

## К ИЗУЧЕНИЮ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ТЕМНОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS (AGRICOLA) AGRESTIS* L.) НА ТАЕЖНОМ СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

© 2025 Э. В. Ивантер\*

Карельский научный центр РАН, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,  
185935 Россия

Петрозаводский государственный университет, просп. Ленина, 33

Петрозаводск, 185910 Россия

\*e-mail: ivanter@petrsu.ru

Поступила в редакцию 09.11.2024

После доработки 12.01.2025

Принято к публикации 22.03.2025

Специальные исследования проводились на территории Приладожского териологического стационара (дер. Каркку, Питкярантский р-н Карелии) в 1986–1997 гг. и были дополнены данными, полученными в процессе периодических выездов на стационар в 1998–2020 гг. С помощью мечения и отлова живоловками прослежены территориальные отношения 376 темных полевков, общее число повторных поимок которых составило 1753. Установлено, что взрослые зверьки этого вида нередко образуют в процессе жизни подобие микроколоний и живут небольшими семейными группировками, в которые входит 2–3 выводка одной пары зверьков. Такие выводки селятся в жилищах, расположенных близко одно к другому на площади 10–20 м<sup>2</sup>. Тем не менее для северной периферии ареала установлены характерные различия пространственных группировок определенных возрастных и половых групп. Взрослые (зимовавшие) самки придерживаются в основном определенных индивидуальных участков средней площадью 880 м<sup>2</sup> с колебаниями от 102 до 1843 м<sup>2</sup>. Самцы, хотя и подвижнее самок, если и имеют замкнутые участки, то по площади участков обычно уступают самкам и, как правило, участки самцов частично перекрывают соседние с ними индивидуальные участки других самцов. Территориальное поведение прибылых полевков неоднородно и зависит от их участия в репродукции. Размножающиеся молодые имеют относительно небольшие участки, а не размножающиеся особи отличаются высокой подвижностью и не придерживаются определенной территории.

*Ключевые слова:* площадь участка, перемещения, территориальное поведение, границы, оседлость, двигательная активность

DOI: 10.31857/S0044513425070112, EDN: bkijgk

Изучение территориальной структуры популяций темной полевки, при всем том, что это один из самых широко распространенных и многочисленных представителей мелких лесных грызунов Евразии, началось сравнительно недавно и долгие годы ограничивалось 4-летними (1967–1970) исследованиями финских зоологов, проведенными с использованием стандартной методики мечения и повторных отловов (Viitala, 1977).

Лишь совсем недавно появился ряд более частых, но также исключительно зарубежных публикаций, в которых были уточнены принципы использования территории темной полевкой. Прежде

всего это заслуживающая особого внимания работа Матиаса с соавторами (Mathias et al., 2017) с обзором исследований размеров участков обитания вида, их зависимости от местообитания и плотности популяции, а также особенностей социальных взаимодействий зверьков разного пола. Среди этих исследований особняком стоят статья польского териолога Боровского (Borowski, 2003) и его же статья в соавторстве с Овадовской (Borowski, Owadowska, 2010), в которых, в частности, впервые убедительно показано, что участки обитания самцов изученного вида больше и разнообразнее, чем у самок, и размеры участков коррелируют с массой

тела: самцы с большей массой имеют и большие по размерам участки обитания. При этом у самцов участки обитания практически полностью изолированы и лишь частично (менее чем на 20%) перекрываются с участками обитания других самцов.

В целом число самцов на площадке мечения в 3.5 раза превышало число самок. Эти показатели с отмеченной выше корреляцией указывают на конкуренцию между самцами и территориальность самок.

