



Check for updates

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-3-546-565>
<https://www.zoobank.org/References/35D23774-EE86-4291-90BB-D5473F8690CC>

УДК 59.084+57.034+599.323.43

Ритмы активности норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.) в экспериментальных условиях

А. Д. Миронов^{1✉}, А. Н. Ермаков², В. В. Скворцов¹
¹ Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. реки Мойки, д. 48, 191186, г. Санкт-Петербург, Россия

² Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе, д. 11, 630091, г. Новосибирск, Россия

Сведения об авторах

Миронов Александр Дмитриевич

E-mail: vorskla1968@gmail.com

SPIN-код: 9216-6013

Scopus Author ID: 23973728900

Ермаков Лев Николаевич

E-mail: microtus@yandex.ru

SPIN-код: 6669-5999

Scopus Author ID: 55280413000

Скворцов Владимир Валентинович

E-mail: vlad_skvortsov@mail.ru

SPIN-код: 9235-5947

Scopus Author ID: 7101863670

ResearcherID: AAG-5732-2019

ORCID: 0000-0001-6140-8542

Аннотация. Видовые особенности суточной активности норвежского лемминга изучались в экспериментальных условиях. Впервые для норвежского лемминга проведены детальные описания суточной активности в режиме С:Т = 12:12. Фиксировались особенности активности, применялась видеорегистрация и постоянная запись бега в колесе. Получены данные по индивидуальной изменчивости величин общей суточной и двигательной активности. Предлагается ряд показателей, необходимых и достаточных для описания видовой временной структуры. Для анализа цикличности многосуточной активности применяли числовую структуру обработки эмпирических временных рядов с целью выявления в них скрытых периодических составляющих. Использованы непараметрический (преобразование Фурье) и параметрический (модифицированный метод наименьших квадратов Прони) методы. Обсуждается возможность оценки миграционного состояния по активности в беговых колесах: суточная величина, суточное распределение и многосуточная изменчивость этих показателей. Рассчитаны ультра-, цирка- и инфрадианные периодические составляющие двигательной активности у самцов лемминга.

Права: © Авторы (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Ключевые слова: *Lemmus lemmus*, гармоническая составляющая, спектральный анализ, беговое колесо, суточная активность, спектр колебаний

Rhythms of motor activity of the Norwegian lemming under experimental conditions

A. D. Mironov^{1✉}, L. N. Erdakov², V. V. Skvortsov¹

¹ Herzen State Pedagogical University of Russia, 48 Moika Emb., 191186, Saint Petersburg, Russia

² Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., 630091, Novosibirsk, Russia

Authors

Alexander D. Mironov

E-mail: vorskla1968@gmail.com

SPIN: 9216-6013

Scopus Author ID: 23973728900

Lev N. Erdakov

E-mail: microtus@yandex.ru

SPIN: 6669-5999

Scopus Author ID: 55280413000

Vladimir V. Skvortsov

E-mail: vlad_skvortsov@mail.ru

SPIN-код: 9235-5947

Scopus Author ID: 7101863670

ResearcherID: AAG-5732-2019

ORCID: 0000-0001-6140-8542

Copyright: © The Authors (2025).

Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. The study focuses on species-specific features of the daily activity of the Norwegian lemming under experimental conditions. The research team developed techniques for long-term (60–190 days) solitary housing and short-term (5-day) express tests of lemmings under an L:D=12:12 photoperiod. This study provides the first detailed description of the daily activity rhythms of this species. Activity was monitored using video recording and continuous registration of running wheel use. Numerical analysis of empirical time series was employed to identify latent periodic components, utilizing both non-parametric (Fourier transform) and parametric (modified Prony least squares method) approaches. The paper discusses the potential for assessing migratory state based on running wheel activity — considering daily totals, diurnal distribution, and multi-day variability. Ultradian, circadian, and infradian periodic components of motor activity in male lemmings were quantified.

Keywords: *Lemmus lemmus*, harmonic component, spectral analysis, running wheel, daily activity, oscillation spectrum

Введение

Норвежский лемминг (*Lemmus lemmus*) — небольших размеров грызун, представитель рода настоящих леммингов (Норвежский лемминг... 2025). Вид является эндемиком Кольского полуострова, северной части Карелии и части Скандинавского полуострова (Насимович и др. 1948; Stenseth, Ims 1993; Миронов, Ердаков 2018; Катаев 2021). Норвежский лемминг играет значительную роль в рационе большинства хищников тундры, вследствие чего изучение особенностей режима его активности может стать дополнительным источником информации при исследовании видов, стоящих выше лемминга в трофической пирамиде.

Некоторые аспекты образа жизни этого животного остаются крайне малоизученными. Так, ритм суточной активности норвежского лемминга еще не был подробно исследован, как и не были определены факторы, оказывающие влияние на этот аспект образа жизни зверька. Характеристика циркадной модели активности является одним из основных шагов к пониманию того, как вид взаимодействует с окружаю-

щей средой. Закономерности активности норвежского лемминга сложны для исследования в полевых условиях, поскольку он ведет скрытный образ жизни, а также является ночным животным. Исследования осложняются ограниченным набором зоологических методов изучения, труднодоступностью естественных местообитаний и невозможностью ведения длительных натурных наблюдений (Миронов и др. 2017).

Несмотря на общеизвестность этого лемминга, сведения об элементах его поведения публикуются редко. Исследования чаще всего сосредоточены на поиске механизмов его подвижности, причинах волн его миграций либо описаниях закономерностей самого формирования таких циклов (Aho, Kalela 1966; Stenseth, Ims 1993; Framstad et al. 1997; Kausrud et al. 2008; Катаев, Окулова 2010; Миронов, Ердаков 2018).

Существенную роль в познании деталей экологии грызунов играют работы при содержании их в экспериментальных условиях. В некоторых случаях просто невозможно иным способом получить информацию о деталях повседневной жизни мелких млекопитающих. Как правило, полевые ис-

следования продолжают в эксперименте, дополняя, развивая и детализируя их (Миронов, Голубева 2007).

Лемминги нечасто встречаются в вивариях в силу специфических особенностей питания, температурных требований и социальных отношений. Пожалуй, самым непредсказуемым видом для экспериментальных работ является норвежский лемминг *Lemmus lemmus* L.

Режим суточной активности норвежского лемминга на сегодняшний день изучен мало, как и суточная активность других видов рода *Lemmus*. Имеющиеся материалы немногочисленны и получены разными методическими приемами, что осложняет их сопоставление.

В работе А. Миллимаки с соавторами (Myllymäki et al. 1962) приводятся некоторые результаты изучения миграционной активности норвежского лемминга. Показано, что максимум активности приходится на ночные часы. Это согласуется и с наблюдениями в природе. К сожалению, в статье отсутствует подробный анализ суточной активности, а приводятся лишь обобщенные диаграммы суточной почасовой интенсивности той или иной деятельности. По таким данным невозможно судить о видовой фазовой структуре активности.

Одной из классических работ по биоритмике северных видов грызунов стали исследования Э. Эркинаро (Erkinaro 1973; 1974). Им изучалась ритмика двигательной активности по регистрации бега в колесе. Этот способ является основным при изучении двигательной активности в лабораторных условиях. Широко применяется он при работах с мелкими наземными животными, что позволяет проводить как внутривидовые, так и межвидовые хронобиологические сравнения. Установлено, что для норвежского лемминга характерна полифазная активность, то есть чередование нескольких фаз активности и покоя в течение суток. Число фаз равно шести, а соотношение фазы активности к покою приближается к единице. Это означает, что в активном состоянии зверьки пребывают каждые два

часа и в среднем оно длится два часа. Не установлено преобладание активного состояния в темное или светлое время суток.

Цели и задачи

Целью работ был анализ суточной активности норвежского лемминга в лабораторных условиях и исследование особенностей ее ультра- цирка- и инфрадианных компонент.

Решали следующие задачи:

- дать описание видовой специфики суточного ритма активности;
- рассчитать статистические характеристики двигательной активности;
- оценить суточную двигательную активность, ее спектр ритмов, соотношение частот и мощностей периодических составляющих.

Материал и методы обработки

Материалом послужили наблюдения и запись двигательной активности леммингов лабораторной популяции, основу которой создали 10 грызунов, отловленных в августе — сентябре 2011 г. в приморской тундре на берегу Баренцева моря (окрестности пос. Дальние Зеленцы Кольского района Мурманской области). 2011 год был знаменательным в многолетней динамике численности: произошла глобальная вспышка численности по всему ареалу норвежского лемминга (Boyko et al. 2012; Емельянова, Оботуров 2017).

В экспериментальных работах участвовали три ♂ M01, M03, M05 и три ♀ F06, F27, F39. Программа исследований предусматривала проведение относительно коротких (3–5 суток) тестовых наблюдений за одиночными особями. Вес зверьков является универсальным критерием возраста, физических возможностей. Мы выделили три весовые группы — вес тела в диапазоне 40–50 г, 50–60 г и 60–70 г. В первую группу отнесли только ♀ F27, во вторую — ♂ M1, M5 и ♀ F6, F39. Третья группа включала ♂ M3.

Техническое оснащение

Интерьер. В ходе запланированного исследования в течение нескольких суток

проводилась видеозапись активности одиночного проживания зверьков в манежах. Малый манеж представляет собой пространство, огороженное бортиком высотой 1 м, площадь составляет 1 м². Сверху конструкция открыта. Обычно такой манеж предназначен для содержания одного лемминга и оборудован домиком, беговым колесом, а также различными видами корма в избытке и водой (Hutchinson et al. 2005).

