных ходов (общей протяженностью 16 м). 35 свежих выбросов земли располагались вокруг центра поселения в радиусе 2–3 м. В этом поселении очень четко прослеживается радиальный тип поселения с единственной гнездовой норой. Есть основание считать, что гнездовая камера, используемая полевками в этом поселении, первоначально принадлежала рыжей полевке (и была построена ей). Конечно, нельзя исключать и того, что небольшое укрытие позднее было достроено уже подземными полевками.

Нора К-167. В норе были отловлены: самка № 167, самец № 183 и подросток № 214. Поселение, как и предыдущее, находилось на участке «мертвопокровника». 83 выброса располагались на площади около 60 м². Это поселение интересно тем, что в основном была развита система подстилочных ходов I яруса. Их общая длина составила 62 м. Подземные же ходы составили всего 12 м и представляли подземные заглибления под старые кабаньи порои 1983–1984 гг. Подземный ход вел к двум гнездовым норам и к пустой камере. Обе гнездовые камеры содержали свежую выстилку из листвы и ломаного сухого листа. Гнездо, где находились детеныши в возрасте 20 дней, располагалось на глубине 20 см под основанием старой липы, имело эллипсоидную форму 10×14 см с тремя входами.

Все описанные пять нор дают возможность представить, с одной стороны, разнообразие структуры подземных сооружений, с другой — оценить видовые особенности, свойственные плану строения нор подземной полевки. Многообразии решений — это отражение стадийности построения норной системы. Например, нора К-89 дает нам представление о преемственности подземных коммуникаций. Судя по сравнительному анализу раскопок, в этом случае мы имели дело с долго живущим поселением полевок, с наследуемостью подземных коммуникаций. Происходит не пассивное заселение поселений (замещение хозяина), а надстройка и сдвиг в сторону основного ядра поселения за счет строительства и использования новой территории, хотя не теряется связь с первичной системой. Происходит этапное развитие поселения и, как следствие этого, сдвиг (дрейф) ядра по оси поселения, что отражается в появлении на поверхности земли свежих выбросов на периферии первоначального поселения, а под землей — в появлении новой разветвленной системы ходов и туннелей более глубокого заложения. Связь с остальной системой остается. В строительной деятельности это проявляется прежде всего в создании усложненной сети не столько в горизонтальной прокладке новых ходов, сколько в вертикальной, разноуровневой системе. Это хорошо фиксируется при раскопке по свежести прорытых и обновленных проходов.

Использование кормовых ресурсов

Подземные полевки — зеленоядные. В субальпийском поясе Карпат полевки поедают вегетативные части луговых злаковых (*Festuca*, *Agrostis*). В равнинных дубравах подземные полевки предпочитают подземные части растений (*Ficaria verna* Huds., *Scilla sibirica* Andrews., *Corydalis Halleri* Willd.) (Новиков, Петров 1953). Охотно используют семена деревьев (*Quercus robur* L., *Ulmus scabra* Mill., *Fraxinus excelsior* L.) (Петров 1963). Животные корма полевки поедают крайне редко (Новиков, Петров 1953; Петров 1963). Суточная расчетная

норма корма от 12 до 27 г (Кузьмина 1961; Петров 1963; Пилявский 1976). В большинстве случаев самки потребляли зеленого корма больше, чем самцы. Кормится полевка исключительно в норе: подземные части растений подгрызаются под землей, зеленые части затаскиваются в нору. Полевки устраивают запасы из семян деревьев или клубеньков весенних эфемероидов (Корнеев 1941; Миронов 1986).

Пути перемещений

В естественных условиях обитания полевки перемещаются только под землей. В редких случаях, при переходе из поселения в поселение, полевки стараются выбрать путь по захлапленным лесным мусором низинам или под плотным проективным покрытием травянистой растительности. В лабораторных условиях, в манеже (12 м²), полевки за сутки пробегали около 100 м, а за фазу активности 10–30 м. Беговыми колесами полевки в манеже не пользовались (Миронов 2003).

Форма и размер используемого пространства

Пространственная активность подземной полевки ограничена. На поверхность почвы полевки практически не выходят, и вся их деятельность ограничена размерами сложной норы. Для нагорных дубрав (заповедник «Лес на Ворскле», Белгородская область) размеры поселений составляют 10–76 м², в среднем — 30 м² (см. рис. 1) (Петров 1978; Миронов 1986; 2003). Со временем поселения «разрастаются», сливаются друг с другом. На поверхности почвы трудно обнаружить границы отдельных поселений. Подземные коммуникации также переплетаются. По результатам повторного отлова меченых особей размер посещаемой территории не всегда ограничен размерами поселения сложной норы. Особенно это относится к взрослым самцам.

Формы индивидуализации пространства

Ежегодные колебания численности подземных полевок значительны. Рост численности в заповеднике «Лес на Ворскле»

отмечен с 1975 г. Плотность 100 особей на 1 га отмечена на июль-август в 1984 г. Сезонные особенности норовой деятельности и (как следствие этого) отловы в ловушки маскируют истинное состояние численности. В разгар размножения (июль — август) в отловах большую часть (60%) составляют непополовозрелые особи, взрослые самки составляют 25%, самцы — 15%. Отмечается очень высокая оседлость зверьков. Максимальное перемещение для взрослого самца (№ 63) не превысило 60 м. Это был переход в соседний норовый комплекс с последующим возвращением.