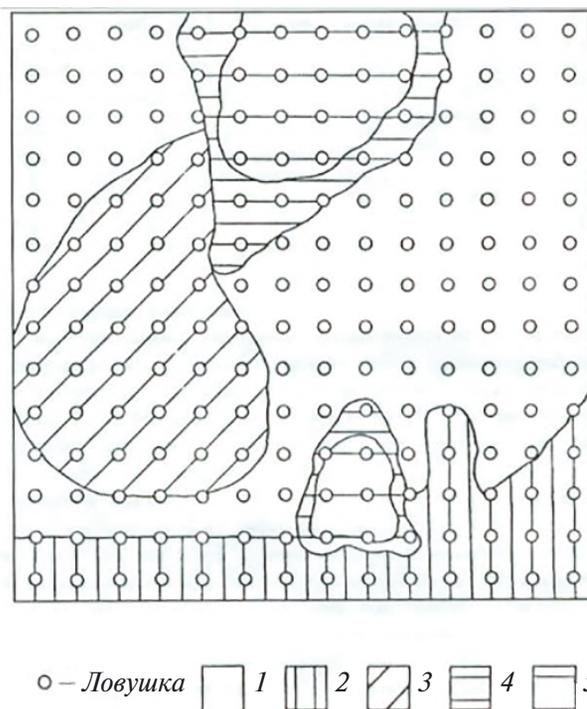
Весомый вклад в изучение территориальности темной полевки внесли три опубликованные позднее работы финских зоологов (Loughran, 2007; Riotte-Lambert et al., 2012). В первой из них радиослежение показало, что у кормящих самок темных полевок маленькие участки обитания с интенсивно используемой центральной частью (“ядрами”), а у беременных самок – самые большие. При этом не было обнаружено существенных различий в размерах участков обитания и их “ядер” в течение сезона размножения и при сравнении размеров участков в разные годы и с разной плотностью популяции. Территориальными самки были выявлены только во время лактации, в течение которой “ядра” участков были небольшими.

Во второй статье территориальность исследовали у самцов, причем были получены достаточно близкие результаты: значительных изменений в размере их участков обитания в течение сезона размножения или между годами наблюдений не было выявлено. По годам вне сезона размножения они обнаруживались лишь в “ядрах”, в ходе размножения наблюдалось увеличение исключительно “ядер”, что совпадало с возрастанием расстояния до ближайших соседей.

Наши наблюдения призваны в известной мере дополнить, конкретизировать и скорректировать эти исследования, но главное – они явились первым опытом проведенного в нашей стране изучения пространственной структуры населения темной полевки.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основные исследования и сбор материала проводились в 1986–1997 гг. в период наиболее интенсивной работы Приладожского териологического стационара, расположенного на северо-восточном побережье Ладожского озера (дер. Карку, Питкярантский р-н Карелии). В дальнейшем (1998–1920 гг.) они дополнялись в процессе периодических выездов на стационар. Обследовались главным образом вторичные и частично коренные хвойные леса. Материал в основном получен на участке № 4, расположенном на берегах лесного оз. Куркунлампи (рис. 1). Мозаичный



**Рис. 1.** Схема площадки животолова № 4: 1 – смешанный лес, 2 – таволожник, 3 – березняк папоротниковый, 4 – ельник кисличный, 5 – ельник беспокровный.

растительный покров здесь представлен четырьмя лесными ассоциациями: ельником-кисличником с прогалинами; смешанным лесом с преобладанием лиственных пород (березы, черемухи, рябины) и разнотравным напочвенным покровом; березняком папоротниковым и зарослями таволги вязолистной с примесью малины и крапивы. Часть территории занимает перестойный ельник с большим количеством бурелома и папоротником, малиной и кислицей в напочвенном покрове.

Площадки мечения квадратной формы занимали 1 га (1986, 1987), 1.96 га (1988–1990 и 1993 годы), а в дальнейшем 2.25 га. В разные годы были задействованы от 1 до 3 площадок, размер которых был выбран согласно рекомендациям по снижению роли краевого эффекта (Bondrup-Nielsen, 1983).

Для отлова зверьков использовали пружинные сторожковые живоловки со стандартной приманкой из корки ржаного хлеба, смоченной подсолнечным маслом. Ловушки, в соответствии с принятыми правилами (Никитина, 1972; Карасева и др., 2008), расставляли по квадратной сетке с расстоянием между ними 10 м и проверяли их через каждые 2 ч в светлое время суток. На ночь отлов прекращали. При такой расстановке ловушек на площадке выявляли те из них, в которые

попадало конкретное животное, а крайние точки расположения этих ловушек соединяли плавной округленной линией (Карасева и др., 2008) и методом Стикеля (Stickel, 1954) определяли минимальную площадь измеряемого индивидуального участка. Пойманных зверьков метили отрезанием крайних фаланг пальцев (Наумов, 1951). При поимке регистрировали номер зверька, взвешивали его на аптекарских весах, определяли пол, возраст, признаки размножения, фиксировали дату, время и место отлова. Выделяли три стандартные возрастные группы – взрослые (зимовавшие) и прибылые раннего весенне-летнего и позднего, летне-осеннего рождения. Возраст половозрелых зверьков оценивали по размеру тела и стертости волосяного покрова на ушах и лапах, а принадлежность прибылых к весенне-летним или летне-осенним генерациям – по весу зверька и времени его появления на площадке мечения.