Корм. Основу питания составляли лесные мхи (*Hylocomium* sp., *Pleurozium* sp.). Мох расфасовывался в полиэтиленовые мешки и замораживался порциями объемом 1 л. В виде мороженных брикетов корм выкладывался раз в 3–4 дня. Лемминги самостоятельно прогрызали мешок и питались внутри влажным и прохладным мхом. Из дополнительного корма зверьки охотно ели овсяные хлопья и яблоки сладких сортов.

Вода. Наличие поилок при содержании леммингов обязательно. Хотя, по нашим наблюдениям, лемминги пьют редко и мало. Гораздо чаще поилки используются для купания и туалета. Температурный режим. На всем протяжении содержания леммингов поддерживалась комнатная температура $18 \pm 2^\circ$.

Свет. Подсветка малых манежей проводилась общим аудиторным освещением. Во время экспериментов устанавливался контролируемый фотопериод С:Т = 12:12. Выбор фоторежима с равными долями «свет — темнота» определялся возможностью сравнивать световые предпочтения и приуроченность периодов активности при проявлении основных биологических функций (Lucas, Peirson 2024).

Колесо. Ведущий показатель двигательной активности в экспериментальной экологии грызунов — число оборотов на беговом колесе (Sherwin 1998). Интенсивность бега в колесе отражает возбудимость, физические возможности и «лабораторный опыт» (Novak et al. 2012; Verwey et al. 2013). На протяжении всего экспериментального периода постоянно фиксировалась колесная активность (бег в колесе) зверьков. Время каждого обо-

рота бегового колеса отмечалось на РС от магнитного датчика, установленного на колесе (диаметр 18 см), с точностью до 0,1 сек. Автоматизированная фиксация ежесуточной двигательной активности позволяет провести суммацию данных за любой, даже произвольно выбранный отрезок времени. Скорость бега большинства наблюдаемых нами видов грызунов не превышала двух оборотов в секунду. После предварительной обработки колесная деятельность на диаграмме представлялась вертикальными штрихами, которые при длительном беге в колесе отображались в виде «пакетов».

Видеорегистрация. При коротких сессиях наблюдений видеокамеры работали постоянно. Сопоставление материалов автоматизированной регистрации колесной активности (КА) и синхронной видеосъемки событий открыли особенности сопряженной деятельности.

Суточная активность (24 часа). Для адекватной оценки суточной активности точкой отсчета считали начало ночного фотопериодического режима (экспериментальные сутки). В наших работах с 18:00. Формальный подсчет с 0:0 часов (гражданские сутки) «разорвет» преемственность и взаимосвязь фотопериодической приуроченности активности, хотя в некоторых случаях для графического отображения уместнее использовать привычные шкалы.

Фаза активности. Фазовая структура активности определялась по видеозаписям. При определении границ фазы активности основным признаком законченности активности является отчетливый интервал времени сна (табл. 1). Обычно он сопоставим с предшествующей активностью (Сokolov, Кузнецов 1978; Halle, Weinert 2000; Gerkema 2002; Миронов, Голубева 2005).

Полное описание активности леммингов проведено по видеорегистрации, но не все виды деятельности было просто оценить. Например, даже кормовую активность трудно описать полностью из-за скрытности питания в мешках со мхом или поедания сена в домике. Отмечалось толь-

Таблица 1

Блок-схема суточной активности грызунов

Table 1

Block diagram of daily activity in rodents

Суточная активность = сумма периодов активности				
Период активности = сумма фазы активности и фазы покоя				
Фаза активности = активность вне гнезда				Фаза покоя
Краткие посещения убежищ, укрытий	Кормовая активность	Бег в колесе	Иные виды деятельности	Нахождение в гнезде

ко время, проведенное в кормовых местах. Поэтому точно описать бюджет суточного времени затруднительно.

Для описания поведения грызунов мы считаем достаточно получить и знать следующие характеристики:

1. Число фаз активности и их продолжительность (по протоколам видеорегистрации).

2. Величина суточной активности (как сумма фаз активности).

3. Суточная сумма колесной активности (автоматизированная запись).

4. Величина двигательной колесной активности в сопряженные фазы (автоматизированная запись и видеозапись).

5. Преимущественная активность по свету (совокупные наблюдения).

Цифровые характеристики представляем в виде таблиц, но следует дополнить представление приуроченности и сопряженности деятельности в наглядном графическом виде.

Методы спектральной обработки данных временных рядов

Вычисления ультра-, цирка- и инфраничных ритмов двигательной активности проведены с помощью программы «HARMS» для числовой обработки эмпирических временных рядов с целью выявления в них скрытых периодических составляющих. Это практическая программная реализация, позволяющая в автоматическом режиме получить частоты (периоды), амплитуды и фазы некоторого наперед заданного количества периоди-

ческих компонент, наилучшим, в смысле метода наименьших квадратов, образом описывающих исходные данные (Ердаков 1984a; 1984b; 1991; 2011).

Краткое описание работы программы

Исходные данные считываются из тестового файла, указанного пользователем. Данные могут быть одного из трех форматов: последовательные, привязанные, интервальные.

В последовательных данных отсчеты привязаны к абстрактным моментам времени 0, 1, 2, а сами данные записываются подряд через пробел или перевод строки. Разделителем целой и дробной частей может служить как точка, так и запятая.

В привязанных данных каждому отсчету должен предшествовать целый номер момента времени, например, года, а сами отсчеты не обязаны идти подряд, а сортируются программой по возрастанию времени. Если в данных имеется пропуск, то, по желанию пользователя, он может быть закрыт посредством линейной интерполяции соседних отсчетов, иначе обработка прерывается.

В интервальных данных группа идущих подряд одинаковых значений задается началом и концом (включительно) временного интервала и самим измеренным значением. Все пропуски при этом заполняются нулями. Таким образом, удобно задавать последовательности, в которых изучаемое явление либо присутствует, либо отсутствует, например «вспышка численности» или «превышение эпидемического порога».

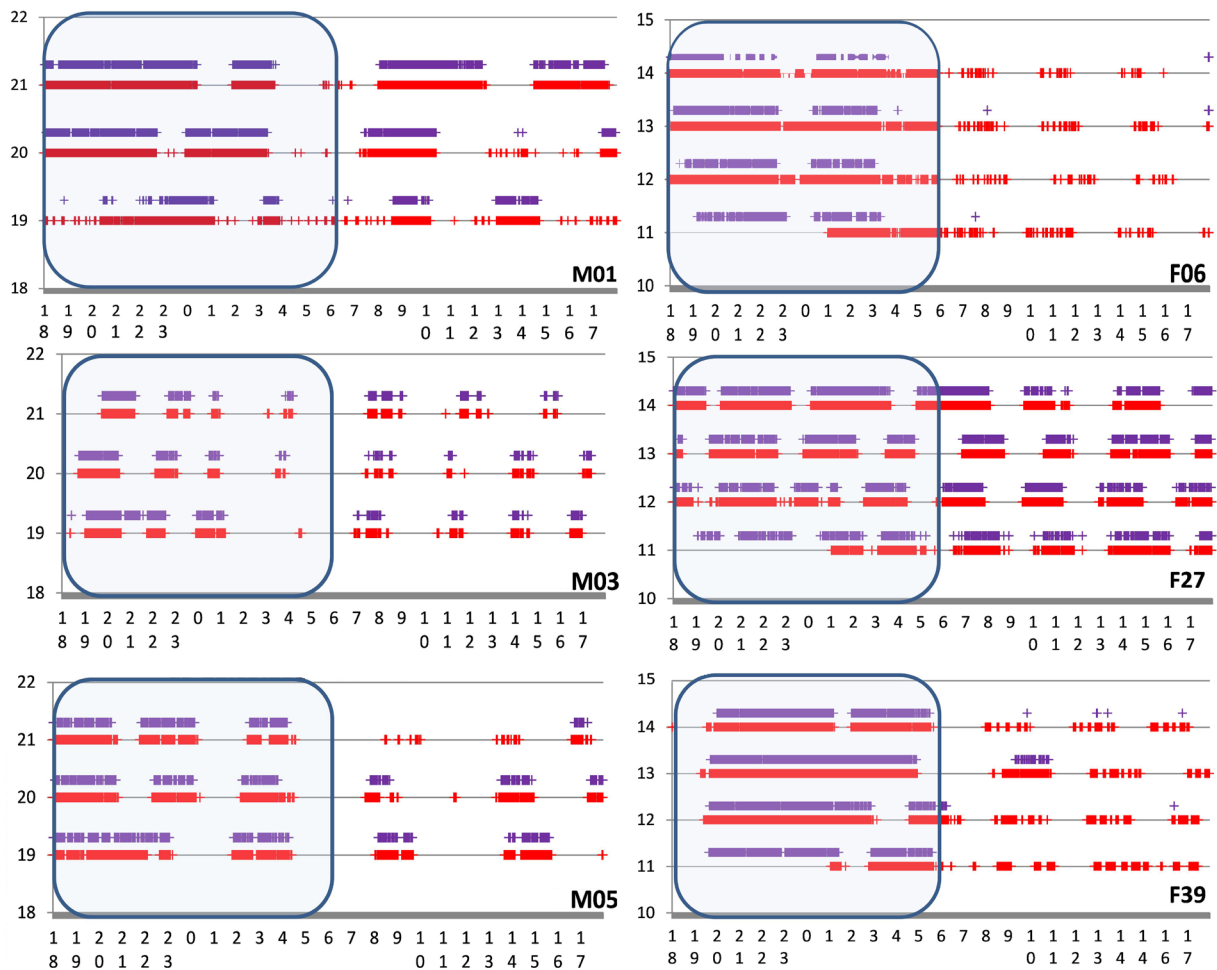


Рис. 1. Индивидуальные актограммы экспериментальных леммингов. 09–21.09.2011. С:Т = 12:12. Ночь с 18:00. Красный маркер — активность вне домика; синий — колесная активность. По оси ординат — даты экспериментальных суток, по оси абсцисс — время суток

Fig. 1. Individual actograms of experimental Norwegian lemmings (09–21 September 2011, L:D = 12:12, night from 18:00). Red markers indicate activity outside the shelter; blue markers indicate wheel-running activity. The ordinate axis shows experimental dates; the abscissa shows time of day.

