



Check for updates

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-3-758-778>
<https://www.zoobank.org/References/16FB5857-D781-423F-B056-5083BCCB78E0>

УДК 59.084+57.034+599.323.43

Разнообразие циклов двигательной активности самок норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.)

А. Д. Миронов^{1✉}, Л. 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

Право: © Авторы (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. Видовые особенности двигательной активности норвежского лемминга изучались в экспериментальных условиях. Особое внимание уделено самкам, которые у большинства видов грызунов определяют социальную структуру сообществ. Впервые для самок норвежского лемминга проведены детальные описания многосуточной (до 430 суток) 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. 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. Рассчитаны ультра-, цирка- и инфрадианные периодические составляющие двигательной активности у самок лемминга. Обсуждается значимость установленных периодов.

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

Diversity of locomotor activity cycles of female Norwegian lemmings (*Lemmus lemmus* L.)

А. Д. Мирован^{1✉}, Л. Н. Ермаков², В. В. Скворцов¹
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

Aleksandr 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: 9235-5947

Scopus Author ID: 7101863670

ResearcherID: AAG-5732-2019

ORCID: 0000-0001-6140-8542

Copyright: © The Authors (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. This study experimentally examined the species-specific patterns of locomotor activity in the Norwegian lemming. A particular focus was given to females, which determine the social structure of communities in most rodent species. For the first time, detailed descriptions of multi-day (up to 430 days) activity in the L:D=12:12 mode are provided. Activity patterns were recorded using video monitoring and continuous recording of wheel-running behavior. Data on individual variability in total daily and locomotor activity were obtained. To analyze the cyclicity of multi-day activity, a numerical processing approach for empirical time series was applied to identify hidden periodic components. Nonparametric (Fourier transform) and parametric (modified Prony least squares) methods were employed. Ultradian, circadian, and infradian periodic components of locomotor activity in female lemmings were calculated. The paper discusses the significance of identified periodicities.

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

Введение

Вопрос о периодичности как факторе естественного отбора встал особенно остро после того, как было доказано, что так называемые «эндогенные» суточные ритмы в действительности представляют собой циркадные ритмы и что отклонение от точно 24-часового периода является не только фактором изменчивости, но и частично передается по наследству.

Природное сообщество животных существует в постоянно меняющихся условиях среды. Физиология и поведение организмов реагируют на периодичность изменения этих условий адаптацией внутренних функциональных ритмов организма к ритмам среды (Уиттекер 1980), например, согласование функций организма со сменой дня и ночи (внешнее воздействие) и в то же время с ритмом наполнения и опорожнения желудка (внутреннее воздействие).

Адаптивное значение биологических ритмов — одна из важнейших и актуальнейших проблем, но, несмотря на повышенный к ней интерес среди исследователей разных биологических специальностей, она остается недостаточно изученной (Refinetti 2016).

Общая цель хроноэкологических исследований заключается в установлении соответствия хронобиологических особенностей животных с известными для них экологическими и таксономическими особенностями. А это означает, прежде всего, необходимость уточнения характеристик биологических ритмов животных и выяснение их экологической значимости. Особенно важным можно считать выяснение экологических адаптаций с помощью усиления тех или иных периодических составляющих активности.

Почему норвежский лемминг? Интерес к исследованию норвежского лемминга возник не случайно. В филогенетическом плане этот вид во многом остается загадкой (Spitsyn et al. 2021); в экологическом — это легенда Севера (Насимович и др. 1948; Stenseth, Ims 1993); в зоологическом —

очень много вопросов о пространственно-временной структуре (Myllymäki et al. 1962; Erkinaro 1973). При этом все знают этого фотогеничного зверька, все о нем слышали. Но многие легенды о лемминге, как всегда, рождаются и поддерживаются от незнания.

Почему интерес именно к самкам? Весь наш предшествующий опыт работы с грызунами и в полевых, и в лабораторных исследованиях (Ердаков 2011) показал особое значение самок в пространственной организации поселений грызунов. Самки у многих видов грызунов формируют своеобразную «кристаллическую решетку» стабильности территориальных отношений (Bujalska 1973; Громов 2008).

Все эти соображения заставили нас внимательно изучить особенности циркадных ритмов самок норвежского лемминга — вида, во многих отношениях очень широко известного (Stenseth, Ims 1993), но суточные ритмы которого тем не менее оставались в тени исследований его популяционной цикличности. И только в совсем недавнее время к этой стороне его жизни проявился интерес (Semb-Johansson et al. 2000; Миронов и др. 2025).

В условиях вольерного содержания оценивалась интенсивность двигательной активности, измеряемая ежедневным количеством оборотов колеса-моционника, установленного в вольере при режиме искусственного фотопериода (СТ 12:12).

Сам феномен двигательной активности, осуществляемой зверьком в колесе-моционнике, может быть по-разному интерпретирован (Verwey et al. 2013). Прежде всего, это реализация внутренних потребностей зверька, осуществляемая в природе через изменения двигательной активности. Рост такой активности можно заметить и в периоды размножения зверьков (поиск полового партнера, спаривание), и при расселении животных после выхода молодых и расселении их по территории. Повышение двигательной активности наблюдается и при массовых миграциях этих животных. Так что «бег в колесе» — это своеобразный индикатор изменения двига-

тельной активности животных в разные периоды их жизни для выполнения различных потребностей (Sherwin 1998; Gerkema 2002; Novak et al. 2012).

Эксперимент длился чуть более года, поэтому уверенно установить периоды ритмов зверька стало возможным в диапазоне от нескольких минут до 3–4 месяцев. Все они включены в диапазон колебаний, который принято обозначать как инфрадианные ритмы (Катинас и др. 2015). Среди них есть и так называемые циркаритмы. Здесь традиционно (Halberg, Reinberg 1967) выделяют несколько совокупностей ритмов в соответствии с их физической или физиологической значимостью. Это инфрадианные ритмы (от 1,16 до 5,99 суток), циркасемидианные (~3,5 суток), циркасептанные (6–8 суток) циркавигентанные (~20 суток), циркатригентанные (~30 суток), а также циркануальные (~1 года) и трансаннуальные (~2 лет).

Инфрадианные ритмы у животных исследованы очень мало, для норвежских леммингов такие материалы в литературе единичны (Stenseth, Ims 1993; Halle, Weinert 2000). В медицинских работах ритмы этого диапазона активно изучаются, оцениваются не только аспекты их происхождения (Хильдебрандт и др. 2006), но и взаимосвязи с другими ритмами, например цирканными (Степанова 1979). Предполагают физиологические и биохимические основания для этих циклов и их возможные взаимосвязи (Соколов, Кузнецов 1978; Галимова и др. 2019). Многие исследователи неоднократно высказывали мысль о взаимосвязи биологических ритмов с различными периодами (Ердаков 1984а; Айзман 2001; Haim et al. 2004).