Отлов проводили в июне–сентябре в сухую погоду; при дожде, непогоде или резком похолодании отлов прекращали, чтобы избежать гибели зверьков.

Всего было помечено 376 темных полевок с общим числом их поимок – 1753. При вычерчивании индивидуальных участков и определении их площади использовали так называемый пограничный метод (Burt, 1943; Evans, Holdenreid, 1943; Stickel, 1954) и рекомендации Карасевой с соавторами (Карасева и др., 2008). При этом, согласно Барту, не учитывали одиночные поимки зверьков, не связанные с их участками, а также поимки расселяющихся особей, диффузно разбросанных по площадке мечения (одиночные поимки полевок, одновременно отмеченных на площадке).

Наконец, для анализа общей динамики численности зверьков в регионе использованы результаты их учетов линиями ловушек (капканчиков Геро) и ловчими канавками (Ивантер, 1975, 2018). Давилки устанавливали с интервалом 4 м, по 25 шт. в каждой линии, равномерно распределяя их по всем обследуемым биотопам, продолжительность действия каждой давилки 2–4 сут. За показатель обилия принимали число зверьков, добытых за сутки работы 100 ловушек (на 100 ловушко-суток). Учет и отлов канавками проводили с помощью 30-метровых траншей. В каждой траншее располагали три металлических конуса, врытых в почву таким образом, чтобы верхний край их находился вровень с дном канавки. Показатель численности – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 канавко-суток).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Число помеченных темных полевок на площадках стационара существенно изменялось по годам

**Таблица 1.** Общие результаты мечения темных полевок в Карельском Приладожье

Год	Помечено особей	Число поимок
1986	35	132
1987	9	43
1988	24	52
1989	79	168
1990	39	354
1993	12	26
1994	24	158
1995	17	85
1996	13	36
1997	20	68
2005	16	38
2010	40	280
2012	34	220
2018	14	93
Всего	376	1753

от 9 и 12 (1987 и 1993 гг.) до 79 (1989, 2010) (табл. 1). В общем это соответствовало и ходу динамики численности вида в Северо-Восточном Приладожье, да и по всей Карелии – численность поднималась до максимума в 1973, 1986 и 2009 гг. и опускалась до минимума в 1977, 1979, 1988 и 1994 гг. (табл. 2; Ивантер, 2018).

Согласно проведенным исследованиям, для изученной популяции темной полевки характерна типичная для данного вида система пространственной организации и прежде всего достаточно строгая дифференциация особей, зависящая от возраста и участия в размножении. Так, взрослые (зимовавшие) самки ведут обычно строго оседлый образ жизни в пределах изолированных индивидуальных участков и весьма консервативны в этом отношении (рис. 2). Выходы за пределы этих участков наблюдаются достаточно редко и на относительно небольшие расстояния (от 15 до 80 м), причем зверьки быстро возвращаются назад (рис. 3). Тем не менее зарегистрированы и случаи, когда взрослые самки за сезон размножения неоднократно перемещаются с одного участка на другой, последовательно меняя их по мере рождения каждого нового выводка. Таким образом, каждая взрослая самка за период репродукции может занять несколько гнездовых территорий, удаленных друг от друга, как правило, не более чем на 100 м. Но все же обычно взрослые самки все свои выводки рожают и выкармливают в пределах одного и того же индивидуального участка, размещая его вокруг постоянной выводковой норы с расположенными по периферии несколькими временными, не занятыми выводком, убежищами.