Социальный состав норовых поселений свидетельствует, что основу их населения формирует семья. Резидентом сложной норы является самка. При контактах со зверьками при отлове поражает их злобность и агрессивность. Хотя при длительном содержании в лабораторных условиях (наблюдения 2000–2014 гг.) эти качества проявляются меньше: агрессивные столкновения происходят в домиках, точнее, при попытках войти в занятый домик. Как правило, посетитель через несколько секунд «вылетает» из домика и уходит в другой. Никаких звуков борьбы, писк или криков совершенно не слышно. Лишь однажды самка № 2 напала на молодого кормящегося на кювете самца № 4. После короткого «клубочкового» контакта они разбежались в стороны. Хотя в последующие дни зверьки очень часто собирались вместе в каком-нибудь домике. Создалось впечатление, что даже искали таких встреч.

Временная структура жизни подземной полевки

Суточный ритм активности

Подземная полевка ведет сугубо подземный образ жизни, поэтому применение прямых методов наблюдения за ее деятельностью затруднено. Активность подземных полевок в естественных местобитаниях изучалась по частоте и времени попадания в орудия лова, интенсивности роющей деятельности. По этим индикаторам установлено, что суточная активность

полифазная (Гиренко 1954; Кузьмина 1961; Пилявский 1970; Грингоф 1983; Миронов 2003). По нашим данным, в суточной ритмике попаданий в ловушки отмечается один предрассветный пик (Миронов 1986).

В лабораторных условиях активность подземной полевки также полифазная (Gebczyński 1964). По данным П. К. Смирнова (1962), в ночное время подвижность и норовая деятельность максимальна. По данным М. Сальвиони (Salvioni 1988), дневная активность подземной полевки в Швейцарии в июне составляет 328 минут в сутки, а затем увеличивается до 508 минут к сентябрю.

В развитии концепции дискретной (прерывистой) активности грызунов основными элементами сравнения являются величины коротких отрезков (фаз) активности и покоя. Функционально значимым интервалом является фаза активности. Экологическое понятие «фаза активности» формируется при обязательном выполнении условий. Одно из основных условий выделения сформированной фазы активности — это то, что зверек каждый раз почти в обязательном порядке по ее завершении уходит в постоянную гнездовую нору (гнездовой домик). Второе условие определяет интервал между отдельными (разными) фазами. Как правило, это довольно значительное время (около 1 часа). Хотя скорее важен не количественный размер, а определенная периодичность и соразмерность активных и пассивных интервалов (Миронов, Голубева 2005).

Сравнительные лабораторные наблюдения за деятельностью особей из северной части ареала подземной полевки (Грингоф 1983) и из южной (Миронов 1986; 2003) не обнаружили существенных различий в суточной активности. В течение суток полевки имели несколько фаз активности. В лабораторных условиях количество фаз активности за сутки — 3–16 (в среднем 8). Коэффициент активности у подземных полевок составил 0,49, а число периодов — 10. На еду они тратили 15% времени активности. Суточный пробег подземных по-

левок составлял 1330–9200 м (в среднем 4700 м); время двигательной активности составляло в среднем 50% суточной активности. Наиболее изменчивыми показателями суточного бюджета оказались продолжительность и длина передвижений. В светлое время суток фаза активности продолжалась в среднем 0,5–0,6 часа, большая ее часть приходилась на кормовое поведение. Передвижения были минимальны. Фаза покоя длилась 1,5–1,7 часа. Ночью фаза активности продолжалась 4,3 часа; фаза покоя — соответственно 0,9 часа (рис. 5).

Бюджет суточной активности

По результатам поведения в манеже суточная деятельность подземных полевок по соотношению основных видов активности представлена на рисунке 6.

Кормовое поведение

В естественных местообитаниях полевки растительноядны. Кормится полевка исключительно в норе: подземные части растений подгрызаются под землей, зеленые части затаскиваются в нору. Полевки

устраивают запасы из семян деревьев или клубеньков весенних эфемероидов (Корнеев 1941; Миронов 1986). В манежных условиях мы наблюдали разнообразное кормовое поведение. В целом каких-либо специфических форм поведения, связанных с подземным типом обитания, не отмечено. *Отношение к кормам:* зверьки индивидуально пристрастны к одним видам кормов (семечки подсолнечника, яблоко, мох и трава, вода в кюветах) с общим игнорированием других (овсяные хлопья «Геркулес», сухофрукты, вода в поилке). *Поедание:* практически все виды корма стараются утащить к домику или в домик: семечки, просо, сухари, зелень (трава, одуванчик), куски огурца. Мхом кормятся не на поверхности, а стараются забраться в его толщу. *Транспортировка:* семечки несут во рту по 1–2 шт., просо — во рту (и семечки, и просо набирают без помощи лапок), большие куски (сухарь, огурец, яблоко) тащат волоком, траву, листья одуванчика также тащат волоком — «как схватил, так и потащил». Не формируют компактную поноску, не перекусывают длинные травинки