Предварительная обработка исходных данных

Исходные данные могут подвергаться обработке без каких-либо предварительных преобразований. Если же имеются основания полагать, что наблюдаемые значения зависят от изучаемой характеристики экспоненциально или квадратично, то, по желанию потребителя, данные могут быть прологарифмированы или возведены в степень $\frac{1}{2}$ (разумеется, если они положительные или неотрицательные соответственно). Затем, опять же по выбору пользователя, из ряда удаляется линейный тренд. Выборочное среднее удаляется всегда.

Программа производит обработку с помощью быстрого преобразования Фурье (БПФ) и модифицированного метода наименьших квадратов Прони (ММП) и формирует табличные и графические отображения результатов вычислений.

Для обработки по методу БПФ необходимо выбрать ширину временного окна, которая задается значением w в условных целых единицах от 1.

После преобразования программа последовательно просматривает рассчитанные значения плотности спектра мощности (ПСМ) для обнаружения экстремумов и соответствующего разложения на составляющие.

Обработка с помощью ММП. Поскольку в соответствии с описанием для получения частот, а затем и амплитуд периодических составляющих необходимо априори задать их количество, для поиска наилучшего разложения нужно перебрать последовательные значения. Для отбора наилучшего разложения используется естественный критерий минимума остаточной дисперсии:

$$\sigma_{\text{ост}}^2 = \frac{\sum_{i=0}^{N-1} [(f_i - \sum_{k=1}^m (A_k \cos \omega_k i + B_k \sin \omega_k i))]^2}{N},$$

что также может трактоваться как максимум объясненной дисперсии.

Для окончательного оформления модели компоненты разложения сортируются в порядке убывания мощности $U_k = A_k^2 + B_k^2$, после чего некоторое количество наименее мощных составляющих может быть отброшено. Основанием для этого может служить тот факт, что доля объясненной предыдущими составляющими дисперсии σ^2 достигла заданного порога, либо скорость ее роста упала ниже порога. Оба указанных порога за-

даются пользователем или принимаются по умолчанию равными 100 % и 0 % соответственно. По полученному наилучшему разложению строится восстановленный ряд по всем N точкам, плюс некоторое установленное пользователем количество точек прогноза. Для сравнения пользователь может заказать вывод в итоговый протокол более одного варианта разложения в порядке убывания качества.

Если в исходных данных скрыта периодическая компонента, имеющая во времени форму, существенно отличающуюся от синусоидальной, то в разложении ей могут соответствовать несколько синусно-косинусных составляющих. Из них только самая низкочастотная «отвечает» за период, а остальные — за форму компоненты. В описываемой реализации выполняются соответствующие тесты, и в отчетной форме компоненты с кратностью частот, близкой к целому числу, помечаются: высокочастотная компонента ссылается на номер связанной с ней низкочастотной.

В дополнение ко всему по наилучшему разложению строится псевдоспектр — ре-

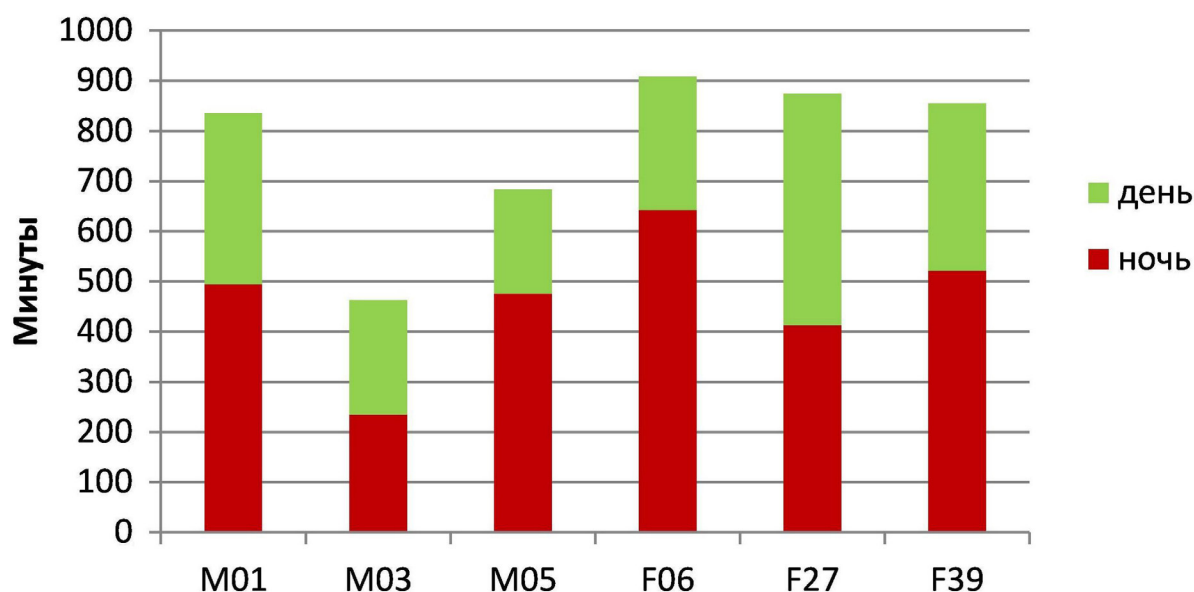


Рис. 2. Сравнение средних значений суточной активности леммингов в эксперименте с учетом ночной и дневной доли. 09–21.09.2011. С:Т = 12:12

Fig. 2. Comparison of average daily activity levels in experimental Norwegian lemmings, showing nocturnal and diurnal portions (09–21 September 2011, L:D = 12:12)

конструкция ПСМ, как если бы исходный ряд содержал только выделенные периодические компоненты. Собственно спектр, полученный в результате ММП, является линейчатый, поскольку исходный ряд разлагается на фиксированное число синусоид. Тем не менее в целях наглядности при сравнении двух спектров выбрано представление, близкое к спектру, полученному в методе БПФ. В качестве такового используется свертка линейчатого спектра с нешироким экспоненциальным спектральным окном.

Полное подробное описание структуры программы и примеры ее использования на разных биологических материалах даны в работе А. В. Тарновского, А. Н. Ердакова, Ю. Н. Литвинова (Тарновский и др. 2019).

Статистическая обработка выполнялась с применением программ пакета PAST 4.17 (Hammer et al. 2001).

Результаты

Экспериментальная часть леммингового проекта с короткими периодами наблюдений стала своего рода продолжением наших полевых работ. Короткий период между временем поимки и экспериментом составил 10–20 дней и, как мы предполагали, мог сохранить «память естественного ритма», запечатленного леммингами (Mulder et al. 2013). Предмиграционное состояние, свойственное леммингам осенью, могло отразиться на ритме активности. Пока это гипотетическое предположение.

Суточная активность

Под суточной активностью здесь мы подразумеваем все виды активности вне гнездового домика (табл. 1). Оцениваем по времени длительность действий лемминга

Таблица 2

Индивидуальные особенности суточной активности норвежских леммингов в экспериментальных условиях (09–21.09.2011; C:T = 12:12)

Table 2

Individual characteristics of daily activity in Norwegian lemmings under experimental conditions (09–21 September 2011, L:D = 12:12)

	Самец M01	Самец M03	Самец M05	Самка F06	Самка F27	Самка F39
Среднее число фаз активности в сутки						
Сутки 24	4–5	8	6	4	3–4	4–5
ночь	2	4	3	1	3	1–2
день	2–3	4	3	3	3–4	3
Средние значения суточной активности						
N	3	3	3	4	4	4
M±m	835,8±99,25	462,9±17,31	683,9±24,83	909,5±99,69	876±51,21	855,5±84,33
σ	171,91	29,98	43,00	199,38	102,42	168,66
CV, %	20,56	6,47	6,28	21,92	11,69	19,71
ночь	59,7 %	50,7 %	69,5 %	70,6 %	47 %	61 %
Средний размер ночных фаз активности						
N	6	13	9	4	11	7
M±m	235,3±53,41	54,1±9,61	158,3±23,76	642,4±79,41	162,1±22,39	298,1±67,98
σ	130,83	34,66	71,29	158,81	74,27	179,87
CV, %	55,60	64,06	45,03	24,72	45,81	60,33
Средний размер дневных фаз активности						
N	6	11	8	11	13	15
M±m	163,2±27,54	62,26±8,56	78,3±12,95	97,1±8,15	132,5±8,24	88,99±12,77
σ	67,46	28,39	36,65	27,05	29,69	49,48
CV, %	41,33	45,59	46,81	27,85	22,40	55,60

Примечание: M±m — минуты.

в рамках фаз активности, то есть величина суточной активности — это сумма времени фаз активности, которая выражается в минутах. Условное обозначение Асут. Графическое выражение для каждой особи на суточной шкале представляется в виде распределения дискретных пакетов фаз активности и отдельных импульсивных проявлений активности (рис. 1).

На рисунке 1 представлены актограммы всех экспериментальных животных. Слева три актограммы ♂ с последовательной нумерацией — М01, М03 и М05, справа аналогичное представление актограмм ♀ — F06, F27 и F39.