**Таблица 2.** Относительная численность и плотность населения темной полевки в Приладожье по результатам учетов давилками и канавками и на площадках мечения

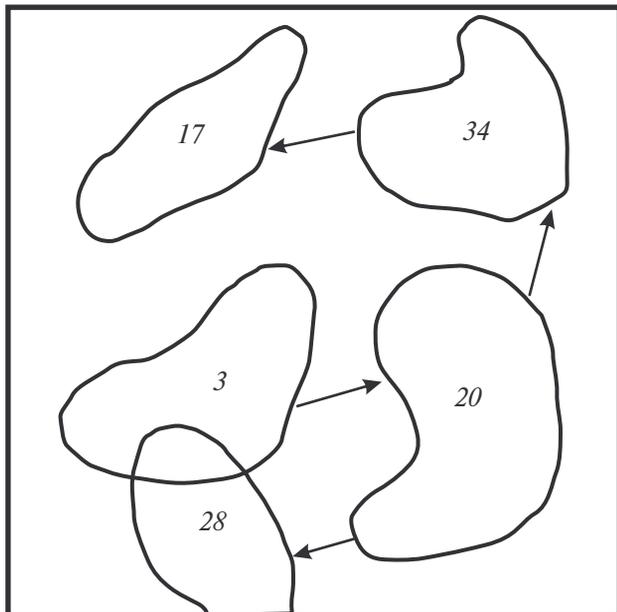
Год	Число особей, отмеченных на площадке, экз./га				Относительная численность по результатам учетов ловушками и канавками	
	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	экз. на 100 лов./сут	экз. на 10 кан./сут
1986	2	18.6	15.5	6.2	5.5	4.4
1987	—	—	4.4	3.8	0.3	0.3
1988	—	5.3	—	—	—	—
1989	—	21.5	27.0	42.6	2.8	7.4
1990	—	10.7	12.5	—	0.5	1.4
1991	—	6.3	5.5	—	0.3	1.0
1992	—	—	—	—	—	—
1993	—	2.4	—	—	0.2	0.3
1994	2.4	5.3	3.5	—	0.5	2.7
1995	1	4.0	1.5	2.2	1.4	—
1996	—	4.7	2.2	2.9	0.8	4.0
1997	1	6.2	5.1	2.9	2.5	4.4
2005	3	5.5	10.7	10.0	1.5	2.0
2010	—	10.0	26.6	14.5	3.3	1.5
2018	—	23.0	44.5	—	4.6	7.4

Участки (по расположению и размерам) обитания взрослых (зимовавших) самцов (рис. 2А) отличаются гораздо меньшим постоянством. При этом, согласно данным Громова (2008), одним из основных факторов формирования соответствующей пространственной организации этого вида может служить ярко

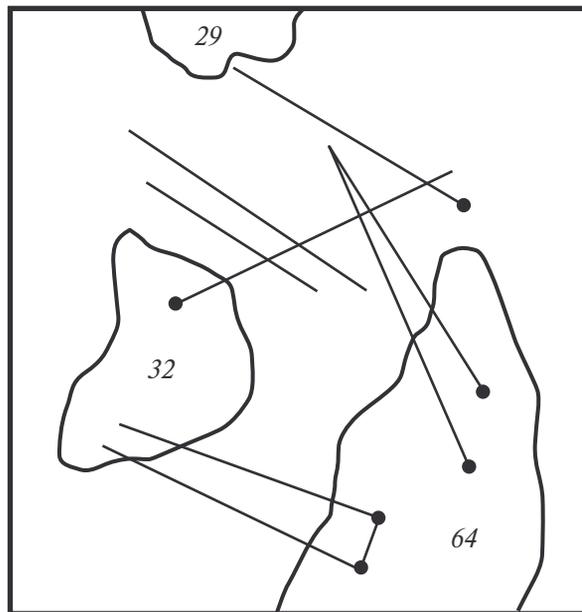
выраженная агрессивность особей одного пола друг к другу. В этих условиях участки самок могут быть существенно разобщены, а самцы, когда их партнерши готовы к спариванию, бросают свои участки и активно перемещаются, зона их активности в этот период перекрывает участки нескольких самок.



**Рис. 2.** Индивидуальные участки – ловушки взрослых самцов (А) и самок (Б) темной полевки на площадке мечения в год высокой численности (1986).



**Рис. 3.** Индивидуальные участки зимовавших самок на основной площадке мечения № 4 в год высокой численности (1986). Стрелками показано посещение зверьками соседних участков.



**Рис. 4.** Перемещения сеголеток, впервые отмеченных на площадке мечения в июне (№ 29), июле (№ 32) и августе (№ 64) в год высокой численности (1986). Приведены номера участков.