Целью работы было выяснение структуры ритмов двигательной активности самок лемминга в диапазоне от ультрадианных (от 2 до 24 ч.), циркадных (24 ± 4 ч.) до инфрадианных и сезонных.

В соответствии с целью исследований предполагалось решение следующих задач:

- описание особенностей распределения двигательной (колесной) активности зверьков в темное и светлое время суток;

- выяснение статистических характеристик суточной двигательной активности и ее трендов;

- оценка индивидуальной изменчивости двигательной активности;

- выяснение хронобиологических характеристик ритмов подвижности, спектра их периодических составляющих, соотношения их мощностей;

- определение параметров циркадного и, возможно, цирканного ритмов у самок этого вида грызунов.

Материал и методы обработки

Материалы

Норвежский лемминг при всем обилии зоологической информации о его образе жизни остается крайне малоизученным видом (Wilson, Reeder 2005). Существует зоологическая практика продолжения (дополнения) полевых исследований проведением лабораторных наблюдений. Временная структурированность деятельности любого живого существа — это обычно начало информации (ключ) по любому другому направлению изучения биологии вида. Соответственно, важным вопросом можно считать изучение активности его особей.

Животные содержались в боксах поодиночке. Основное питание — свежий мох (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Dicranum* spp.). Постоянный фоторежим 12:12. Температура ± 18 °С. Регистрация двигательной активности (ДА) по оборотам колеса. Каждые 30 дней велась видеорегистрация 3–5 суток. Подробное описание методики содержания леммингов представлено в работе А. Д. Миронова с соавторами (Миронов и др. 2025).

Для норвежского лемминга впервые получены многомесячные данные о ДА. Распределение во времени и интенсивность использования колеса нам показались любопытными. Анализируем феномен двигательной колесной активности (ДКА). ДКА — только часть бюджета общей внегнздовой активности, поэтому не определяет видовой тип суточной активности. Для норвежского лемминга характерен

полифазный ритм активности с преимущественно ночной ДА.

В наблюдениях участвовали в разные годы шесть самок: F06 (09–18.09.2011); F27 (09–18.09.2011); F39 (09–18.09.2011); F19 (01.03.2020–07.05.2021); F25 (01.09.2023–07.11.2024); F55 (31.08–24.12.2012). Детальное описание суточной активности ♀ F06, F27, F39 было дано в статье Миронова с соавторами (Миронов и др. 2025). В период 2012–2024 гг. продолжены лабораторные наблюдения по биологии норвежского лемминга. Длительные инструментальные наблюдения были проведены с ♀ F19, F25, F55.

Счетные методы

Использованы два метода числовой обработки эмпирических временных рядов с целью выявления в них скрытых периодических составляющих: непараметрический (преобразование Фурье) и параметрический (модифицированный метод наименьших квадратов Прони). Модифицированный метод наименьших квадратов Прони в последнее время все чаще используется для такого материала (Кухаренко 2009). Поскольку используется математический аппарат, опирающийся, в частности, на линейное прогнозирование вперед и назад (модифицированный метод Прони), становится возможным выделить в исследуемом процессе периодические составляющие с периодом, даже превышающим длину ряда. Критерием для такого выделения является наилучшая подгонка модели к исходным данным.

Оба способа обработки реализованы в авторской программе А. В. Тарновского, которую мы и применяли (Тарновский и др. 2019).

Для трендов проверяли гипотезу об отличии коэффициентов от нуля и рассчитывали коэффициент детерминации R^2 . Полученные значения отражаются в тексте только в том случае, когда нулевая гипотеза о равенстве обоих коэффициентов регрессии нулю отбрасывается. В противном случае линейная регрессия исключается из модели процесса. Для ограничения числа гармоник в модели использовали тест Льюнга — Бокса для автокорреляции остатков с заданным критерием. Для статистических расчетов применяли программу Past (Hammer et al. 2001).

Полученные результаты

Изменение интервала времени при обработке материала, полученного при многомесячной записи колеса-моционника, позволило рассчитать параметры множества ритмов двигательной активности зверьков. При анализе почасовой записи выделены ультра-, цирка- и некоторые инфрадианные периодические составляющие активности. Увеличение интервала до суточного дало возможность оценить периодические составляющие от двух суток и более до сезонных и циркануальных ритмов. Таблица 1 иллюстрирует как среднесуточную изменчивость интенсивности подвижности зверьков, так и особенности ее распределения в дневное и ночное время.

Таблица 1.
Средние значения суточной двигательной активности самок норвежского лемминга в экспериментальных условиях (число оборотов колеса за сутки)

Table 1.
Average daily locomotor activity of female Norwegian lemmings under experimental conditions (wheel revolutions per day)

	F06	F27	F39	F55	F19	F25
M ± m	36112,44 ± 2116,12	45360,33 ± 4520,01	45816,33 ± 3437,58	24776,3 ± 1706,13	22759,0 ± 591,56	32724,3 ± 618,79
lim (n)	25303 ÷ 48059 (9)	24267 ÷ 68878 (9)	34452 ÷ 56047 (6)	16487 ÷ 40437 (14)	23 ÷ 64709 (430)	45 ÷ 92279 (434)
Sd	6348,36	13560,04	8420,32	6383,77	12258,71	12562,32
CV, %	17,6	29,9	18,37	25,76	53,86	38,56
Доля в ночи, %	95,43	55,45	96,34	76,81	84,72	93,26