На всех шести рисунках отображены результаты обработки: полифазная активность зверьков вне гнезда в виде штрихов красного цвета и сопряженная колесная активность в виде штрихов синего цвета. Четко прослеживается полифазный характер суточной активности. Индивидуальные различия прежде всего заметны в числе фаз активности, их продолжительности и приуроченности (предпочтения) к темному или светлому режиму (табл. 2). Отмечена тенденция связи числа фаз активности с общей активностью. При полифазном ритме ак-

тивности важным показателем структурированности является оценка предпочтения времени суток, то есть выбор дня и ночи (рис. 2).

Различия среди особей подчеркивают индивидуальность. Если в группе ♀ различия по этому показателю незначительные, то у ♂ имеются вариации. Выделяется ♂ М3, суточная активность которого в 2 раза ниже.

Фаза активности

В естественных условиях обитания фаза активности — это все время, затрачиваемое зверьком на освоение участка обитания после выхода из гнездовой норы (ГН). Заканчивается фаза после возвращения в ГН. В экспериментальных условиях основным критерием фазы активности является, как правило, четкая пауза отдыха, соизмеримая по продолжительности с активным временем. Число фаз в период суточной активности у леммингов варьирует в пределах 3–8. Причем в темное время суток фаз меньше (1–4), но они продолжительнее (табл. 2). Вероятно, показатель числа фаз, их продолжительность и расположение на суточной шкале — это индивидуальная особенность у лемминга.

Таблица 3

Индивидуальные особенности двигательной активности норвежских леммингов в экспериментальных условиях (09–21.09.2011; C:T = 12:12)

Table 3

Individual characteristics of motor activity of Norwegian lemmings under experimental conditions (09–21 September 2011, L:D = 12:12)

	Самец M01	Самец M03	Самец M05	Самка F06	Самка F27	Самка F39
Средние значения суточной двигательной активности						
N	3	3	3	4	4	4
M±m	38261±11716,5	10915,3±854,5	43991,7±3061,0	35364,5±1273,2	43431,7±4721,5	45432±3355,9
σ	20293,6	1480,0	5301,8	2546,4	9443,0	6711,7
CV, %	53,04	13,56	12,05	7,20	21,74	14,77
Ночная доля, %	60,94	73,55	78,49	99,75	55,85	97,28
Средние значения почасовой двигательной активности						
N	95	95	95	95	95	95
M±m	1586,4±161,9	454,7±70,9	1831,4±221,3	1454,5±190,5	1295,5±113,9	1415,6±194,6
σ	1577,9	691,0	2156,5	1856,6	1109,7	1897,1
CV, %	99,47	151,97	117,75	127,65	85,66	134,02

Примечание: M±m — обороты колеса.

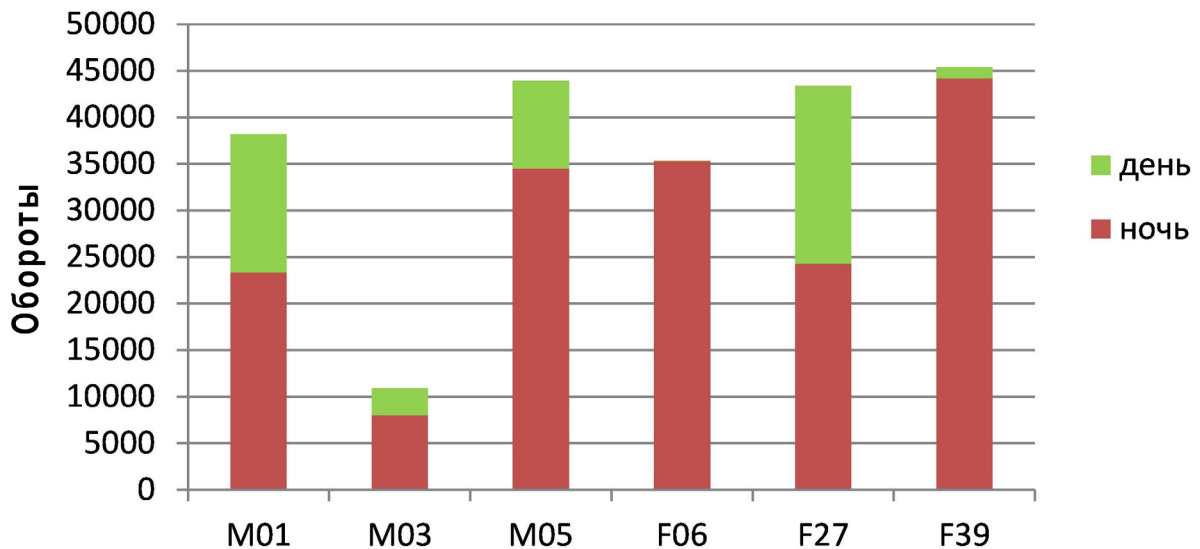


Рис. 3. Средние показатели бега в колесе у норвежских леммингов с учетом ночной и дневной приуроченности. Самцы M01, M03, M05; самки F06, F27, F39. 09–21.09.2011. C:T = 12:12

Fig. 3. Average wheel-running performance of Norwegian lemmings, showing nocturnal and diurnal contributions. Males: M01, M03, M05. Females: F06, F27, F39 (09–21 September 2011, L:D = 12:12)

Бюджет времени

Содержательная часть фаз активности состоит в первую очередь из кормовой и двигательной активности. В некоторых случаях монотонная экспериментальная жизнь грызунов дополняется сбором гнездового материала, пассивным и созерцательным сидением у входа в домик. Но основной забавой для леммингов остается беговое колесо. Для экспериментатора это нехитрое приспособление стало основным инструментом оценки двигательной активности грызунов в лабораторных исследованиях.

Бег в колесе

Под двигательной активностью при экспериментальных работах подразумевается специфическое ее выражение и воплощение в виде бега в колесе. Свободные перемещения по клетке, манежу на практике трудно фиксируются и взвешиваются. Показатель двигательной активности (ДА) по колесной активности легко оценивается и измеряется как по числу сделанных оборотов, так и по времени (длительности), посвященному этому занятию. Совокупность операций оценки добавляет еще

Таблица 4

Коэффициенты ранговой корреляции (Спирмена) экспериментальных леммингов (уровень значимости: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$)

Table 4

Spearman's rank correlation coefficients for activity patterns of experimental lemmings (significance level: * — $p \leq 0.05$; ** — $p \leq 0.01$)

	M05	M03	M01	F06	F27	F39
M05	0					
M03	0,364**	0				
M01	0,180	0,082	0			
F06	0,391**	0,282**	0,212**	0		
F27	0,110	0,100	0,231**	0,119	0	
F39	0,349**	0,150	0,375**	0,550**	0,207*	0

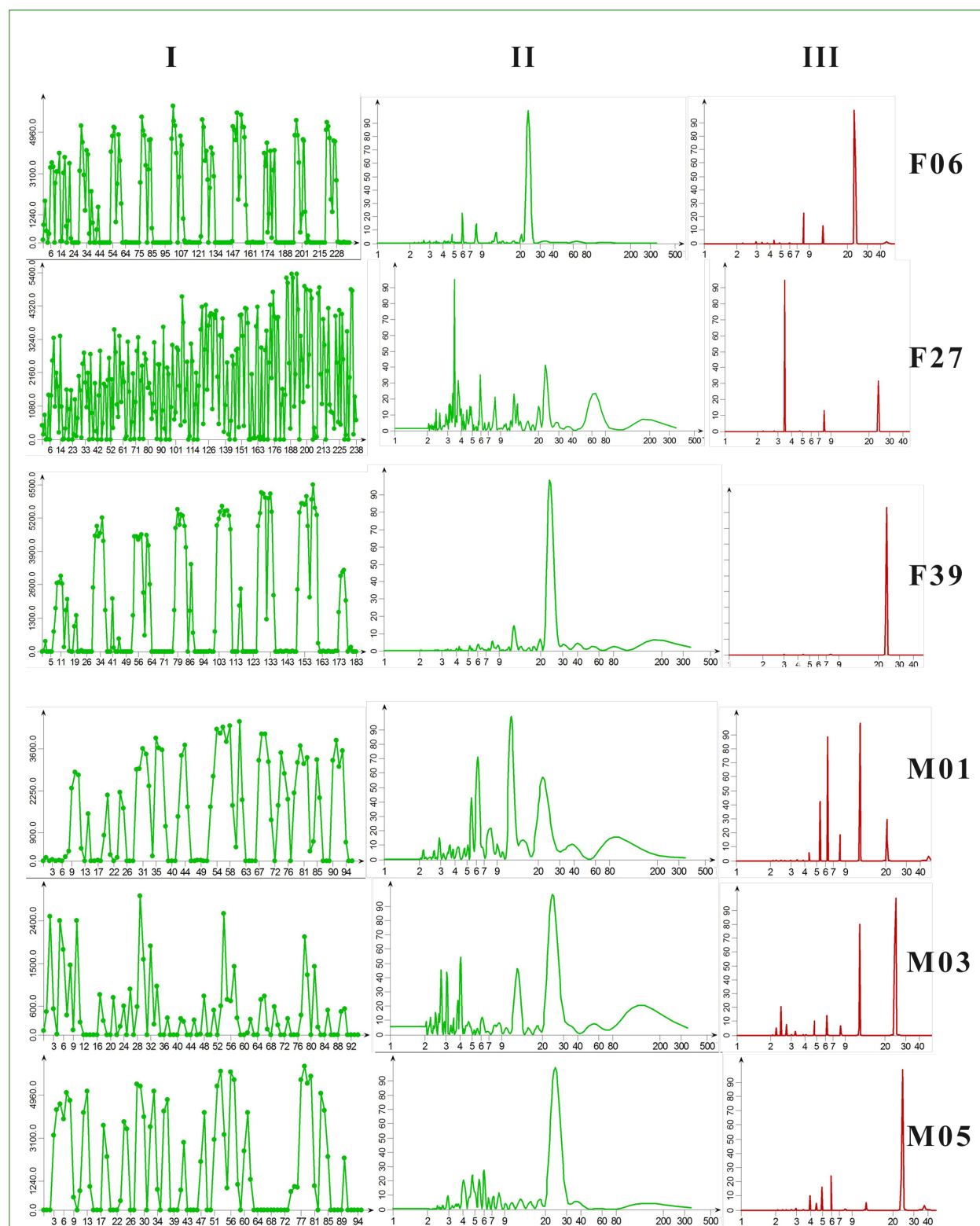


Рис. 4. Хронограммы (I) и спектры (БПФ (II) и ММП (III)) самок F06, F27, F39 и самцов M01, M03, M05 леммингов. Хронограммы по оси абсцисс — часы, по оси ординат — число оборотов колеса; спектры по оси абсцисс — период, часы, по оси ординат — мощность, %