Пространственное же размещение молодых темных полевков в целом характеризуется крайней неоднородностью. Это объясняется принадлежностью их представителей к разным возрастно-половым группам с неодинаковыми сроками полового созревания и участием в размножении. Появившиеся на свет весной и в начале лета зверьки, отличающиеся высокой скоростью роста и ранним половым созреванием, дружно вступают в размножение, приносят за лето один-два выводка, но уже к осени быстро стареют и к зиме полностью исчезают с площадок, уступая место сеголеткам

поздних генераций (Ивантер, Леонтьев, 2013). При этом возрастные и половые соотношения пойманных на площадках зверьков (табл. 3) в общем соответствовали показателям, характерным для всей территории региона (Ивантер, 2018).

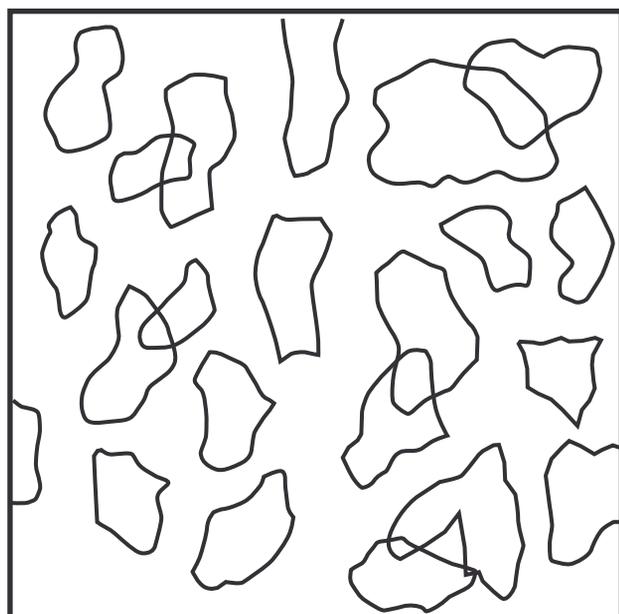
Соответственно, размножающиеся в год рождения представители весенне-летних генераций образуют достаточно упорядоченное и относительно стабильное население со сравнительно небольшими по размерам, но ясно очерченными индивидуальными участками. Меняется население и по мере

**Таблица 3.** Половой и возрастной состав популяции темной полевки на площадках мечения (в годы подъема численности)

Год	Месяц отлова	Число поимок						Итого
		Самцы			Самки			
		перезимовавшие	сеголетки	всего	перезимовавшие	сеголетки	всего	
1986	Июнь	12	5	17	8	3	11	28
	Июль	13	9	22	5	4	9	31
	Август	3	10	13	9	8	17	30
1990	Июль	40	29	69	32	15	47	116
	Август	21	38	59	24	28	52	111
2010	Июль	20	15	35	18	14	32	67
	август	25	30	55	20	17	37	92
2018	Август	16	10	26	14	12	26	52
	Сентябрь	4	13	17	6	18	24	41

**Таблица 4.** Характеристика индивидуальных участков темных полевок разного пола и возраста

Год	Пол	Возраст	n	Площадь участка, м <sup>2</sup>	
				Пределы	Среднее (M±m)
1990	Самцы	Зимовавшие	28	150–980	406.5 ± 34.6
		Сеголетки	31	175–1350	398.0 ± 33.6
	Самки	Зимовавшие	30	310–1050	760.5 ± 63.0
		Сеголетки	21	170–1090	435.0 ± 21.3
1993	Самцы	Зимовавшие	9	390–600	485.0 ± 35.3
		Сеголетки	12	334–925	560.0 ± 66.4
1994	Самцы	Зимовавшие	43	450–2250	1037.0 ± 51.4
		Сеголетки	23	1050–2400	1450.0 ± 81.7
	Самки	Зимовавшие	38	1370–2184.3	1843.0 ± 117.0
		Сеголетки	29	650–2175	1345.0 ± 18.5
1995	Самцы	Зимовавшие	15	660–1280	960.0 ± 23.6
		Сеголетки	11	600–750	720.0 ± 17.6
	Самки	Зимовавшие	18	1000–2100	1100.0 ± 117.6
		Сеголетки	36	150–345	243.4 ± 22.1
1996	Самцы	Зимовавшие	22	450–1675	1015.0 ± 30.3
		Сеголетки	16	150–337	1120.0 ± 105.3
	Самки	Зимовавшие	7	300–600	450.0 ± 67.0
		Сеголетки	9	180–460	373.0 ± 72.6
2018	Самцы	Зимовавшие	19	400–1350	945.0 ± 77.1
		Сеголетки	23	300–600	450.0 ± 72.0
	Самки	Зимовавшие	27	450–1975	1225.0 ± 65.3
		Сеголетки	13	300–1560	780.0 ± 11.2