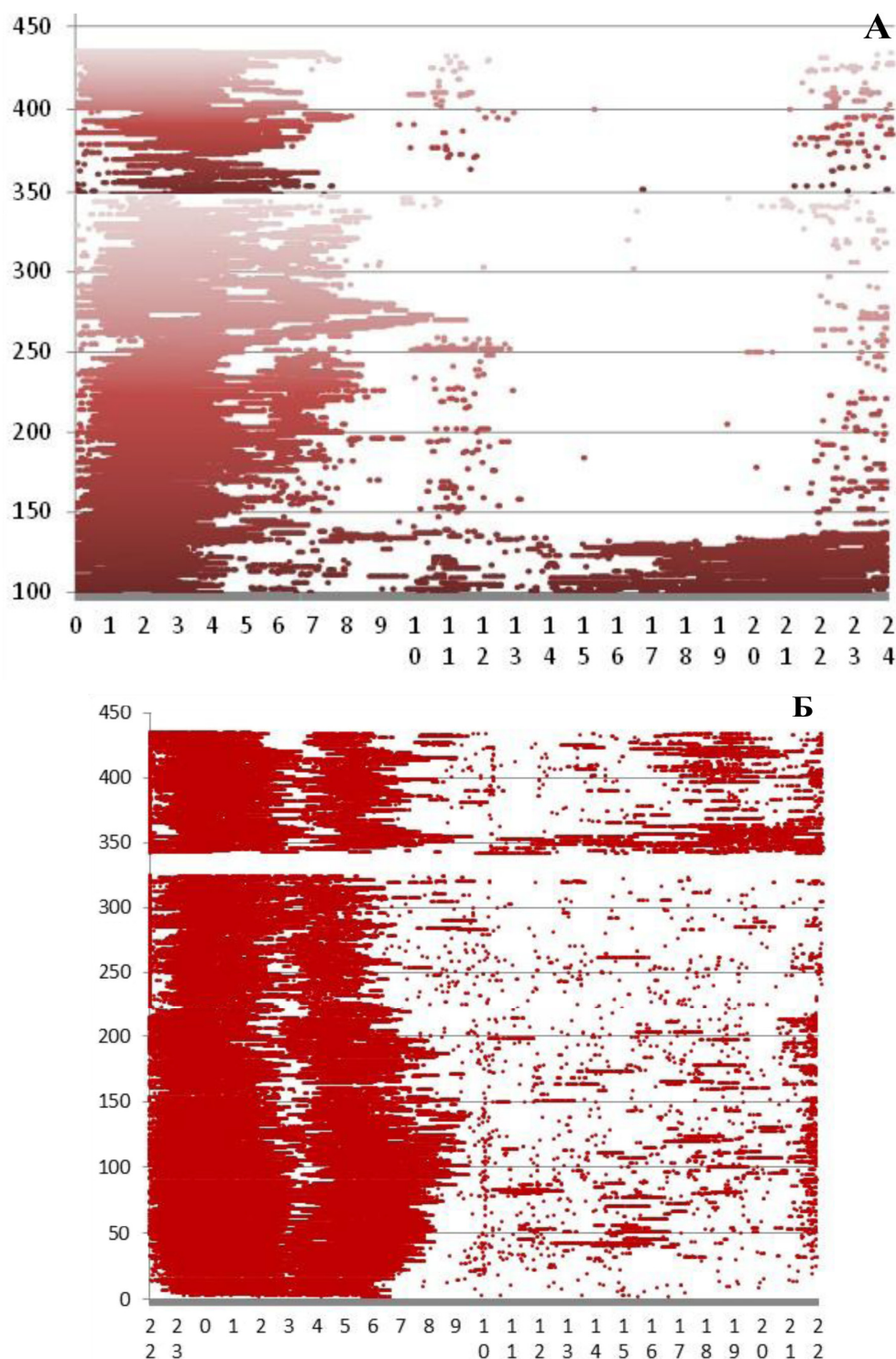


Рис. 1. Суточная приуроченность двигательной (колесной) активности норвежского лемминга. А — Актограмма ♀ F19 при содержании с 08.07.2023 по 09.05.2024. С:Т = 12:12. Ночь с 18:00 (шкала: 100–435); Б — Актограмма ♀ F25 при содержании с 01.09.2023 по 07.11.2024 (450 суток). С:Т = 12:12. Ночь с 22:00 (шкала: 0–435).

По оси ординат — номер экспериментальных суток; по оси абсцисс — время суток

Fig. 1. Daily locomotor (wheel) activity patterns of the Norwegian lemming.

A — actogram of ♀ F19, recorded from 8 July 2023 to 9 May 2024. L:D = 12:12. Nighttime from 6:00 PM. (Scale: 100–435). B — actogram of ♀ F25, recorded from 1 September 2023 to 7 November 2024 (450 days). L:D = 12:12. Nighttime from 10:00 PM. (Scale: 0–435)

Note: Y-axis: experimental day number; X-axis: time of day

Таблица 2.

Статистические характеристики почасовой двигательной активности ♀ норвежского лемминга

Table 2.

Statistical characteristics of hourly locomotor activity ♀ Norwegian lemmings

Параметры→ Особь↓	п, час.	М ± m, обороты/час.	σ	CV, %	Тренд полиномиальный
F06	239	1473,17 ± 129,36	1999,82	135,75	1609.758 – 1.148 * t; α ≥ 0,05
F27	239	1847,80 ± 101,66	1571,62	85,05	1090.408 + 6.365 * t; R ² = 0.078; α ≤ 0,05
F39	184	1690,12 ± 164,02	2224,80	131,64	1262.987 + 4.668 * t; α ≥ 0,05
F19	168	1684,19 ± 206,01	2670,2	158,55	328.610 + 10.010 * t; α ≥ 0,05
F25	168	854,84 ± 107,6	1394,68	163,15	1992.066 – 3.687 * t; α ≥ 0,05
F55	180	1224,5 ± 141,73	1901,44	155,28	845.186 + 1.405 * t; R ² = 0.049; α ≤ 0,05

Временные предпочтения в колесной активности

Важной характеристикой активности является графика приуроченности (предпочтения) ко времени на суточной шкале (рис. 1 А, Б).

В наших наблюдениях подвижности нескольких самок можно заметить, что большинство из них чисто ночные животные. Только одна из участвующих в эксперименте ♀ F27 имела круглосуточную подвижность. На феномен этой самки мы указывали в предыдущей публикации (Миронов и др. 2025).

В светлое время суток лемминг пользуется колесом в отдельных, чрезвычайных случаях. Весь массив ночной активности имеет в середине просвет, что вызвано распределением колесной активности между двумя фазами ночной деятельности в структуре суточной активности. Фаза покоя непродолжительная (1–1,5 часа), а то и вовсе отсутствует (рис. 1).

Для описания различных периодических составляющих подвижности самок обработка наблюдений производилась с разным шагом суммирования: час, сутки, месяц.

Почасовая активность

На основе длительных наблюдений исследовались несколько самок. Для сравнения предлагаются статистические характеристики участвовавших в эксперименте

особей (табл. 2). Представлены соизмеримые по длительности интервалы наблюдений, по ним можно оценить индивидуальную колесную активность зверьков по традиционным параметрам.

Примерно равнозначная длина исследуемых выборок позволила оценить разброс средних значений — 850–1850 оборотов в час. Разные самки имеют заметные различия в интенсивности двигательной активности. Изменчивость этой характеристики у одной и той же особи в разные сутки невелика (табл. 2). Заметно и сходство вариативности среднесуточной активности, только одна ♀ F25 показала заметно более низкие результаты в суточной подвижности. Полиномиальный тренд средней величины на протяжении записи может быть достоверным, менее часто отмечается недостоверный тренд. Он может быть как положительным, так и отрицательным.

На основе этих расчетов можно утверждать, что в интенсивности суточной активности леммингов присутствуют значительные индивидуальные различия.

Норвежского лемминга в подавляющем числе описаний определяют как ночного зверька. На нашем материале было трудно посчитать доли средней величины колесной подвижности в дневное и ночное время (табл. 3).

Визуально можно судить об изменениях активности на примере ♀ F19 на шкале

Таблица 3.

Суточное значение колесной активности у самок норвежского лемминга ($M \pm m$, об./час.)

Table 3.