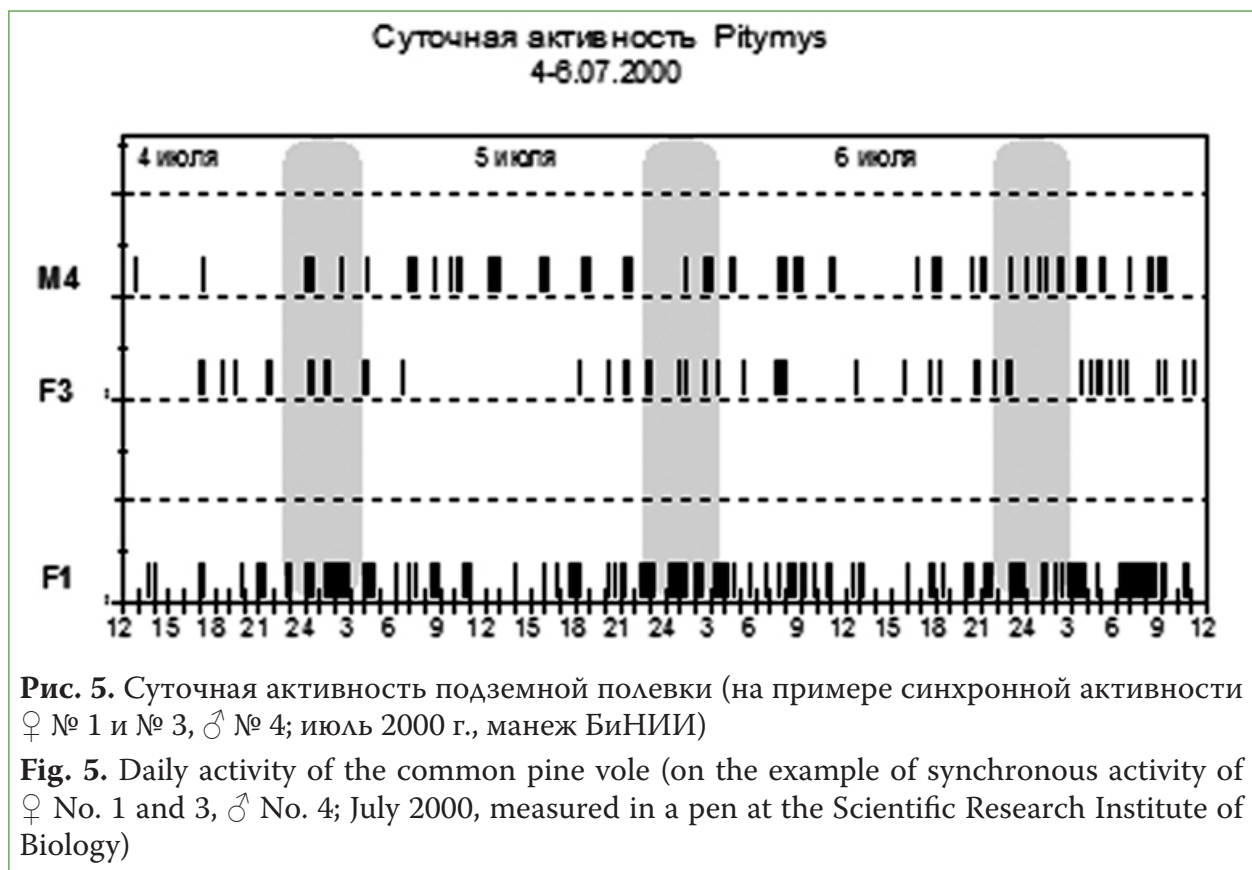


Рис. 5. Суточная активность подземной полевки (на примере синхронной активности ♀ № 1 и № 3, ♂ № 4; июль 2000 г., манеж БиНИИ)

Fig. 5. Daily activity of the common pine vole (on the example of synchronous activity of ♀ No. 1 and 3, ♂ No. 4; July 2000, measured in a pen at the Scientific Research Institute of Biology)