**Рис. 5.** Индивидуальные участки сеголеток в год высокой численности (2008 г.).

размножения зверьков. Молодые особи, появившись на площадках в поисках мест закрепления, в начале приобретают участки обитания, причем одни особи в течение лета незначительно изменяют размер, конфигурацию и местоположение своего участка, а другие быстро исчезают с площадки и до конца лета повторно в ловушки не попадают (рис. 4).

Следует отметить, что в течение всего летне-осеннего периода население темных полевок несколько меняется. Правда, более существенные различия отмечены только между июлем и августом и обусловлены они в основном вымиранием зимовавших особей. Доля же впервые отловленных особей постепенно снижается, достигая минимума в сентябре–октябре. Молодые особи в поисках свободной территории активно перемещаются, в основном за счет именно этой категории зверьков, и происходит заселение соответствующих местообитаний, например вырубков, перелесков и сельскохозяйственного ландшафта.

Таким образом, к концу лета, в ходе постепенного заселения территории все подходящие для темной полевки биотопы оказываются занятыми ее индивидуальными участками. Причем средняя площадь их в разные годы различалась более чем

в 7.5 раза (табл. 4). Широкое использование индивидуального мечения зверьков позволило выявить характерные, в основном связанные с динамикой плотности популяции изменения процесса формирования участков обитания, существенно различающихся у разных половозрастных групп темных полевков. Причем в годы подъемов численности максимально полное заселение происходит, как правило, раньше, обычно в июле, а в годы депрессий — в конце августа. При этом в годы подъемов численности популяции соотношение на площадках мечения между зимовавшими, размножающимися и не размножающимися молодыми полевками в течение времени существенно меняется и в итоге уже к середине лета участками сеголеток заполняется практически вся площадка (рис. 5).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно проведенным исследованиям, в карельском Восточном Приладожье в условиях северной периферии ареала пространственная организация популяции темной полевки оказалась близка к характерной для вида в целом (Mathias et al., 2017). Тем не менее эта организация отличается несколько большей неупорядоченностью территориальных отношений, меньшей их устойчивостью, более высокой мобильностью и подвижностью особей и общей повышенной стохастичностью их пространственных отношений. Основные причины этого кроются в характерной для таежного Севера крайней экологической нестабильности среды, которая определяет относительно невысокую общую численность особей и обострение популяционно-экологических отношений, механизмы которых во многом обуславливают и специфику популяционной организации вида.

При этом основу территориальной структуры населения темной полевки, как и большинства других видов лесных мышевидных грызунов Приладожья (Ивантер и др., 2018), составляют индивидуальные участки обитания взрослых перезимовавших самок, проявляющих чрезвычайно высокую степень оседлости. Они постоянно живут в пределах изолированных индивидуальных участков и весьма консервативны в этом отношении. Пространственная структура населения самцов отличается и большим постоянством, и значительно меньшей разобщенностью индивидуальных участков, которые расположены, как правило, гораздо ближе друг к другу, чем участки самок (рис. 2А). В этих условиях самцы постоянно перемещаются между участками самок, переходя от одной к другой по мере готовности их к спариванию.

Молодые же особи располагаются по территории группами, и каждая группа занимает один

общий участок обитания. При этом молодые самки по мере взросления обособляются на индивидуальных гнездовых участках. Наступление половой зрелости у них не задерживается даже при увеличении плотности популяции, и самки-сеголетки через несколько недель после наступления половой зрелости и спаривания с самцами занимают полностью обособленные территории. При отсутствии возможности найти свободное место вблизи материнского участка половозрелые самки мигрируют в поисках незанятой территории.