Daily wheel activity of female Norwegian lemmings ($M \pm m$ wr/hr)

Параметры→ Самка↓	Ночь	Доля, %	День	Доля, %
F06	2783,28 ± 186,26	94,9	152,04 ± 55,18	5,1
F27	2038,17 ± 138,75	55,4	1655,83 ± 147,09	44,6
F39	3072,03 ± 229,41	94,5	182,57 ± 74,50	5,5
F19	2635,65 ± 100,1	97,8	60,1 ± 17,23	2,2
F25	2258,28 ± 53,53	96,8	74,04 ± 14,15	3,2

времени по ее хронограмме (рис. 2). При переносе этой же информации на частотную шкалу (представление ее в виде множества циклов различного периода и мощности — спектра) можно выяснить, какие колебания и в каком количестве характерны для лемминга ♀ F19.

Небольшое снижение активности за срок наблюдений, ее тренд заметен на хронограмме (рис. 2). Общий вид хронограммы обрисован постоянным абсолютным преобладанием по мощности циркадной

периодичности. Это не позволяет заметить ритмы большей частоты, однако перемены амплитуды суточной периодики позволяют говорить о присутствии еще и инфрадианных составляющих двигательной активности. Они различны, можно заметить как пятилетнюю, так и тридцатилетнюю цикличность. Большинство инфрадианных циклов выявляются на частотной шкале, то есть на изображении спектров (рис. 3). Хотя и здесь громадное преобладание мощности циркадного ритма мешает графическому

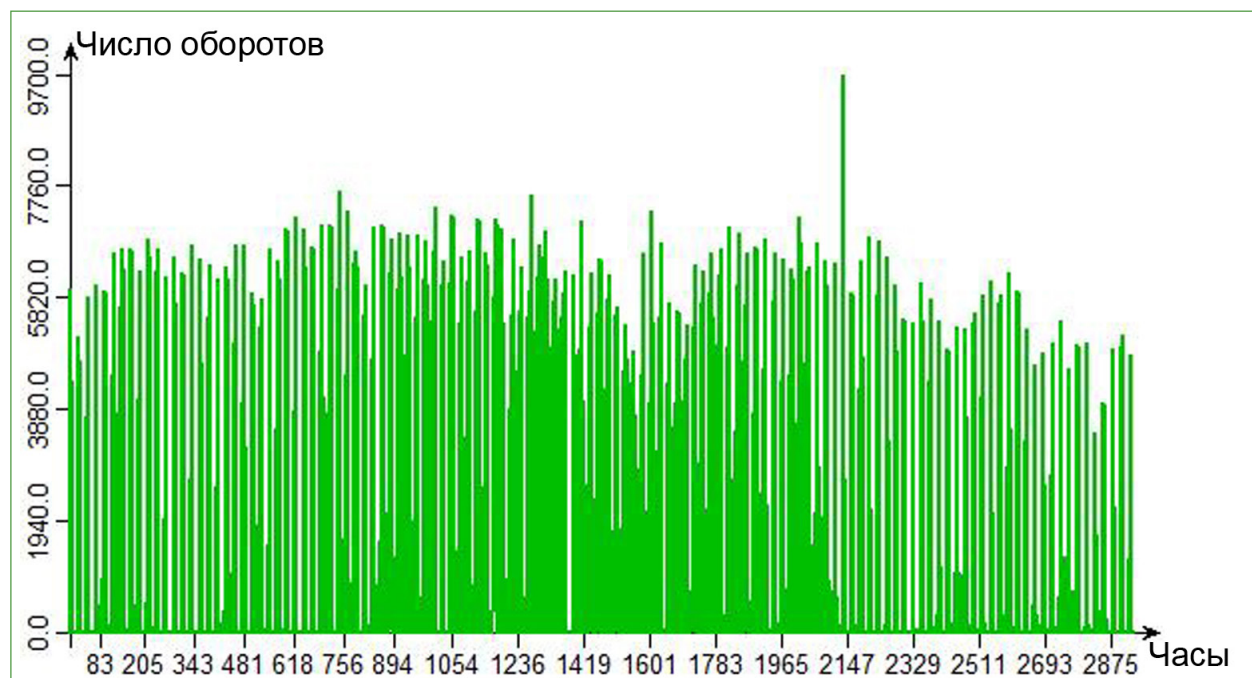


Рис. 2. Хронограмма активности (около 120 суток) ♀ F19 за время наблюдений при СТ = 12:12. Тренд $1711,710 - 0,250 * t$; $R^2 = 0,009$; $\alpha \leq 0,05$.

По оси ординат — число оборотов колеса; по оси абсцисс — часы

Fig. 2. Activity chronogram (approximately 120 days) of ♀ F19 under L:D = 12:12. Trend: $1711.710 - 0.250 * t$; $R^2 = 0.009$; $\alpha \leq 0.05$

Note: Y-axis: wheel revolutions; X-axis: hours

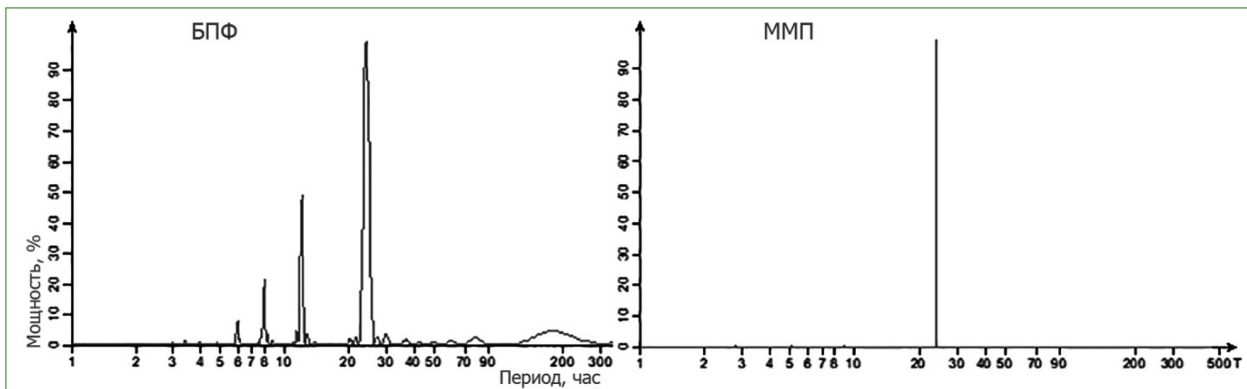


Рис. 3. Спектры (БПФ и ММП) суточных ритмов подвижности ♀ F19

По оси ординат — мощность, %; по оси абсцисс — период

Fig. 3. Power spectra (FFT and MMF) of circadian rhythmicity in motility of ♀ F19

Note: Y-axis: power (%); X-axis: period

проявлению остальных (ультра- и инфрадианных) гармоник. Можно различить только доминирующие из них.

Более подробно эти гармонические составляющие отображены на спектре, полученном с помощью быстрого анализа Фурье (БПФ). Здесь четыре больших пика с доминирующим циркадным.