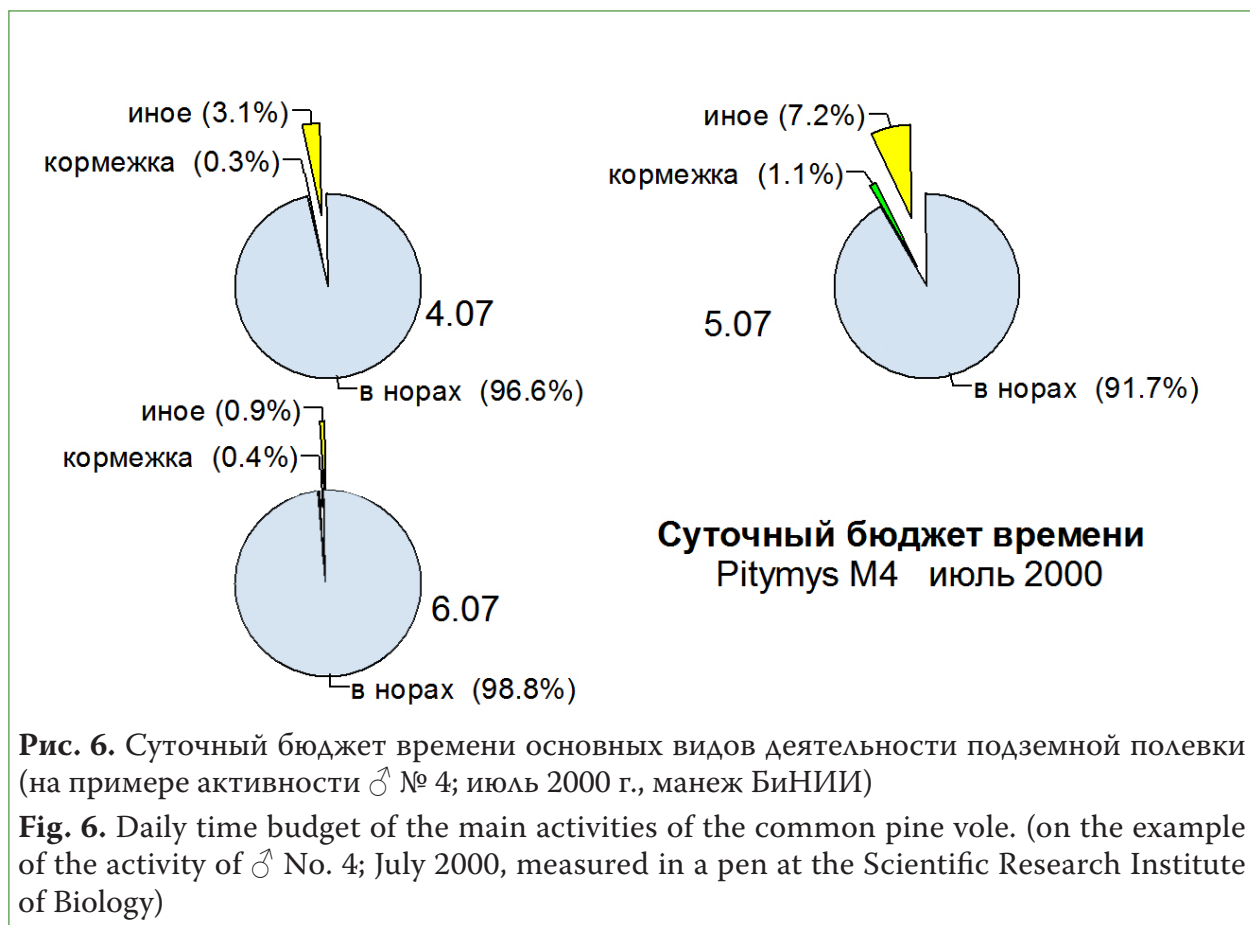


Рис. 6. Суточный бюджет времени основных видов деятельности подземной полевки (на примере активности ♂ № 4; июль 2000 г., манеж БиНИИ)

Fig. 6. Daily time budget of the main activities of the common pine vole. (on the example of the activity of ♂ No. 4; July 2000, measured in a pen at the Scientific Research Institute of Biology)

или листья. *Запасание:* как таковое отмечено только у № 1: семечки (2–3 захода). В остальных случаях тащат корм просто в укрытие. Кормовое поведение в бюджете деятельности составляет 10–30%.

Использование укрытий (норовая деятельность)

В естественных местообитаниях по появлению новых свежих кучек земли отмечена предрассветная норовая активность. Однако выбросы земли на поверхность в виде небольших холмиков можно рассматривать и как иллюстрацию кормовой активности. В условиях манежа норовая активность в виде интенсивных земляных работ была ограничена и могла быть продемонстрирована полевками только в виде разбрасывания древесных опилок, которыми был обильно покрыт пол, и покопками земли в кюветах. Фиксировались частота и длительность посещения убежищ (домиков). При заселении манежа каждый зверек был посажен в отдельный домик. В течение первых суток зверьки

при уходе на покой предпочитали возвращаться в «назначенные» им домики. Привязанность к месту паразитическая, но по мере освоения манежа и развивающихся социальных взаимоотношений места длительного пребывания и отдыха менялись. При этом зверьки явно имели тяготение к своему «первому» жилищу. В домиках никакой строительной деятельности не отмечено, если не считать нескольких попыток погрыза стенок в одном из домиков. Элементы рытья фиксировались в толще опилок, толстый слой которых покрывал окрестности каждого домика и периметр кормовых кювет. Рытье (типа минирующих копаний) отмечено у всех зверьков при выходе из домиков и реже при входе. Но чаще всего зверьки вбежали и выходили из домиков без «копательных» движений. При рытье опилок зверьки не отбрасывали грунт в стороны (как это делают обыкновенные (*Microtus arvalis* L.) или китайские полевки (*Lasiopodomys mandarinus* Milne-Edw.)) (Чистова и др. 2008), а внедрялись в опилки головой вперед.

Хочется отметить еще одну особенность подземных полевок. При значительном опыте просмотренных грызунов и в поле, и в манеже бросается в глаза осторожность первого выхода из убежища (Миронов 2003). Чаще всего зверьки высовывают кончик мордочки и некоторое время принимают, приглядываются, прислушиваются. У одних видов это длится 30 секунд (*Myopus schisticolor*), у других — 2 минуты и более (мыши, китайские, лесные полевки). Норная осторожность у подземных полевок практически отсутствует: они вылетают из своего домика сразу. Лишь иногда, при выходе из большого отверстия одного из домиков (д40), зверьки выжидали около 10 секунд. Вероятно, это связано опять же с сугубо подземным образом жизни, где зверьки находятся в специфической закрытой среде.

Перемещения по манежу

Зверьки чаще всего перемещались между отдельными домиками, причем в построении маршрута использовались защитно-ориентирные элементы: прежде всего моховые кочки на кормовых кюветах, ветки или другие домики. Побежки вдоль периметра манежа (вдоль бортика) через серию беговых колес тоже были не редкостью практически у всех особей. Самой интересной чертой перемещений зверьков было возвращение к месту старта, когда зверьки строго придерживались того же маршрута. Эта особенность свойственна практически всем грызунам. В свое время ее называли «мышечной памятью» или чувством кинестезии. Подземным грызунам такая память пути помогает на больших скоростях перемещаться в лабиринте подземных туннелей. Хотя для других видов грызунов память пути — свойство характера. Для бросков на дальние расстояния (при территориальных расселениях, при экспериментальных опытах на хоминг, то есть при пробежках по незнакомой еще территории) мышечная память — единственный пространственный навигатор.