Что касается размеров индивидуальных участков, то если не учитывать половых различий, каждая взрослая особь темных полевков занимает в наших условиях территорию в среднем 940 м<sup>2</sup>. В начале лета (до середины июля) площадь минимальна и едва достигает 400 м<sup>2</sup>, а затем увеличивается, возрастая до 1100 м<sup>2</sup> и даже более. Полученные оценки свидетельствуют о том, что индивидуальные участки самцов в целом большего размера, чем у самок.

В наших условиях для перезимовавших самцов темной полевки, как, впрочем, и для рыжих полевков обоего пола (Ивантер, 1975; Ивантер и др., 2018), характерно сложное поведение: одни особи ведут кочевой образ жизни, другие занимают определенный, хотя и большой индивидуальный участок. Поимки самцов происходят в основном на участках обитания самок. Самцы и самки могут попадать в одни и те же живоловки, причем доля таких совместно посещаемых ловушек составляет 32–45%. В Карелии, вблизи северных границ распространения, для населения самцов темной полевки не характерна иерархическая социальная структура, которая многократно отмечалась по всему ареалу у рыжей полевки (Bujalska, Saitoh, 2000; Кошкина и др., 1972; Жигарев, 2005). Точно так же и случаи агрегаций с перекрытием индивидуальных участков, весьма характерные для темных полевков южной Финляндии (Kalela, 1957; Myllymäki, 1977; Viitala, 1977), на нашей территории встречаются крайне редко — у размножающихся взрослых самок, да и то лишь в условиях резких подъемов численности.

Проведенные наблюдения позволили проследить и закономерные сезонные изменения территориальной структуры популяции темной полевки. В конце весны — начале лета участки зимовавших самок могли соприкасаться своими границами, но не перекрывались. Самцы же перемещались по всей территории, в том числе и за пределами площадок мечения, и беспорядочно спаривались с встречающимися самками. В разгар лета, по мере того как происходили массовое включение половозрелых сеголетков в репродукционный процесс и частичное вытеснение ими зимовавших

зверьков, пространственная упорядоченность их населения нарушалась, их существовавшие в начале лета группировки постепенно распались, а сами зверьки начинали покидать площадки мечения. Оставшиеся самцы заняли слабо перекрывающиеся участки обитания, и их взаимодействия приобрели достаточно высокую степень агрессивности, сопровождающуюся обособлением и охраной индивидуальных участков. В конце лета в пределах площадок все еще находились отдельные их группировки, к осени же они полностью сливались, тогда как у финских темных полевков обособленность участков самцов сохраняется иногда чуть ли не до зимы (Mullumäki, 1977).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, территориальная организация изученной популяции темной полевки, обитающей на северо-западной периферии ареала, характеризуется высокой изменчивостью и неустойчивостью, что типично для всех ее половых и возрастных групп. В частности, у зверьков, относящихся ко всем этим группам, наблюдается заметное сокращение размеров индивидуальных участков и перекрывание этих участков возникает чаще. Размножающиеся самки в течение всего бесснежного сезона неизменно территориальны и в основном сохраняют свой неизменный участок обитания, по крайней мере большую его часть, расширяя или сужая только периферическую зону. У самок участки обитания четко обособлены, а у самцов перекрываются между собой, если только самцы не ведут кочевой образ жизни. Каждый самец в период размножения, как правило, перемещается между участками двух-трех самок. При этом самцы могут перемещаться на достаточно большие расстояния, тогда как самки более оседлы и преодолевают не более двух-трех десятков метров.

В целом же полученные нами данные позволяют представить изученную популяцию темной полевки как сложную динамическую систему совместного существования особей различных половых и возрастных групп с неоднозначным пространственным статусом и способностью изменять свои территориальные отношения соответственно весьма изменчивым северным условиям.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проводилась в плане выполнения Государственного задания Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей, а по отношению к животным применялся гуманный метод СМР “поймки — мечения — повторный отлов”, после чего их вновь выпускали в природную среду.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 581 с.
- Жигарев И.А., 2005. Локальная плотность и индивидуальные участки рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в условиях южного Подмосковья // Зоологический журнал. Т. 84. Вып. 6. С. 719–727.
- Ивантер Э.В., 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.
- Ивантер Э.В., 2018. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Товарищество научных изданий КМК. 760 с.
- Ивантер Э.В., Леонтьев И.А., 2013. К изучению размножения и экологической структуры популяции темной полевки в Карелии // Труды КарНЦ РАН. № 6. С. 116–125.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М., Якимова А.Е., 2018. О пространственной организации населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Laxm.) // Зоологический журнал. Т. 97. № 12. С. 1531–1543.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Издательство ЛКИ. 416 с.
- Кошкина Т.В., Окулова Н.М., Аристова В.А., 1972. Территориальные отношения у грызунов и их роль в регуляции численности населения // Труды Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 48. С. 215–237.
- Наумов Н.П., 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М. Вып. 4. С. 3–21.
- Никитина Н.А., 1972. О размерах индивидуальных участков грызунов фауны СССР // Зоологический журнал. Т. 51. Вып. 1. С. 119–126.
- Bondrup-Nielsen S., 1983. Density estimation as a function of livetrapping grid home range // Canadian Journal of Zoology. V. 61. № 10. P. 2361–2365.
- Borowski Z., 2003. Habitat selection and home range size of field voles *Microtus agrestis* in Slowinski National Park. Poland // Acta Theriol. V. 48. № 14. P. 247–270.