Кроме того, заметны и маломощные гармонические составляющие как в высоких частотах (3–5-часовые), так и более мощные — инфрадианные, приблизительно 180-, 85- и 30-часовые (рис. 3, БПФ).

Спектр, полученный методом Прони (ММП), подтверждает предыдущий. Это более «грубый» метод, на изображении, изготовленном с его помощью, отчетливо видна только циркадная периодика. Две ультрадианные — 5- и 2-часовые — малозаметны (рис. 3, ММП).

Рассчитанные более точные параметры частоты и мощности колебаний подвижности ♀ F19 вынесены в таблицу 4. Ими не исчерпываются все присутствующие на спектре двигательной активности лемминга гармоника, ведь каждая из них представлена не одним значением, а полосой частот. Для обсуждения мы ограничимся наиболее мощными периодическими составляющими в каждой из таких полос и опустим множество совсем незначительных по мощности колебаний, полученных при БПФ. Некоторым подтверждением присутствия этих колебаний будет получение близких по частоте и соотношениям мощности ритмов, рассчитанных с помощью модифицированного метода Прони (ММП).

Безусловно доминирующим на спектрах выступает 24-часовой цикл, причем

Таблица 4.
Соотношение величины и мощности ультра- и циркадианных периодических составляющих ритмов ♀ F19

Table 4.
The ratio of the magnitude and power of ultra- and circadian periodic components of the rhythms of ♀ F19

Период, час. → Метод счета ↓	40–60	23–25	10–12	8–10	4,9–7	3–4	2–3
БПФ	59,4	24,0	12,0	8,3	6,0	3,9	2,6
	39,4	357,6	251,6	66,4	101,2	34,8	21,1
	42,2	21,5	11,4	9,2	4,9	3,3	2,1
	35,4	57,1	79,0	24,1	32,3	11,8	13,6
ММП		23,9		9,0	5,1	3,7	2,2
		1324		26,1	54,4	15,2	33,0

Таблица 5.

**Соотношение величины и мощности периодических составляющих ритмов
двигательной активности самок лемминга**

Table 5.

Ratio of magnitude and power of periodic locomotor activity in female lemmings

Период, час. → Особь ↓	20–30	10–13	7–9	5–6,5	5,1–3,1		2–3	
F6 (n 24)	23,3 1905,3		7,7 637,9	6,3 1102,3	4,4 420,4		3,2 359,8	
F6 (n 239)	24,3 1881,6	10,4 100,4		6,5 112,0	4,8 279,7	3,0 226,6	2,6 151,4	2,2 79,9
F27 (n 239)	24,3 406,3		7,9 261,0	6,0 219,4	4,7 277,0	3,5 702,6	2,8 211,8	2,2 157,7
F39 (n 184)	24,6 2123,2		9,3 67,1	5,4 271,4		3,7 47,1	2,8 181,1	2,2 68,7
F19 (n 168)	24,2 2940,8	12,0 1846,1	7,8 381,7	5,1 95,7		3,4 158,5	2,5 89,2	2,2 70,4
F25 (n 168)	24,1 1474,9	11,9 903,1	7,4 117,9	5,2 96,8	4,2 101,2	3,3 61,9	2,8 41,4	2,1 33,5
55f (n 180)	24,1 466,7	12,2 848,7	8,5 168,9	6,1 106,3	4,7 237,1	3,8 71,7	2,7 157,9	2,4 58,1

при расчете с помощью БПФ вторыми по мощности оказываются кратные ему 12- и 6-часовые ультрадианные циклы. Значительной оказывается и периодичность в 8,3 часа. Заметной мощностью обладают и некоторые высокочастотные (2–5-часовые) циклы. Инфрадианные ритмы активности (40–60-часовые), хотя и заметные по мощности (БПФ), анализ Прони не выявил.

Данные цикличности циркадной и ультрадианной активности всех самок лемминга, участвовавших в экспериментах, сведены в таблицу 5. Они дают представление об общих особенностях ритмов характерных для самок периодических составляющих подвижности. Обратим внимание на основные из них. Для всех зверьков присущ циркадный ритм, причем его параметры чуть выше 24 часов, а мощность всегда доминирует среди прочих гармоник.

Чаще всего на спектрах колесной активности самок присутствует кратная составляющая этого ритма — 12-часовая, ее мощность нередко субдоминирующая. Обязательно отмечены среди циклов подвижности значительные по мощности 5–7-часовые пики. Относительно небольшие по мощности 4- и 2–3-часовые гармо-

ники также отмечены на спектрах подвижности всех зверьков.

Итак, для колесной суточной активности самок леммингов характерен прежде всего циркадный ритм, наиболее мощный на спектре. По совокупности данных у всех самок его период составляет $24,13 \pm 0,15$ ч. ($n = 7$; $\sigma = 0,40$). Имеются в картине этой активности ультра- и инфрадианные составляющие средней и в основном малой мощности.

Активность посуточная

Для оценки параметров и сравнения особей были посчитаны статистические показатели посуточной (с шагом 24 часа) двигательной активности самок норвежского лемминга (табл. 6). Отобраны только зверьки, активность которых фиксировали от двух месяцев и дольше.

Среднесуточное число оборотов колеса оказалось строго индивидуально для зверьков, и отличия эти высокодостоверны, а вот вариабельность суточного показателя движения для всех получилась близкой. То есть грызуны, хотя и сильно различные по интенсивности бегания, довольно стабильно поддерживают свой темп (табл. 6). На протяжении всего срока

Таблица 6.

Статистические характеристики двигательной ежесуточной активности самок лемминга

Table 6.

Statistical characteristics of daily locomotor activity of female lemmings

Параметры→ Особь↓	n, сут.	M ± m, обороты/сут.	σ	CV, %	Тренд полиномиальный
F19	435	22722 ± 591,48	12334,16	54,29	35078.995 – 56.710 * t; R ² = 0.337; α ≤ 0,01
F25	416	32809 ± 615,37	12551,22	38,26	36139.184 – 28.827 * t; R ² = 0.053; α ≤ 0,05
55f	59	44134 ± 3036,58	23324,42	52,85	20742.881 + 806.585 * t; R ² = 0.353; α ≤ 0,01

наблюдений подвижность особей не была постоянной, у двух первых самок (табл. 6) она достоверно медленно снижалась, а у последней самки тоже достоверно, но быстро возрастала.

При определении многосуточных колебаний колесной активности разнообразие периодов возросло. Визуально на хронограмме (рис. 2) заметны мощные 1,5–2-месячные колебания. Это позволяет видеть за время наблюдений пять отрезков времени, на которых происходит повышение мощности (пять циклов).

В течение каждого из них наблюдаются инфрадианные, близкие по частоте колебания, нередко включающие в себя ритмы еще большей частоты. Анализировать такую сложную многоциклическую картину легче, если перевести ее на частотную шкалу (рис. 4).