Пробежки вдоль периметра манежа отмечены для всех четырех особей. Как

правило, пробежки носили спокойный, деловой характер. Зверьки перемещаются «стелющимся» и семенящим бегом. При быстрых бросках зверьки бегают более «открыто», при этом топот лапок более выразительный. Практически не отмечено так называемого «пунктирного» броска. При перемещениях полевок предпочитали обегать нагромождения опилок и придерживались открытого промежутка между засыпанными квадратами. Скорость, манера бега и траектории были настолько индивидуальны, что можно было узнать зверька, не рассматривая его метку. Например, № 1 был наиболее подвижен и по частоте бросков, и по длине пробежек, и по скорости перемещений; перемещения самки № 3 были редки и непротяженны; молодой самец перебегал с какой-то внутренней неспешностью (робко, тихо, небыстро). Манежными перемещениями исчерпывалась вся двигательная активность. Не было попыток воспользоваться для этого беговыми колесами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пути перемещений — важный элемент инфраструктуры участка обитания. Неравномерное распределение основных ресурсных элементов используемого пространства приводит к необходимости организовать их посещение с наибольшей эффективностью (безопасность и легкость преодоления расстояния). Все грызуны в практике перемещений в пределах участка обитания придерживаются постоянных направлений и трасс маршрутов. Основной стартовой точкой суточных треков является гнездовая нора. В большинстве своем основной целью перемещений является поиск и сбор корма. Кажется, что перемещения грызунов в подземных коммуникациях более примитивны по информационному обеспечению: малые дистанции, примитивная схема; однако видимая упрощенность пространственных перемещений может оказаться обманчивой. Необходимы более детальные экспериментальные исследования механизмов ориентации в закрытых средах.

Основные трудности изучения норной деятельности заключаются в невозможности проследить и оценить способы формирования и эксплуатации норной системы. Вполне возможно, что в подземных поселениях сложных нор «работают» социальные способы ориентации. Методы экспериментального изучения пространственного по-

ведения, особенно роющей деятельности грызунов, должны сочетать возможности визуализации с автоматической регистрацией (Миронов, 2016). Надеемся, что углубленная детализация полевых наблюдений, развитие новых лабораторных устройств и приспособлений будут способствовать изучению принципов сосуществования.

Литература

- Башенина, Н. В. (1977) *Пути адаптации мышевидных грызунов*. М.: Наука, 355 с.
- Гиренко, Л. Л. (1954) *Сравнительная экология кустарниковой серой и рыжей полевок. Автореферат на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Киев, Институт зоологии имени И. И. Шмальгаузена, 14 с.
- Грингоф, И. Р. (1983) Сравнение характера активности обыкновенной и подземной полевок. В кн.: И. М. Громов (ред.). *Грызуны: Материалы VI Всесоюзного Собрания по грызунам. Ленинград, 25–28 января 1984 г. Тезисы докладов*. Л.: Наука, с. 306–308.
- Загороднюк, И. В. (1988) Таксономический статус и распространение подземных полевок Европейской части СССР (*Microtus*, Cricetidae). В кн.: С. Е. Раменский (ред.). *Грызуны. Материалы VII Всесоюзного Собрания по грызунам. Нальчик, 27 сентября — 1 октября 1988 г. Тезисы докладов. Т. 1*. Свердловск: Уральское отделение академии наук СССР, с. 27–28.
- Загороднюк, И. В. (1992) Географическое распространение и уровни численности *Terricola subterraneus* на территории СССР. *Зоологический журнал*, т. 71, № 2, с. 86–97.
- Корнеев, О. П. (1941) Миші і нориці Київщини. *Труди Зоологического музею Київськ. Державно университету. Т. 1*. Киев, 80 с.
- Кузьмина, И. Е. (1961) Новые данные по экологии подземной полевки (*Microtus subterraneus*). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, т. 66, № 6, с. 33–42.
- Миронов, А. Д. (1986) Пространственная структура поселений подземной полевки. В кн.: Н. Н. Воронцов (ред.). *IV съезд Всесоюзного териологического общества: тезисы докладов, Москва, 27–31 янв. 1986. Т. 1*. М.: б. и., с. 283–284.
- Миронов, А. Д. (2003) *Пространственно-временная организация участков обитания грызунов. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. СПб., СПбГУ, 44 с.
- Миронов, А. Д. (2016) Устройство для изучения когнитивного выбора при преодолении лабиринтовых сред грызунами. В кн.: *Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы III научной конференции, 14–18 апреля 2014 г., г. Черногловка*. М.: Тов-во научных изданий КМК, с. 78.
- Миронов, А. Д., Голубева, О. М. (2005) Фаза активности — элементарная экологическая единица временной структуры в деятельности грызунов. В кн.: В. В. Рожнов (ред.). *Поведение и поведенческая экология млекопитающих: материалы научной конференции (4–8 окт. 2005 г., Черногловка)*. М.: Тов-во научных изданий "КМК", с. 28–30.
- Миронов, А. Д., Голубева, О. М., Чистова, Т. Ю., Данилкина, Л. В. (1999) Экспериментальная экология грызунов. Методика маневренных наблюдений. В кн.: *VI съезд териологического общества: тезисы докладов. Т. 1*. М.: Териологическое общество при Российской академии наук, с. 162.
- Миронов, А. Д., Кожевников, В. С. (1995) Использование территории серыми полемками (*Microtus*, Cricetidae, Rodentia). *Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Серия 3. Биология*, № 1, с. 17–28.
- Новиков, Г. А., Айрапетьянц, А. Э., Пукинский, Ю. Б. и др. (1970) *Звери Ленинградской области. Фауна, экология и практическое значение*. Л.: ЛГУ, 360 с.