- Borowski Z., Owadowska E.*, 2010. Field vole (*Microtus agrestis*). Seasonal spacing behavior the effect of predations risk by mustelids // *Naturwissenschaften*. V. 97. № 5. P. 487–493.
- Bujalska G., Saitoh T.*, 2000. Territoriality and its consequences // *Polish. Ecol.* 48. Suppl. P. 37–49.
- Burt W.H.*, 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // *J. Mammal.* V. 24. P. 346–352.
- Kalela O.*, 1957. Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) // *Annales Academiae Scientiarum Fennica. Ser. A.* V. 4. P. 7–60.
- Loughran U.F.*, 2007. Social organization of the male field vole (*Microtus agrestis*) a case of transient territoriality? // *Annales Zoologici Fennici*. V. 44. № 2. P. 97–106.
- Mathias M.L., Blake H.M., Ramalhinho M.G., Jaarola M.*, 2017. *Microtus agrestis* (Rodentia: Cricetidae) // *Mammalian species*. 49 (944). Campe Grande. Portugal de Lisboa. P. 23–39.
- Myllymäki A.*, 1977. Intraspecific competition and home range dynamics in the field vole // *Oikos*. V. 29. P. 553–560.
- Riotte-Lambert L., Remi A., Andreassen H.*, 2012. The disturbance of resident populations of field voles (*Microtus agrestis*) by immigrants // *Ann. Zoologici Fennici*. 49. P. 109–112.
- Stickel L.F.*, 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals // *J. Mammal.* V. 35. № 1. P. 1–15.
- Viitala J.*, 1977. Social organization in cyclic subarctic population of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.) // *Acta Zoologica Fennica*. V. 14. P. 53–93.

## SPATIAL STRUCTURE OF A POPULATION OF THE FIELD VOLE (*MICROTUS (AGRICOLA) AGRESTIS* L.) IN THE TAIGA OF NORTHWESTERN RUSSIA

E. V. Ivanter\*

*Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences,  
Pushkinskaya st., 11, Petrozavodsk,  
185935 Russia  
Petrozavodsk State University, Prospekt Lenina, 33  
Petrozavodsk, 185910 Russia  
\*e-mail: Ivanter@petsu.ru*

Special studies were carried out in the territory of the Priladozhsky Theriological Research Centre (Karkku village, Pitkyaranta District, Karelia) in 1986–1997, supplemented by periodic visits between 1998–2015. By using tagging and live trapping we traced territorial relationships of 193 field voles. The number of recaptured voles amounted to 833. Adult animals of this species were found to often form microcolonies during their life, living in small family groups. Each group included 2–3 broods obtained from one pair of animals and settled in closely located habitats 10–20 m<sup>2</sup> in area. At the northern periphery of the distribution range, characteristic differences in spatial groupings of certain age and sex groups were established. Adult (overwintering) females adhered mainly to certain individual territories with an average area of 880 m<sup>2</sup>, with fluctuations from 300 to 2200 m<sup>2</sup>. Males were considerably more mobile compared to females and occupied areas that overlapped with other males' territories. The territorial behavior of juvenile individuals was heterogeneous and depended on their participation in reproduction. Breeding young individuals occupied relatively smaller areas. Non-breeding individuals were much more mobile and did not adhere to any certain territory.

*Keywords:* individual territory, moving, overlapping areas, sedentarism, motor activity