Были получены частотные спектры одной и той же хронограммы, рассчитанные двумя математическими способами, левый — с помощью БПФ, правый — с применением ММП. Как и почасовые, эти изображения спектров в целом повторяют друг друга, различна только степень детализации частот. Быстрое преобразование Фурье позволило выявить три очень мощные гармонические составляющие в порядке убывания: 3-месячную, 3-недельную и примерно 6-суточную (рис. 4, БПФ). Следующими по уровню мощности были четыре гармоники: примерно месячная, полуторанедельная, приблизительно 6- и 5-суточные.

Наконец, группа ритмов малой мощности, но хорошо различимых, заполняет 2–4-суточную полосу частот.

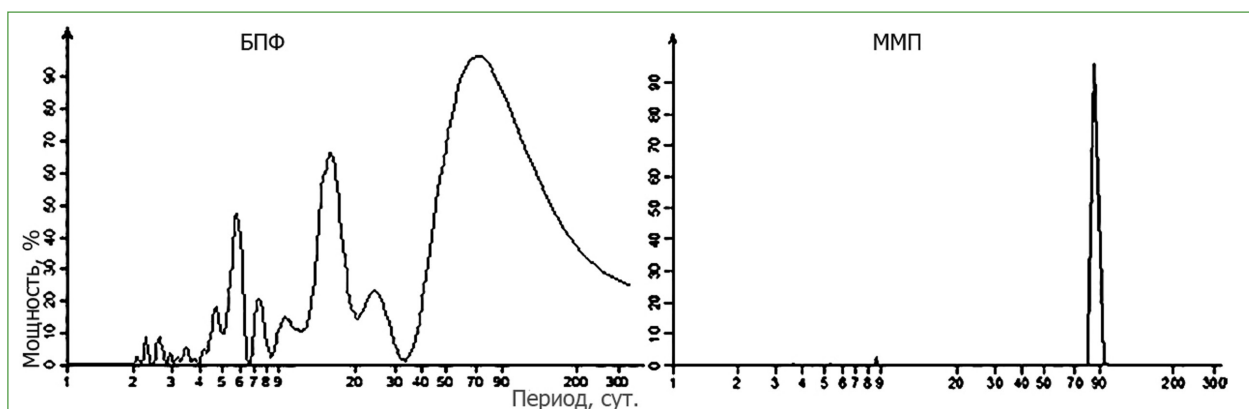


Рис. 4. Спектральные оценки (БПФ, ММП) многосуточных колебаний двигательной активности (на примере ♀ F19)

По оси ординат — мощность, %; по оси абсцисс — период, сутки

Fig. 4. Spectral estimates (FFT, MMF) of multi-day oscillations in locomotor activity (example of ♀ F19)

Note: Y-axis: power (%) X-axis: period (days)

Спектральные значения ежесуточных циклов ♀ F19

Таблица 7.

Table 7.

Spectral values of daily cycles for ♀ F19

Период, сут. → Метод счета ↓	90– 210	50–80	15–40	8–14		4–7		2–3
БПФ	204,8 3657	68 1640	25,6 790	14,2 837	—	6,5 978	3,1 858	—
	102 5558	56,9 1292	39,4 1071					
		48 1379	22,3 1611					
ММП	100 7899	—	—	13,3 511	7,6 253,4	5,6 942	4,1 211	2,8 347,2

Спектр, полученный методом Прони, как и почасовой, сосредоточен в четырех гармонических составляющих: предельно мощной (~80-суточный), незначительной по амплитуде (~8,5 суток) и двух настолько мелких, что их трудно рассмотреть на изображении (рис. 4, ММП). Доминирует приблизительно 3-месячная периодичность; вторая по величине, отстающая почти на два порядка по мощности, — недельная. Едва различимы 3,5- и 5,5-суточные. Большинство их совпадает с близкими по значению ритмами, выявленными с помощью БПФ.

Более точным оказывается расчет гармоник, когда из полосы близких по мощности частот выбираем доминирующую. Такие значения ритмов представлены в таблице 7. Доминирует в цикличности лемминга трехмесячная гармоника (102 сут.).

Наибольшая мощность оказывается у пика примерно полугодичного цикла, при разделении частоты колебаний проявляется связанный с ним тоже очень мощный сезонный ритм (табл. 7). Близкими

по мощности оказываются двухмесячные и месячные колебания. Полумесечные, а также 6,5- и 3-суточные имеют сравнительно небольшую мощность.

Подтверждает этот комплекс гармоник результат, полученный с помощью модифицированного метода Прони (ММП). Здесь безусловный доминат среди колебаний — сезонный ритм, на порядок меньший по мощности — ~6-суточный, и незначительные — полумесечный и 3–4-суточные гармоники (табл. 7).

Активность помесечная

Увеличив шаг суммирования до месяца, можно оценить наиболее долгосрочные ритмы, допустимые длиной ряда для ♀ F19 и F25 (табл. 8).

Хронограмма бега в колесе у ♀ F19 обнаруживает 3–5-месячную цикличность с постепенным снижением ее амплитуды (рис. 5).

При переходе на частотную шкалу (рис. 6, БПФ) временной ряд помесечной

Статистические характеристики двигательной ежемесячной активности самок лемминга

Таблица 8.

Table 8.

Statistical characteristics of monthly locomotor activity of female lemmings

Параметры→ Особь↓	п, мес.	M ± m, обороты колеса за месяц	σ	CV, %	Тренд полиномиальный
F19	15	656975 ± 85476,3	331048,2	50,27	1057634.200 – 57236.914 * t; R ² = 0.598; α ≤ 0,01
F25	14	913245,8 ± 88256,73	330226,5	36,17	1128256.057 – 33078.503 * t; α ≥ 0,05