Fig. 4. Chronograms (I) and power spectra (Fast Fourier Transform (II) and Modified Matrix Fraction (III)) for female (F06, F27, F39) and male (M01, M03, M05) Norwegian lemmings. Chronograms: abscissa — time (hours), ordinate — number of wheel revolutions. Spectra: abscissa — period (hours), ordinate — power (%)

Таблица 5

Соотношение величины и мощности периодических составляющих ультрадианных и циркадных ритмов двигательной активности лемминга

Table 5

Ratio of period and power of ultradian and circadian rhythm components in lemming motor activity

Период, часы→ особь ↓	2,0–2,9		3,0–4,9		5,0–7,9	9,0–14,9	20,0–27,9
Самки							
F06	2,2 127,9	2,7 291,8	3,2 78,9	4,3 241,5	5,9 668,4	9,2 92,0	23,9 1985,1
F27	2,2 116,9	2,6 165,0	3,3 335,7	3,9 256,0	5,5 9,4	9,5 83,2	27,7 114,8
F39	2,2 68,7	2,8 181,1	—	3,7 47,1	5,4 271,4	9,3 67,1	24,7 2123,2
Самцы							
M01	2,2 247,3	2,7 105,4	3,2 152,67	4,2 307,0	6,0 750,1	10,6 136,6	23,8 693,6
M03	2,2 114,4	2,6 163,7	3,0 309,8	4,0 271,8	5,8 5,82	10,6 44,2	25,1 438,8
M05	2,1 62,1	2,9 406,4	3,8 430,3	4,7 833,2	6,1 689,8	10,2 308,5	24,3 1757,9

Примечание: верхняя цифра — период (часы); нижняя — мощность (условные единицы).

один показатель ДА — это интенсивность пользования колесом, или скорость. На практике для оценки колесной активности вполне достаточно бывает подсчитать число оборотов за сутки, за фазу, ночью и днем. Главное, что бег в колесе является удобной и эффективной величиной оценки индивидуальных особенностей ДА и межвидовых особенностей.

Важно заметить, что не всегда выход из гнезда (начало фазы активности) сопровождается посещением колеса. У ♀ F06 и F39 колесная активность наблюдается только в темное время суток. Все ♂ и ♀ F27 бегают в колесе практически при любом режиме света. Изменяется лишь интенсивность двигательной активности (табл. 3, рис. 3).

Сопряженная деятельность

Двигательная активность является производной от общей внегнездовой активности, но как вид деятельности обладает своими особенностями. На актограммах (рис. 1) отчетливо проявился индивидуальный почерк ДА — и по предпочтению к

частям фоторежима, и по количественным показателям (табл. 3). У ♂ ДА проявилась и ночью, и днем. Ночная активность превалировала у всех леммингов. Двигательная активность, как и общая внегнездовая активность, существенно отличалась у ♀, за исключением молодой ♀ F27, которая по активности больше была похожа на ♂ тип (рис. 3).

На основании индивидуальных показателей ночной активности можно распределить особей не столько по полу, сколько по темпераменту. Особи, у которых преобладает ночная активность: ♂ M05 и две ♀ F06, F39. Остальные зверьки не так однозначны. Совершенно выпадает по показателям активности ♂ M03.

Периодические составляющие ритмов суточной двигательной активности

Статистические оценки средней колесной активности и ее ночных и дневных компонент рассчитаны для выявления индивидуальных изменений в поведении леммингов.

У всех леммингов распределение отличается от нормального, поэтому вычисляем ранговый коэффициент корреляции Спирмена (табл. 4). ♂ M03 отличается от остальных леммингов, кроме ♀ F06, на уровне значимости $p \leq 0,01$.

Хронограммы двигательной активности, отраженные на шкале времени, имеют очень сложную форму (рис. 4), поэтому дают лишь общие представления при визуальном их анализе. Частотные спектры, то есть представление тех же хронограмм, но на шкале частот, позволяют даже визуально обнаружить многие особенности двигательной активности. Они же пригодны и для количественных сравнений между особями.

Спектры двигательной активности, полученные с помощью быстрого преобразования Фурье (БПФ), слишком детализированы и визуально похожи на хронограммы. Для того чтобы облегчить сравнение частотных характеристик у зверьков, удобнее использовать иллюстрации, полученные методом Прони (ММП), где спектры линейчатые и мало-мощные из них практически не видны на рисунке (рис. 4).

При анализе колебаний двигательной активности леммингов были рассчитаны периодические составляющие циклов и соотношение их мощностей (табл. 5). Это позволило сравнивать как особей между собой, так и оценить возможные половые

Обсуждение

Представленные сведения посвящены детальному исследованию особенностей суточной активности норвежского лемминга. И хотя под наблюдением находилось всего шесть особей, был получен материал, который до настоящего времени в литературе отсутствует.

Для всех особей характерен полифазный ритм суточной активности. Но практически у всех отмечены индивидуальные нюансы. Выборка небольшая, но две категории, которые если и не объясняют раз-

личия, то дают основание для дальнейшего внимания к ним. Это прежде всего пол и возраст.

Для ♂ характерна полифазная внегнздовая активность. В среднем ♂ находились вне домика (аналог гнездовой норы в естественных условиях) от 440 мин. у ♂ M03 до 835 мин. у ♂ M01. Правда, ♂ M03 резко отличается своей низкой активностью. У него был своеобразный ритм с большой частотой коротких фаз активности до 8, что в два раза больше, чем у остальных особей. ♂ M03 весил на 20 г больше, чем два других ♂ и, скорее всего, обладал большими физическими возможностями. До 70 % активного времени у ♂ может приходиться на темное время суток (см. табл. 2).

У ♀ величина суточной активности (минуты) мало отличается как между собой, так и в сравнении с ♂, опять же кроме ♂ M03. Но характерно, что у двух взрослых ♀ F06 и F39 не отмечено пользование беговым колесом в дневное время. Относительно большая продолжительность ночных фаз активности у ♀ практически не отразилась на количестве совершенных оборотов (табл. 3). Для ♀ характерна меньшая интенсивность бега в колесе, чем у ♂.

Если принимать во внимание качественную сторону суточной структурированности, то для взрослых ♂ характерен полифазный тип внегнздовой активности с преобладанием ночной активности и с полифазной колесной активностью, когда основная интенсивность приходится на темное время суток, но с посещением колеса и днем. Для взрослых ♀ также характерен полифазный тип активности, только с одним принципиальным отличием — днем они игнорируют беговое колесо. Однако молодая ♀ F27 демонстрирует ♂ тип суточной активности.

В экспериментальных условиях можно заметить, что некоторые фазы активности отличаются крайне высокой продолжительностью — наибольшая из таких фаз активности достигает более 7 часов. Обычно это наблюдается в темное время суток и заметно выделяется на фоне остальных фаз. Как правило, все ночные

фазы активности наполнены двигательной активностью в форме интенсивного бега в колесе. Это одна из основных особенностей виварного содержания грызунов (Verwey et al. 2013).

Только в случае ♂ M01 возникли сложности в определении границ фаз активности. Некоторые фазы выделяются нечетко, так как между основными пакетами много кратковременных выходов из домика. Поведение зверька нервное, возбужденное, с частыми выскакиваниями из домика на короткое время (2–5 сек.). Сон в домике беспокойный, зверек часто меняет положение тела. Вероятно, эту особенность можно объяснить новизной местообитания для лемминга (видеорегистрация активности начата на четвертый день его пребывания в лаборатории) или же тем фактом, что, несмотря на физическую изоляцию в индивидуальных манежах, зверьки могли слышать звуки активности друг друга или чувствовать запах других особей в соседних манежах (хотя другие особи не реагировали так бурно).

Приведем еще один довод к определению подобного поведения. Лемминги были отловлены нами в конце августа — начале сентября. Это период начала осенней популяционной подвижности, которая сопровождается видимым суетным поведением леммингов, протяженными перемещениями, скоплениями. Ряд авторов (Aho, Kalela 1966; Stenseth, Ims 1993) называют это явление миграционной активностью, но движения не всегда имеют направленный трек. Наши наблюдения в окрестностях пос. Дальние Зеленцы (2011 г.) показали, что вечерние, ночные пробежки леммингов носили хаотический порядок, своего рода броуновский хаос особей в локациях. Создается впечатление, что взрослые ♂ начинают нападать на молодых особей и ♀ и преследуют их. Можно говорить об отдельных возбудимых особях (♂?), которые своими действиями провоцируют подвижность других особей (Myllymaki et al. 1962). Возможно, подобное сезонное

состояние сохранилось в наших ♂ и у ♀ F27 и проявилось в актограммах суточной двигательной активности. Пока это только гипотеза. Надо специально в естественных местообитаниях, в период лемминговой подвижности, провести серию экспресс-актограмм в экспериментальных боксах по типу нашей методики.