- Новиков, Г. А., Петров, О. В. (1953) Экология подземной полевки (*Microtus subterraneus ucrainicus* Vin.) в лесостепных дубравах. *Зоологический журнал*, т. 32, № 1, с. 130–139.
- Петров, О. В. (1950) Некоторые данные о стационарном распределении и вредной деятельности мышевидных грызунов в лесных посадках. *Ученые записки Ленинградского государственного университета. Серия биологических наук*, т. 134, № 25, с. 189–207.
- Петров, О. В. (1963) Питание мышевидных грызунов лесостепных дубрав в лабораторных условиях. *Вопросы экологии и биоценологии*, т. 8, с. 119–174.
- Петров, О. В. (1966) Распространение и особенности территориального размещения европейской земляной полевки в Советском Союзе. В кн.: *Четвертая межвузовская зоогеографическая конференция: тезисы докладов*. Одесса: б. и., с. 210–211.
- Петров, О. В. (1978) О масштабах роющей деятельности рыжей и земляной полевок в участках лесостепной дубравы разного возраста. *Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Серия 3. Биология*, № 9, с. 23–29.
- Пилявский, Б. Р. (1970) Суточная и сезонная активность подземной полевки (*Microtus subterraneus Selys-Longch*) в высокогорье Украинских Карпат. *Вестник зоологии*, № 2, с. 24–27.
- Пилявский, Б. Р. (1976) Питание европейской земляной полевки в высокогорье Советских Карпат. *Вестник зоологии*, № 4, с. 90–92.
- Рудинский, О. М. (1936) До біолгії української підзеної польовки. *Збірник праць Зоологічного музею*, № 16, с. 18–36.
- Рудышин, М. П. (1982) Репродуктивные особенности популяций темной и подземной полевок в основных биогеоценозах Карпат. В кн.: *III съезд всесоюзного териологического общества: тезисы докладов. Т. I*. М.: Наука, с. 280–281.
- Смирнов, П. К. (1962) Некоторые эколого-физиологические особенности европейской земляной полевки. *Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Серия 3. Биология*, № 4, с. 72–85.
- Турянин, И. И. (1969) Об экологии подземной полевки *Microtus (Pitymys) subterraneus subterraneus* de Selys Longch в Украинских Карпатах. В кн.: И. И. Турянин (ред.). *Вопросы охраны природы Карпат*. Ужгород: Карпаты, с. 222–237.
- Чистова, Т. Ю., Миронов, А. Д., Буткевич, О. О. и др. (2008) Суточная активность и бюджет времени китайской полевки (*Lasiopodomys mandarinus* Milne-EDw.) в условиях лабораторного содержания. *Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Серия 3. Биология*, № 4, с. 90–97.
- Шанев, В. Д. (1964) О местах обитания и размножения подземной полевки в Калининской области. *Ученые записки Калининградского государственного педагогического института*, № 31, с. 64–73.
- Шварц, Е. А. (1985) О распространении и биологии европейской подземной полевки на севере ареала. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, т. 90, № 3, с. 25–31.
- Шварц, Е. А., Замолодчиков, Д. Г. (1991) Комбинативная система экологических ниш как способ отражения структуры населения мышевидных грызунов природных экосистем Валдайской возвышенности. *Зоологический журнал*, т. 70, № 4, с. 113–124.
- Gębczyński, M. (1964) Effect of light and temperature on the 24-hour rhythm in *Pitymys subterraneus* (de Sél.-Long.). *Acta Theriologica*, vol. 9, no. 9, pp. 125–137. DOI: 10.4098/AT.arch.64-25
- Piálek, J., Vyskočilová, M., Bímová, B. et al. (2008) Development of unique house mouse resources suitable for evolutionary studies of speciation. *Journal of Heredity*, vol. 99, no. 1, pp. 34–44. DOI: 10.1093/jhered/esm083
- Salvioni, M. (1988) Rythmes d'activité de trois espèces de *Pitymys*: *Pitymys multiplex*, *P. savii*, *P. subterraneus* (Mammalia, Rodentia). *Mammalia*, vol. 52, no. 4, pp. 483–496. DOI: 10.1515/mamm-1988-0404

References

- Bashenina, N. V. (1977) *Puti adaptatsii myshevidnykh gryzunov [Ways of adaptation in Myomorpha rodents]*. Moscow: Nauka Publ., 355 p. (In Russian)