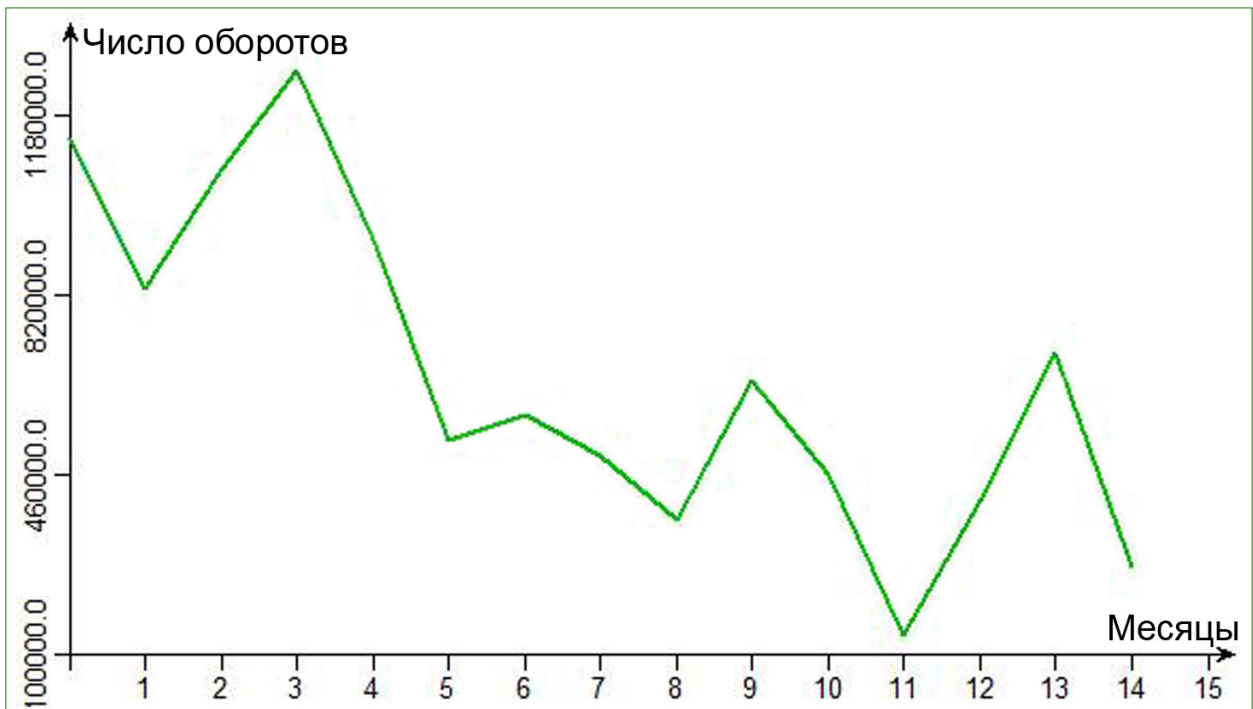


Рис. 5. Динамика двигательной активности ♀ F19 с шагом один месяц
По оси ординат — число оборотов колеса; по оси абсцисс — время, месяц

Fig. 5. Dynamics of locomotor activity of ♀ F19 with one-month bins

Note: Y-axis: number of wheel revolutions; X-axis: time (months)

активности ♀ F19 отображает всего три выраженных пика. Это доминирующий ~3-месячный, он же сезонный, связанный с ним, близкий по мощности ~0,5-летний и заметный годовой цикл. С помощью метода Прони у ♀ F19 на спектре подвижно-

сти выявлены две очень мощные гармонические составляющие, подтверждающие результаты БПФ. Это доминирующая по мощности сезонная цикличность и близкая по мощности примерно полугодовая (рис. 6, ММП)

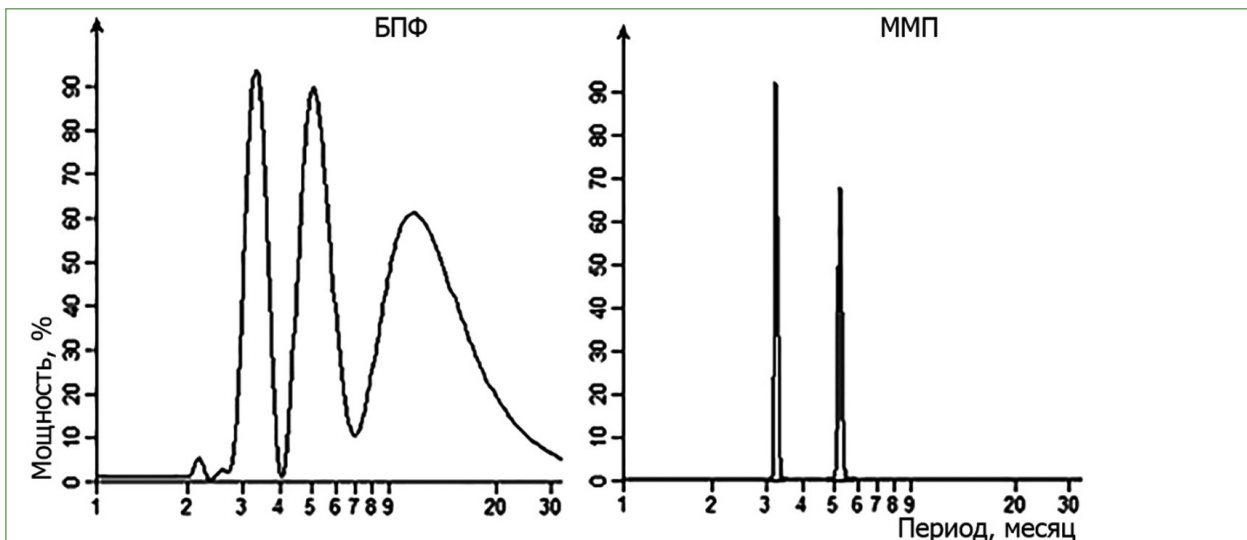


Рис. 6. Спектральные оценки (БПФ, ММП) многомесячных колебаний двигательной активности (на примере ♀ F19)

По оси ординат — мощность, %; по оси абсцисс — период, месяц

Fig. 6. Spectral estimates (FFT, MMF) of multi-month fluctuations in locomotor activity (example of ♀ F19)

Note: Y-axis: power, %; X-axis: period (months)

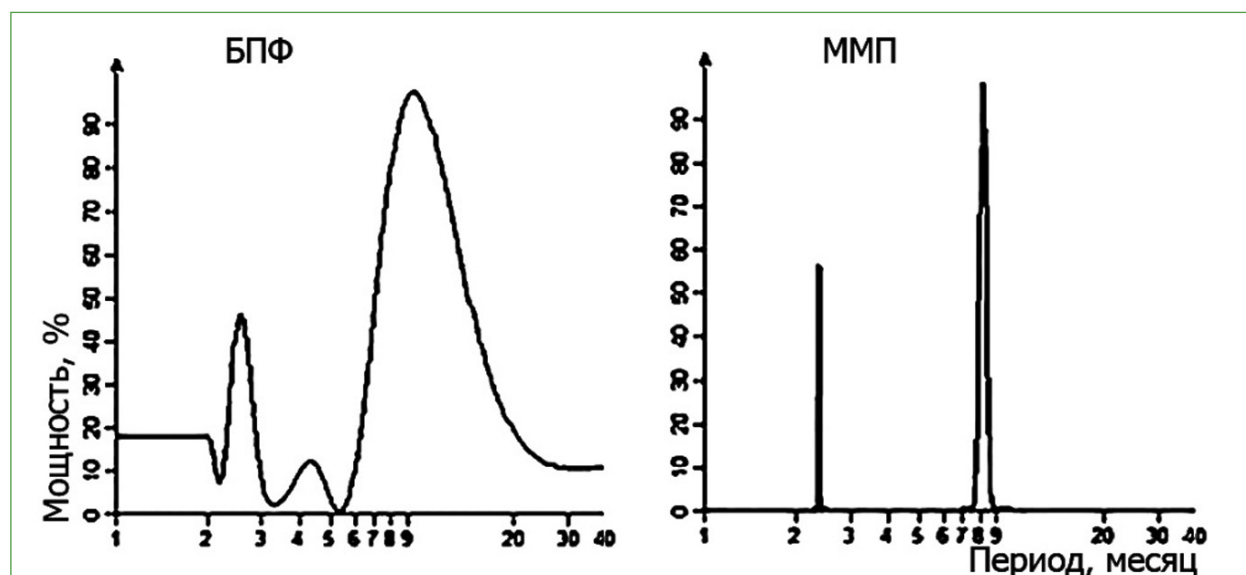


На хронограмме помесечной колесной активности ♀ F25 картина цикличности более разнообразная (рис. 7).