Статистическая обработка показала значительный индивидуальный разброс характеристик (табл. 3). При короткой, 3–4-суточной записи между особями различия могут быть статистически достоверными, как между среднесуточной, так и среднечасовой ночной и дневной активностями.

Подвижность зверьков у разных полов сопоставима как по интенсивности, так и по ее вариабельности. Более того, индивидуальные различия в двигательной активности нередко сильнее, чем половые. ♂ M05 был активнее ♀ (больше среднесуточных оборотов колеса) в 1,5–2 раза (табл. 3). Однако возможны и аномально низкие результаты интенсивности в подвижности ♂ (M03).

Это же проявилось при сравнении, но уже не среднечасовой, а среднесуточной подвижности (табл. 3). ♂ были более подвижны, чем ♀, причем вариабельность интенсивности их передвижений заметно превосходила таковую у ♀.

Различия среднечасовой активности обычно недостоверны как у ♂, так и у ♀, однако среди группы леммингов оказался ♂ (M03) с аномально низкой активностью (рис. 4). Его двигательная почасовая активность была значимо ниже, чем у остальных зверьков в опыте (табл. 3). Индивидуальные различия в интенсивности двигательной активности особей могут быть значительными и вполне достоверными, тогда как между полами статистически значимых различий подвижности не обнаружено.

При расчете синхронности колебаний подвижности использован ранговый коэффициент корреляции, потому что по оценкам нескольких критериев (Shapiro-Wilk W, Jarque-Bera JB, и др.) рассмотренные динамические ряды не соответствуют нор-

мальному распределению. Синхронность динамик двигательной активности отмечена как между зверьками разных полов, так и внутри однополых групп (табл. 4).

Динамический анализ (колесной) активности проведен с помощью анализа Фурье. Он позволил отобразить на шкале колебания различной (вплоть до минимальных) мощности (рис. 4).

Отчасти более высокая двигательная активность ♂ визуально заметна и на хронограммах. Особенно очевидно это проявилось в уровне подвижности одного из них (M05). В то же время хронограмма почасовой подвижности ♀ F27 демонстрирует типичную полифазную активность, сходную с таковой у серых полевков (Ердаков 1991), да и на спектре ее ритм наиболее мощный в 2–3-суточной категории.

Половые отличия цикличности двигательной активности сводятся к обычному набору для ритмов ♂ мощных гармонических составляющих в высокочастотной части спектра, тогда как у ♀ такие гармоники редки либо отсутствуют вовсе (F39 ММП).

Уточняя особенности ритмов ♂ и ♀ лемминга, рассчитали периоды и мощности гармонических составляющих подвижности животных, наблюдаемых в одинаковых условиях в одни и те же сроки (табл. 6). Спектры ММП у всех содержали основные колебания в 7 полосах частот, имели сходные периоды гармоник. Заметных половых различий спектры не имели.

Сосредоточив внимание на ритмах высоких и средних частот, куда относятся ультра-, цирка- и некоторые инфрадианные колебания активности, также заметим гендерные различия этих осцилляций. На линейчатых спектрах, полученных с помощью ММП (рис. 4), заметны половые различия в этой активности. У ♂ M03 режим двигательной активности совершенно полифазный, с доминирующими 10- и 6,5-часовыми ритмами. У ♀ таким же спектром суточной подвижности обладает ♀ F27. В отличие от ♂ ее ритм еще более полифазен, наиболее мощна 3,5-часовая цикличность, то есть подвижность особи кругло-

суточная с пульсацией именно такой размерности.

В целом, сравнивая визуально спектры ♂ и ♀, можно полагать, что проявленных различий в частоте и мощности циркадных колебаний они не имеют. Более тонкие различия могут проявляться в рассчитанных параметрах колебаний, поэтому обратимся к данным таблицы соотношения частот (табл. 5).

Расчеты позволяют обнаружить некоторые многосуточные (инфрадианные) колебания, по-видимому, связанные с физиологическими или поведенческими особенностями леммингов (сроки переваривания корма, увеличения подвижности, связанные с эстральным циклом, возрастные особенности подвижности, согласованные с расселением особей) (Wollnik, Turek 1988; Anantharaman-Barr, Decombaz 1989; Weinert 2009; Novak et al. 2012; Webb et al. 2014; Naumova et al. 2025). Все лемминги показали наличие цикличности, причем это был ритм с экстремумом в ночные часы и глубоким спадом активности в дневные. Такой характер активности свойствен скорее не полевым, а мышам (Ердаков 2011).

Заключение

Несмотря на огромный интерес к экологии норвежского лемминга, даже суточный ритм его остается слабоизученным. Поэтому предложенная работа по изучению параметров суточного и близких ему циклов двигательной активности показалась авторам уместной. Основой в методическом подходе являлись детальные описания суточного ритма активности норвежского лемминга. Применили как прямые методы визуальных наблюдений (систематические сессии видеорегистрации), так и инструментальные (постоянная запись бега в колесе) для количественной оценки колесной активности. Сочетание этих приемов позволило ввести в практику характеристики полного описания активности леммингов в лабораторных условиях. Количественные показатели двигательной активности получили дополнительную ин-

терпретацию на фоне общего поведения.

Методическая идентичность опытов для всех особей норвежского лемминга обусловила четкость проявления индивидуальных особенностей. Тем не менее можно делать выводы о видовом почерке поведения норвежского лемминга.

Норвежский лемминг имеет полифазную суточную активность, с преобладанием интенсивной ночной активности. Временная структура представлена серией из 3–4 фаз активности, ночные длятся в среднем 260 минут, а дневные — 103 минуты. Суточная активность в среднем составляет 770 минут. В эксперименте лемминги за сутки пробегают в колесе порядка 36 000 оборотов.

Различия в интенсивности двигательной активности между последующими сутками невелики. Межсуточная вариабельность двигательной активности особи составила всего 23,06 %. Среднечасовая интенсивность двигательной активности лемминга довольно изменчива, это связано с ее резкими перепадами в дневные и ночные часы. В то же время среднесуточная ее доля стабильна у одной и той же особи.

Динамический анализ (колесной) активности проведен с помощью анализа Фурье. Ультрадианные составляющие его распределены в пяти полосах частот. Наибольшее их число оказалось в самой высокой 2–4-часовой полосе спектра. Это мало-мощные 2,2-, 2,6-, 3,1-, 4,3-часовые гармоники. Заметно мощнее 5,7- и 11,6-часовые гармонические составляющие, причем в отдельные сутки их мощность фиксировалась на уровне суточного цикла. Естественно, самый значительный циркадный ритм (24,1 ч.) превосходил по силе остальные на один-два порядка. Определены и характерные для вида инфрадианные циклы: 1,64-, 2,57-, 6,1-, 7,11-, 10,67-, 21,3-суточные.

Некоторые из вычисленных гармонических составляющих суточной двигатель-

ной активности предположительно промаркированы. Ультрадианные, как обычно, привязаны к кормовой активности и продолжительности переваривания того или иного корма. Инфрадианные отнесены к эстральной цикличности, ритмичности появления выводков, то есть к смене поколений. Происхождение некоторых инфрадианных гармонических составляющих, по-видимому, имеет отношение к связи ритмов в их циркадной системе, то есть может объясняться делением частоты.

Резюмируя, можно заметить, что половая изменчивость колебаний подвижности у леммингов хорошо проявлена и имеет, по-видимому, экологические основания.

Пока на уровне гипотезы обсуждается возможность экспресс-оценки миграционного состояния леммингов по активности в беговых колесах: суточная величина, суточное распределение и изменчивость этих показателей.

Благодарности

Выражаем благодарность О. М. Голубевой (научный сотрудник СПб ГБУК «Ленинградский зоологический парк») за командную верность при организации экспериментальных исследований и А. П. Стрелкову (руководитель «Экосервис») за плодотворное сотрудничество в наших полевых исследованиях леммингов.

Финансирование

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук FWGS-2021-0002.

Funding

This work was supported by the Program of Fundamental Scientific Research of the State Academies of Sciences, FWGS-2021-0002.

Литература

- Емельянова, Л. Г., Оботуров, А. С. (2017) Пространственно-временная структура цикла динамики численности норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.) в Фенноскандии. *Arctic Environmental Research*, т. 17, № 4, с. 321–335. <https://doi.org/10.17238/issn2541-8416.2017.17.4.321>
- Ердаков, А. Н. (1984а) *Организация ритмов активности грызунов*. Новосибирск: Наука, 181 с.