- Chistova, T. Yu., Mironov, A. D., Butkevich, O. O. et al. (2008) Sutochnaya aktivnost' i byudzhet vremeni kitajskoj polevki (*Lasiopodomys mandarinus* Milne-EDw.) v usloviyakh laboratornogo sodержaniya [Daily activity rhythm and time budget of Mandarin vole (*Lasiopodomys mandarinus* Milne-EDw.) in experimental enclosure]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 3. Biologiya — Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, no. 4, pp. 113–120. (In Russian)
- Gębczyński, M. (1964) Effect of light and temperature on the 24-hour rhythm in *Pitymys subterraneus* (de Sél.-Long.). *Acta Theriologica*, vol. 9, no. 9, pp. 125–137. DOI: 10.4098/AT.arch.64-25 (In English)
- Girenko, L. L. (1954) *Sravnitel'naya ekologiya kustarnikovoj seroj i ryzhej polevok* [Comparative ecology of common pine and bank voles]. *Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Kiev, I. I. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine, 14 p. (In Russian)
- Gringof, I. R. (1983) Sravnenie kharaktera aktivnosti obyknovennoj i podzemnoj polevok [Comparison of the activity of common and common pine voles]. In: I. M. Gromov (ed.). *Gryzuny: Materialy VI Vsesojuznogo Soveshchaniya po gryzunam. Leningrad, 25–28 janvarja 1984 g. Tezisy dokladov [Rodents: Materials of the 6th All-Union conference on rodents. Leningrad, 25–28 January 1984. Abstracts]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 306–308. (In Russian)
- Korneev, O. P. (1941) Mishi i noritsi Kiivshhini [Mice and voles of Kiev region]. In: *Trudy Zoologicheskogo muzeju Kiivsk. Derzhavno universitetu* [Proceedings of the Zoological Museum of the Kiev State University]. Vol. 1. Kiev, 80 p. (In Ukrainian)
- Kuz'mina, I. E. (1961) Novye dannye po ekologii podzemnoj polevki (*Microtus subterraneus*) [New data on the ecology of common pine vole (*Microtus subterraneus*)]. *Byullyuten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdelenie biologicheskoe — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, vol. 66, no. 6, pp. 33–42. (In Russian)
- Mironov, A. D. (1986) Prostranstvennaja struktura poselenij podzemnoj polevki [The spatial structure of common pine vole settlements]. In: N. N. Vorontsov (ed.). *IV s'ezd Vsesoyuznogo teriologicheskogo obshchestva: tezisy dokladov, Moskva, 27–31 yanv. 1986* [Proceedings of 4th Congress of the Theriological Society, Moscow, 27–31 January 1986]. Vol. 1. Moscow: s. p., pp. 283–284. (In Russian)
- Mironov, A. D. (2003) *Prostranstvenno-vremennaya organizatsiya uchastkov obitaniya gryzunov* [Spatio-temporal organization of rodent habitat areas]. *Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Saint Petersburg, Saint Petersburg State University, 44 p. (In Russian)
- Mironov, A. D. (2016) Ustrojstvo dlya izuchenija kognitivnogo vybora pri preodolenii labirintovykh sred gryzunami [A device for studying cognitive choice in overcoming labyrinthine environments by rodents]. In: *Povedenie i povedencheskaja ekologiya mlekopitajushchikh. Materialy III nauchnoj konferentsii, 14–18 aprelja 2014 g., g. Chernogolovka* [Behavior and behavioral ecology of mammals. Proceedings of 3rd scientific conference, 14–18 April 2014, Chernogolovka]. Moscow: Scientific Press KMK, p. 78. (In Russian)
- Mironov, A. D., Golubeva, O. M. (2005) Faza aktivnosti — elementarnaya ekologicheskaya edinitsa vremennoj struktury v deyatelnosti gryzunov [The phase of activity is an elementary ecological unit of the temporal structure in the activity of rodents]. In: V. V. Rozhnov (ed.). *Povedenie i povedencheskaja ekologiya mlekopitajushchikh: materialy nauchnoj konferentsii (4–8 okt. 2005 g., Chernogolovka)* [Behavior and behavioral ecology of mammals. Proceedings of scientific conference (4–8 October 2014, Chernogolovka)]. Moscow: Scientific Press KMK, pp. 28–30. (In Russian)
- Mironov, A. D., Golubeva, O. M., Chistova, T. Yu., Danilkina, L. V. (1999) Eksperimental'naya ekologiya gryzunov. Metodika manezhnykh nablyudenij [Experimental ecology of rodents. Manege observation technique]. In: *VI s'ezd teriologicheskogo obshchestva: tezisy dokladov* [Proceedings of abstracts of 6th congress of theriological society]. Vol. 1. Moscow: Teryological Society RAS Publ., pp. 162. (In Russian)
- Mironov, A. D., Kozhevnikov, V. S. (1995) Ispol'zovanie territorii serymi polevkami (*Microtus*, *Cricetidae*, *Rodentia*) [Using the territory by common field voles (*Microtus*, *Cricetidae*, *Rodentia*)]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 3. Biologiya — Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, no. 1, pp. 17–28. (In Russian)
- Novikov, G. A., Ajrapet'yants, A. E., Pukinskij, Yu. B. et al. (1970) *Zveri Leningradskoj oblasti. Fauna, ekologija i prakticheskoe znachenie* [Animals of Leningrad Region. Fauna, ecology and practical value]. Leningrad: Leningrad State University, 360 p. (In Russian)
- Novikov, G. A., Petrov, O. V. (1953) Ekologija podzemnoj polevki (*Microtus subterraneus ucrainicus* Vin.) v lesostepnykh dubravakh [Ecology of the common pine vole (*Microtus subterraneus ucrainicus* Vin.) in forest-steppe oak forests]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 32, no. 1, pp. 130–139. (In Russian)