- Ердаков, А. Н. (1984b) Спектр ритмов активности, как показатель таксономических и экологических различий. *Журнал общей биологии*, т. 45, № 2, с. 301–306.
- Ердаков, А. Н. (1991) *Биологические ритмы и принципы синхронизации в экологических системах (хроноэкология)*. Томск: Изд-во Томского государственного университета, 217 с.
- Ердаков, А. Н. (2011) *Биологические ритмы: особь, популяция, сообщество. Цикличность в живых системах*. Саарбрюккен: Lambert Academic Publ., 152 с.
- Катаев, Г. Д. (2021) *Фауна и экология млекопитающих (Rodentia, Insectivora) Лапландии*. СПб.: ВВМ, 437 с.
- Катаев, Г. Д., Окулова, Н. М. (2010) Норвежский лемминг *Lemmus lemmus* L. 1758 и глобальное потепление. *Доклады академии наук*, т. 435, № 5, с. 711–713.
- 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*. М.: КМК, с. 28–30.
- Миронов, А. Д., Голубева, О. М. (2007) Проблемы регистрации суточных ритмов грызунов. В кн.: *IV Всероссийская конференция по поведению животных*. М.: Галлея-Принт, с. 589.
- Миронов, А. Д., Ердаков, А. Н. (2018) Популяционные циклы норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* (L., 1758)) в Феноскандии. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, т. 123, вып. 6, с. 12–21.
- Миронов, А. Д., Стасюк, И. В., Катаев, Г. Д. и др. (2017) Учет и мониторинг мелких млекопитающих на видеорегистрационных линейных трансектах. В кн.: *Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: материалы Всероссийской конференции (с международным участием), посвященной 85-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и 100-летию заповедной системы России*. Тверь: Изд-во Тверского государственного университета, с. 361–367.
- Насимович, А. А., Новиков, Г. А., Семенов-Тянь-Шанский, О. И. (1948) Норвежский лемминг (его экология и роль в природном комплексе Лапландского заповедника). В кн.: *Фауна и экология грызунов. Вып. 3*. М.: Изд-во Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, с. 203–262.
- Норвежский лемминг — *Lemmus lemmus*. (2025) *Экологический центр «Экосистема»*. [Электронный ресурс]. URL: <https://ecosystema.ru/08nature/mamm/132.htm> (дата обращения 11.05.2025).
- Соколов, В. Е., Кузнецов, Г. В., (1978) *Суточные ритмы активности млекопитающих: цитологические и экологические аспекты*. М.: Наука, 263 с.
- Тарновский, А. В., Ердаков, А. Е., Литвинов, Ю. Н. (2019) Практическое применение модифицированного метода наименьших квадратов Прони при моделировании коротких временных рядов. *Вестник ИрГЦХА*, № 92, с. 131–147.
- Aho, J., Kalela, O. (1966) The spring migration of 1961 in the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.), at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 3, no. 1, pp. 53–65.
- Anantharaman-Barr, H. G., Decombaz, J. (1989) The effect of wheel running and the estrous cycle on energy expenditure in female rats. *Physiology & Behavior*, vol. 46, no. 2, pp. 259–263. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(89\)90265-5](https://doi.org/10.1016/0031-9384(89)90265-5)
- Boyko, N., Ehrich, D., Kataev, G. et al. (2012) *Lemmus lemmus* L. populations on the Kola Peninsula in 2011. In: H. Henttonen, O. Huitu (eds.). “13th rodens et spatium” *International conference on rodent biology*. Rovaniemi: Finnish Forest Research Institute (Metla) Publ., p. 44.
- Erkinaro, E. (1973) Short-term rhythm of locomotor activity within the 24-h-period in the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus*, and water vole, *Arvicola terrestris*. *Aquilo, Series Zoologica*, vol. 14, pp. 46–58.
- Erkinaro, E. (1974) Locomotor activity patterns for rodents in northern Finland. In: *First international theriological congress. Vol. 1*. Moscow: Nauka Publ., p. 163.
- Framstad, E., Stenseth, N. C., Bjørnstad, O. N., Falck, W. (1997) Limit cycles in Norwegian lemmings: Tensions between phase-dependence and density-dependence. *Proceedings of the Royal Society of London B*, vol. 264, no. 1378, pp. 31–38. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0005>
- Gerkema, M. P. (2002) Ultradian rhythms. In: V. Kumar (eds.). *Biological rhythms*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., pp. 207–215. https://doi.org/10.1007/978-3-662-06085-8_17
- Halle, S., Weinert, D. (2000) Measuring and analysing activity of small mammals in the laboratory and in the field. In: S. Halle, N. C. Stenseth (eds.). *Activity patterns in small mammals: An ecological approach. Ecological studies. Vol. 141*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., pp. 285–312. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18264-8_18
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, article 4.
- Hutchinson, E., Avery, A., VandeWoude, S. (2005) Environmental enrichment for laboratory rodents. *ILAR Journal*, vol. 46, no. 2, pp. 148–161. <https://doi.org/10.1093/ilar.46.2.148>

- Kausrud, K. L., Myrsetrud, A., Steen, H. et al. (2008) Linking climate change to lemming cycles. *Nature*, vol. 456, no. 7218, pp. 93–97. <https://doi.org/10.1038/nature07442>
- Lucas, R. J., Peirson, S. N. (2024) Practical advice on measuring and applying light for laboratory mammals. *Journal of Biological Rhythms*, vol. 39, no. 4, pp. 323–330. <https://doi.org/10.1177/07487304241259514>
- Mulder, C. K., Gerkema, M. P., Van der Zee, E. A. (2013) Circadian clocks and memory: Time-place learning. *Frontiers in Molecular Neuroscience*, vol. 6, article 8. <https://doi.org/10.3389/fnmol.2013.00008>
- Myllymäki, A., Aho, J., Lind, E. A., Tast, J. (1962) Behaviour and daily activity of Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.), during autumn migration. *Annales zoologici Societatis zoologicae-botanicae fennicae “Vanamo”*, vol. 24, no. 2, pp. 1–31.
- Naumova, E. I., Zharova, G. K., Chistova, T. Yu., Mironov, A. D. (2025) Морфoфункциональная специализация пищеварительного тракта леммингов (*Lemmus lemmus* и *Myopus schisticolor*) [Morphofunctional specialization of the digestive tract in lemmings (*Lemmus lemmus* and *Myopus schisticolor*)]. *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya biologicheskaya — Biology Bulletin*, vol. 52, article 128. <https://doi.org/10.1134/S1062359025600886>
- Novak, C. M., Burghardt, P. R., Levine, J. A. (2012) The use of a running wheel to measure activity in rodents: Relationship to energy balance, general activity, and reward. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 36, no. 3, pp. 1001–1014. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.12.012>
- Sherwin, C. M. (1998) Voluntary wheel running: A review and novel interpretation. *Animal Behaviour*, vol. 56, no. 1, pp. 11–27. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0836>
- Stenseth, N. C., Ims, R. A. (eds.). (1993) *The biology of lemmings*. London: Academic Press, 704 p.
- Verwey, M., Robinson, B., Amir, S. (2013) Recording and analysis of circadian rhythms in running-wheel activity in rodents. *Journal of Visualized Experiments*, no. 71, article e50186. <https://doi.org/10.3791/50186>
- Webb, I. C., Antle, M. C., Mistlberger, R. E. (2014) Regulation of circadian rhythms in mammals by behavioral arousal. *Behavioral Neuroscience*, vol. 128, no. 3, pp. 304–325. <http://dx.doi.org/10.1037/a0035885>
- Weinert, D. (2009) Age-dependent changes of the circadian system. *Chronobiology International*, vol. 17, no. 3, pp. 261–283. <https://doi.org/10.1081/CBI-100101048>
- Wollnik, F., Turek, F. W. (1988) Estrous correlated modulations of circadian and ultradian wheel-running activity rhythms in LEW/Ztm rats. *Physiology & Behavior*, vol. 43, no. 3, pp. 389–396. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(88\)90204-1](https://doi.org/10.1016/0031-9384(88)90204-1)

References

- Aho, J., Kalela, O. (1966) The spring migration of 1961 in the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.), at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 3, no. 1, pp. 53–65. (In English)
- Anantharaman-Barr, H. G., Decombaz, J. (1989) The effect of wheel running and the estrous cycle on energy expenditure in female rats. *Physiology & Behavior*, vol. 46, no. 2, pp. 259–263. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(89\)90265-5](https://doi.org/10.1016/0031-9384(89)90265-5) (In English)
- Boyko, N., Ehrlich, D., Kataev, G. et al. (2012) *Lemmus lemmus* L. populations on the Kola Peninsula in 2011. In: H. Henttonen, O. Huitu (eds.). “13th rodens et spatium” *International conference on rodent biology*. Rovaniemi: Finnish Forest Research Institute (Metla) Publ., p. 44. (In English)
- Emel'yanova, L. G., Oboturov, A. S. (2017) Пространственно-временная структура цикла динамики численности норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.) в Фенноскандии [The spatio-temporal structure of the population dynamics of the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus* L.) in Fennoscandia]. *Arctic Environmental Research*, vol. 17, no. 4, pp. 321–335. <https://doi.org/10.17238/issn2541-8416.2017.17.4.321> (In Russian)
- Erdakov, L. N. (1984a) *Organizatsiya ritmov aktivnosti gryzunov [Organization of activity rhythms in rodents]*. Novosibirsk: Nauka Publ., 181 p. (In Russian)
- Erdakov, L. N. (1984b) Спектр ритмов активности, как показатель таксономических и экологических различий [The spectrum of activity rhythms as an indicator of taxonomic and ecological differences]. *Zhurnal obshchej biologii — Journal of General Biology*, vol. 45, no. 2, pp. 301–306. (In Russian)
- Erdakov, L. N. (1991) *Biologicheskie ritmy i printsipy sinkhronizatsii v ekologicheskikh sistemakh (khronoekologiya) [Biological rhythms and principles of synchronization in ecological systems (chronoecology)]*. Tomsk: Tomsk State University Publ., 217 p. (In Russian)
- Erdakov, L. N. (2011) *Biologicheskie ritmy: osob', populyatsiya, soobshchestvo. Tsiklichnost' v zhivykh sistemakh [Biological rhythms: Individual, population, community. Cyclicity in living systems]*. Saarbrücken: Lambert Academic Publ., 152 p. (In Russian)