- Petrov, O. V. (1950) Nekotorye dannye o statsionarnom raspredelenii i vrednoj dejatel'nosti myshevidnykh gryzunov v lesnykh posadkakh [Some data on the stationary distribution and harmful activity of *Myomorpha* rodents in forest plantations]. *Uchenye zapiski Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya biologicheskikh nauk*, vol. 134, no. 25, pp. 189–207. (In Russian)
- Petrov, O. V. (1963) Pitaniye myshevidnykh gryzunov lesostepnykh dubrav v laboratornykh usloviyakh [Nutrition of *Myomorpha* rodents of forest-steppe oak forests in laboratory conditions]. *Voprosy ekologii i biotsenologii — Problems of Ecology and Biocenology*, vol. 8, pp. 119–174. (In Russian)
- Petrov, O. V. (1966) Rasprostraneniye i osobennosti territorial'nogo razmeshcheniya evropejskoj zemljanoj polevki v Sovetskom Soyuze [Distribution and features of the territorial distribution of the common pine vole in the Soviet Union]. In: *Chetvertaja mezhvuzovskaja zoogeograficheskaya konferentsiya: tezisy dokladov [Fourth interuniversity zoogeographic conference: Abstracts of reports]*. Odessa: s. n., pp. 210–211. (In Russian)
- Petrov, O. V. (1978) O masshtabakh royushchej deyatel'nosti ryzhej i zemljanoj polevok v uchastkakh lesostepnoj dubravy raznogo vozrasta [On the extent of burrowing activity of bank and common pine voles in forest-steppe oak forests of different ages]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 3. Biologiya — Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, no. 9, pp. 23–29. (In Russian)
- Piálek, J., Vyskočilová, M., Bímová, B. et al. (2008) Development of unique house mouse resources suitable for evolutionary studies of speciation. *Journal of Heredity*, vol. 99, no. 1, pp. 34–44. DOI: 10.1093/jhered/esm083 (In English)
- Pilyavsky, B. R. (1976) Pitaniye evropejskoj zemljanoj polevki v vysokogor'e Sovetskikh Karpat [Food of the common pine vole in the highlands of the Soviet Carpathians]. *Vestnik zoologii*, no. 4, pp. 90–92. (In Russian)
- Rudinsky, O. M. (1936) Do biologii ukrain'skoi pidzenoi pol'ovki [On the biology of the common pine vole in Ukraine]. In: *Zbirnik prats' Zooloogicheskogo muzeyu — Proceedings of the Zoological Museum*, no. 16, pp. 18–36. (In Ukrainian)
- Rudyshin, M. P. (1982) Reproduktyvnye osobennosti populyatsij temnoj i podzemnoj polevok v osnovnykh biogeotsenozakh Karpat [Reproductive features of the populations of short-tailed and common pine voles in the main biogeocenoses of the Carpathians]. In: *III s'ezd vsesoyuznogo teriologicheskogo obshchestva: tezisy dokladov [3rd Congress of the All-Union theriological society: Abstracts of reports]*. Vol. I. Moscow: Nauka Publ., pp. 280–281. (In Russian)
- Salvioni, M. (1988) Rythmes d'activité de trois espèces de *Pitymys*: *Pitymys multiplex*, *P. savii*, *P. subterraneus* (Mammalia, Rodentia). *Mammalia*, vol. 52, no. 4, pp. 483–496. DOI: 10.1515/mamm-1988-0404 (In French)
- Shanev, V. D. (1964) O mestakh obitaniya i razmnozheniya podzemnoj polevki v Kalininskoj oblasti [On the habitats and breeding of the common pine vole in Kalinin region]. *Uchenye zapiski Kaliningradskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta*, no. 31, pp. 64–73. (In Russian)
- Shvarts, E. A. (1985) O rasprostraneni i biologii evropejskoj podzemnoj polevki na severe areala [On the distribution and biology of the common pine vole in the north of the range]. *Byullyuten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdeleniye biologicheskoe — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, vol. 90, no. 3, pp. 25–31. (In Russian)
- Shvarts, E. A., Zamolodchikov, D. G. (1991) Kombinativnaya sistema ekologicheskikh nish kak sposob otrazheniya struktury naseleniya myshevidnykh gryzunov prirodnykh ekosistem Valdajskoj vozvyshehnosti [A combinative system of ecological niches as a way of the population structure reflecting of *Myomorpha* rodents of the natural ecosystems of Valdai Upland]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 70, no. 4, pp. 113–124. (In Russian)
- Smirnov, P. K. (1962) Nekotorye ekologo-fiziologicheskie osobennosti evropejskoj zemljanoj polevki [Some ecological and physiological features of the common pine vole]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 3. Biologiya — Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, no. 4, pp. 72–85. (In Russian)
- Turyanin, I. I. (1969) Ob ekologii podzemnoj polevki *Microtus (Pitymys) subterraneus subterraneus* de Selys Longch v Ukrainiskikh Karpatakh [On the ecology of the common pine vole *Microtus (Pitymys) subterraneus subterraneus* de Selys Longch in the Ukrainian Carpathians]. In: I. I. Turyanin (ed.). *Voprosy okhrany prirody Karpat [Carpathian nature conservation issues]*. Uzhgorod: Carpathians Publ., pp. 222–237. (In Russian)

- Zagorodnyuk, I. V. (1988) Taksonomicheskij status i rasprostranenie podzemnykh polevok Evropejskoj chasti SSSR (Microtus, Cricetidae) [Taxonomic status and distribution of common pine voles in the European part of the USSR (Microtus, Cricetidae). Rodents]. In: S. E. Ramenskij (ed.). *Gryzuny. Materialy VII Vsesoyuznogo Soveshchaniya po gryzunam. Nal'chik, 27 sentyabrya — 1 oktyabrya 1988 g. Tezisy dokladov [Rodents. Proceedings of the 7th All-Union Conference on rodents. Nalchik, 27 September — 1 October 1988. Abstracts]. Vol. 1. Sverdlovsk: Ural Branch of USSR Academy of Sciences, pp. 27–28. (In Russian)*
- Zagorodnyuk, I. V. (1992) Geograficheskoe rasprostranenie i urovni chislennosti *Terricola subterraneus* na territorii SSSR [Geographic distribution and levels of abundance of *Terricola subterraneus* on the USSR territory]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 71, no. 2, pp. 86–97. (In Russian)

Для цитирования: Миронов, А. Д. (2020) Пространственная организация поселений подземной полевки (*Microtus subterraneus* Selys-Longchamps, 1836). *Амурский зоологический журнал*, т. XII, № 4, с. 460–476. DOI: 10.33910/2686-9519-2020-12-4-460-476

Получена 25 мая 2020; прошла рецензирование 16 ноября 2020; принята 20 ноября 2020.

For citation: Mironov, A. D. (2020) Spatial organization of common pine vole (*Microtus subterraneus* Selys-Longchamps, 1836) colonies. *Amurian Zoological Journal*, vol. XII, no. 4, pp. 460–476. DOI: 10.33910/2686-9519-2020-12-4-460-476

Received 25 May 2020; reviewed 16 November 2020; accepted 20 November 2020.