- Erkinaro, E. (1973) Short-term rhythm of locomotor activity within the 24-h-period in the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus*, and water vole, *Arvicola terrestris*. *Aquilo, Series Zoologica*, vol. 14, pp. 46–58. (In English)
- Erkinaro, E. (1974) Locomotor activity patterns for rodents in northern Finland. In: *First international theriological congress. Vol. 1*. Moscow: Nauka Publ., p. 163. (In English)
- Framstad, E., Stenseth, N. C., Bjørnstad, O. N., Falck, W. (1997) Limit cycles in Norwegian lemmings: Tensions between phase-dependence and density-dependence. *Proceedings of the Royal Society of London B*, vol. 264, no. 1378, pp. 31–38. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0005> (In English)
- Gerkema, M. P. (2002) Ultradian rhythms. In: V. Kumar (eds.). *Biological rhythms*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., pp. 207–215. https://doi.org/10.1007/978-3-662-06085-8_17 (In English)
- Halle, S., Weinert, D. (2000) Measuring and analysing activity of small mammals in the laboratory and in the field. In: S. Halle, N. C. Stenseth (eds.). *Activity patterns in small mammals: An ecological approach. Ecological studies. Vol. 141*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., pp. 285–312. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18264-8_18 (In English)
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, article 4. (In English)
- Hutchinson, E., Avery, A., VandeWoude, S. (2005) Environmental enrichment for laboratory rodents. *ILAR Journal*, vol. 46, no. 2, pp. 148–161. <https://doi.org/10.1093/ilar.46.2.148> (In English)
- Kataev, G. D. (2021) *Fauna i ekologiya mlekopitayushchikh (Rodentia, Insectivora) Laplandii [Fauna and ecology of mammals (Rodentia and Insectivora) of Lapland]*. Saint Petersburg: VVM Publ., 437 p. (In Russian)
- Kataev, G. D., Okulova, N. M. (2010) Norvezhskij lemming *Lemmus lemmus* L. i global'noe poteplenie [The Norwegian lemming *Lemmus lemmus* L. 1758 in the period of global warming]. *Doklady Akademii nauk — Doklady Biological Sciences*, vol. 435, no. 1, pp. 441–443. <https://doi.org/10.1134/S0012496610060207> (In Russian)
- Kausrud, K. L., Mysterud, A., Steen, H. et al. (2008) Linking climate change to lemming cycles. *Nature*, vol. 456, no. 7218, pp. 93–97. <https://doi.org/10.1038/nature07442> (In English)
- Lucas, R. J., Peirson, S. N. (2024) Practical advice on measuring and applying light for laboratory mammals. *Journal of Biological Rhythms*, vol. 39, no. 4, pp. 323–330. <https://doi.org/10.1177/07487304241259514> (In English)
- Mironov, A. D., Erdakov, L. N. (2018) Populyatsionnye tsikly norvezhskogo lemminga (*Lemmus lemmus* (L., 1758)) v Fenoskandii [Population cycles of Norway lemming (*Lemmus lemmus*) in Fennoscandia]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, vol. 123, no. 6, pp. 12–21. (In Russian)
- Mironov, A. D., Golubeva, O. M. (2005) Faza aktivnosti — elementarnaya ekologicheskaya edinita vremennoj struktury v deyatel'nosti 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 povedencheskaya ekologiya mlekopitayushchikh: materialy nauchnoj konferentsii [Behavior and behavioral ecology of mammals: Proceedings of scientific conference]*. Moscow: KMK Scientific Press, pp. 28–30. (In Russian)
- Mironov, A. D., Golubeva, O. M. (2007) Problemy registratsii sutochnykh ritmov gryzunov [Problems of recording circadian rhythms of rodents]. In: *IV Vserossiyskaya konferentsiya po povedeniyu zhivotnykh [IV All-Russian conference on animal behavior]*. Moscow: Galleya-Print, p. 589. (In Russian)
- Mironov, A. D., Stasyuk, I. V., Kataev, G. D. et al. (2017) Uchet i monitoring melkikh mlekopitayushchikh na videoregistratsionnykh lineynykh transektakh [Accounting and monitoring of small mammals on video registration linear transects]. In: *Vklad zapovednoj sistemy v sokhranenie bioraznoobraziya i ustojchivoe razvitie: materialy Vserossiyskoj konferentsii (s mezhdunarodnym uchastiem), posvyashchennoj 85-letiyu organizatsii Tsentral'no-Lesnogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika i 100-letiyu zapovednoj sistemy Rossii [The contribution of the nature reserve system to the conservation of biodiversity and sustainable development: Proceedings of the All-Russian conference (with international participation) dedicated to the 85th anniversary of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve and the 100th anniversary of the reserve system of Russia]*. Tver: Tver State University Publ., pp. 361–367. (In Russian)
- Mulder, C. K., Gerkema, M. P., Van der Zee, E. A. (2013) Circadian clocks and memory: Time-place learning. *Frontiers in Molecular Neuroscience*, vol. 6, article 8. <https://doi.org/10.3389/fnmol.2013.00008> (In English)
- Myllymäki, A., Aho, J., Lind, E. A., Tast, J. (1962) Behaviour and daily activity of Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.), during autumn migration. *Annales zoologici Societatis zoologicae-botanicae fennicae “Vanamo”*, vol. 24, no. 2, pp. 1–31. (In English)
- Nasimovich, A. A., Novikov, G. A., Semenov-Tyan-Shanskij, O. I. (1948) Norvezhskij lemming (ego ekologiya i rol' v prirodnom komplekse Laplandskogo zapovednika) [The Norwegian lemming: Its ecology and role in the nature complex of the Lapland reserve]. In: *Fauna i ekologiya gryzunov [Fauna and ecology of rodents]. Iss. 3*. Moscow: Lomonosov Moscow State University Publ., pp. 203–262. (In Russian)

- Naumova, E. I., Zharova, G. K., Chistova, T. Yu., Mironov, A. D. (2025) Morfofunktsional'naya spetsializatsiya pishchevaritel'nogo trakta lemmingov (*Lemmus lemmus* i *Myopus schisticolor*) [Morphofunctional specialization of the digestive tract in lemmings (*Lemmus lemmus* and *Myopus schisticolor*)]. *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya biologicheskaya — Biology Bulletin*, vol. 52, article 128. <https://doi.org/10.1134/S1062359025600886> (In English)
- Norvezhskij lemming — *Lemmus lemmus* [Norwegian lemming — *Lemmus lemmus*]. (2025) *Ekologicheskij tsentr "Ekosistema" [Field educational center "Ecosystem"]*. [Online]. Available at: <https://ecosistema.ru/08nature/mamm/132.htm> (accessed 11.05.2025). (In Russian)
- Novak, C. M., Burghardt, P. R., Levine, J. A. (2012) The use of a running wheel to measure activity in rodents: Relationship to energy balance, general activity, and reward. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 36, no. 3, pp. 1001–1014. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.12.012> (In English)
- Sherwin, C. M. (1998) Voluntary wheel running: A review and novel interpretation. *Animal Behaviour*, vol. 56, no. 1, pp. 11–27. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0836> (In English)
- Sokolov, V. E., Kuznetsov, G. V. (1978) *Sutochnye ritmy aktivnosti mlekopitayushchikh: tsitologicheskie i ekologicheskie aspekty [Daily rhythms activity of mammalian: Cytological and ecological aspects]*. Moscow: Nauka Publ., 263 p. (In Russian)
- Stenseth, N. C., Ims, R. A. (eds.). (1993) *The biology of lemmings*. London: Academic Press, 704 p. (In English)
- Tarnovsky, A. V., Erdakov, L. E., Litvinov, Yu. N. (2019) Prakticheskoe primenenie modifitsirovannogo metoda naimen'shikh kvadratov Proni pri modelirovanii korotkikh vremennykh ryadov [Practical application of the modified Prony least squares method for modelling of short time series]. *Vestnik IrGSKhA*, no. 92, pp. 131–147. (In Russian)
- Verwey, M., Robinson, B., Amir, S. (2013) Recording and analysis of circadian rhythms in running-wheel activity in rodents. *Journal of Visualized Experiments*, no. 71, article e50186. <https://doi.org/10.3791/50186> (In English)
- Webb, I. C., Antle, M. C., Mistlberger, R. E. (2014) Regulation of circadian rhythms in mammals by behavioral arousal. *Behavioral Neuroscience*, vol. 128, no. 3, pp. 304–325. <http://dx.doi.org/10.1037/a0035885> (In English)
- Weinert, D. (2009) Age-dependent changes of the circadian system. *Chronobiology International*, vol. 17, no. 3, pp. 261–283. <https://doi.org/10.1081/CBI-100101048> (In English)
- Wollnik, F., Turek, F. W. (1988) Estrous correlated modulations of circadian and ultradian wheel-running activity rhythms in LEW/Ztm rats. *Physiology & Behavior*, vol. 43, no. 3, pp. 389–396. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(88\)90204-1](https://doi.org/10.1016/0031-9384(88)90204-1) (In English)

Для цитирования: Миронов, А. Д., Ердиков, Л. Н., Скворцов, В. В. (2025) Ритмы активности норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.) в экспериментальных условиях. *Амурский зоологический журнал*, т. XVII, № 3, с. 546–565. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-3-546-565>

Получена 26 июня 2025; прошла рецензирование 12 августа 2025; принята 19 августа 2025.

For citation: Mironov, A. D., Erdakov, L. N., Skvortsov, V. V. (2025) Rhythms of motor activity of the Norwegian lemming under experimental conditions. *Amurian Zoological Journal*, vol. XVII, no. 3, pp. 546–565. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-3-546-565>

Received 26 June 2025; reviewed 12 August 2025; accepted 19 August 2025.