Здесь, наряду с доминирующим по амплитуде 3-месячным колебанием, присутствуют и примерно 2-месячные, но, кроме

того, обнаруживается еще и близкий к годичному 9-месячный ритм (рис. 7).

Недостаточность длины ряда ограничивает возможности как визуального, так и гармонического анализа величины и мощности циклов, в нем содержащихся. Тем не



менее оценить их присутствие и величину можно при переносе тех же сведений на частотную шкалу (рис. 8). Тем более что наличие гармоник, выделенных с помощью быстрого преобразования Фурье, можно проверить с помощью метода Прони, способного анализировать малые ряды данных. На спектре БПФ (рис. 8, БПФ) можно видеть доминирующий годовой цикл и вполнину меньший по мощности. На спектре подвижности этого зверька имеется и незначительный 4,5-месячный цикл.

Описанные гармоники подтверждает и анализ Прони, во всяком случае, он констатирует наличие двух мощных осцилляций. Доминирует ~9-месячный цикл, а вторым по мощности выступает 2,5-месячный (рис. 8, ММП).

Расчетные данные сведены в таблицу 9, где можно легко сравнить параметры гармоник у обоих животных. У зверьков доминирует низкочастотная компонента цикличности 9–12-месячная, обязательно присутствуют периодичности 3–6-месячные, а наряду с ними и маломощные — 2,5-месячные (табл. 9).

Обсуждение

Главная задача нашего исследования — определение периодических составляющих в изменениях двигательной активности у самок норвежского лемминга — выполнена. Определены параметры многих циклов. Ультрадианные и циркадные рит-

мы грызунов традиционно обсуждались в литературе (Ердаков 1984b; 2011; Halle, Weinert 2000). Прочие же гармонические составляющие, хотя и обязательно присутствуют в описаниях экологических особенностей, но обычно на качественном уровне, в виде отдельных наблюдений. Здесь же впервые приведены расчеты периодов инфрадианных и сезонных флуктуаций двигательной активности.

О причинах инфрадианных ритмов до сих пор остается ничтожно мало информации. Особенности экологии норвежского лемминга позволяют сделать некоторые предположения. Прежде всего заметим, что происхождение некоторых инфрадианных гармонических составляющих может объясняться делением частоты. Так, например, 5-суточная составляющая получается при наложении циркадной (~24-часовой) на ультрадианную (~15-часовую) гармонику, отмеченную у этого же зверька (Ердаков 1984а).

Что касается 146–170-часового ритма (6–7-суточного), то он может быть обусловлен повышением двигательной активности в связи с эстральным ритмом самок (Wollnik, Turek 1988; Anantharaman-Barr, Decombaz 1989). Эстральный цикл у норвежского лемминга занимает 5, 6 дней (Ellefsen, Semb-Johansson 1990). И наконец, гармоническая составляющая 512 часов (21,3 суток) может быть порождена несколькими близкими по периодично-

Таблица 9.

Соотношение величины и мощности помесечных периодических составляющих ритмов (БПФ и ММП) двигательной активности самок лемминга F19 и F25

Table 9.

Ratio of magnitude and power of monthly periodic components (FFT and MMP) of locomotor activity rhythms in female lemmings F19 and F25

Период, мес. → Лемминг ↓	7–11	5–6,5	4,5–3,1		2–3	
F19 БПФ	10,7 85578	5,1 103784		3,3 106065	2,6 17416	2,2 24900
F19 ММП		5,3 149017		3,2 175026		
F25 БПФ	9,3 153069		4,3 53636		2,5 105196	
F25 ММП	8,1 286094				2,4 223931	

сти процессами, характерными для этого вида животных. Это длина беременности и связанные с ней ритмичность появления выводков, а возможно, и смены поколений. Беременность — около 20 суток. Выводки — каждые 3–4 недели (21–28 суток) (Wilson, Reeder 2005).

Оценивая интенсивность суточной активности леммингов, можно заметить, что для нее характерны значительные индивидуальные различия (табл. 1). Поэтому вполне вероятно и разнообразие во многих ее проявлениях. Так, по форме активности большинство исследователей относят этих леммингов к круглосуточно активным животным, однако количественная оценка соотношения ночного и дневного бега в колесе у самок в эксперименте показала абсолютное преобладание зверьков с типичной монофазной подвижностью (табл. 1). Это заметно расходится с представлением о том, что зеленоядные грызуны (а таковы лемминги по их рациону) — это, как правило, животные с круглосуточной активностью. Общеизвестно, что рацион норвежских леммингов состоит в основном из зеленых растений, прежде всего злаков и мхов. Кроме того, лемминги охотно едят лишайники, корешки, кору и ягоды (Наумова и др. 2025). И при таком меню самки норвежского лемминга показали себя в вольерном содержании как зерноядные грызуны с типичной ночной активностью. Видимо, это справедливо только для двигательной, а точнее, колесной активности. Лемминги имеют полифазную активность. Кормятся лемминги и в дневное, и в ночное время. А вот в колесах бегают преимущественно ночью (Миронов и др. 2025). Утверждение о том, что бег в колесе служит маркером общей активности животного (активность вне гнезда), не всегда верно.

Визуально об изменениях активности судят обычно по ее хронограмме, то есть по распределению активности на шкале времени (рис. 2). При переносе этой же информации на частотную шкалу (представлении ее в виде множества циклов различного периода и мощности — спектра)

можно прояснить, какие именно колебания, какой мощности и в каком количестве характерны для самок лемминга (рис. 3).

Разнообразие характерных циклов подвижности, увиденное уже при почасовой оценке ее колебаний, побудило многократно провести расчеты, меняя шаг суммирования данных. Предполагалось, что это может лучше охарактеризовать ритмы подвижности во всех полосах частот: ультрадианных, циркадных, множестве инфрадианных, а также сезонных и даже годовых. Обсудим результаты описания каждого из этих диапазонов.

Почасовой шаг

В этом масштабе активность за срок наблюдений снижалась, ее тренд заметен на хронограмме (рис. 2). Перемены амплитуды суточной периодики говорят о присутствии различных ее составляющих. Однако при почасовой записи на такой хронограмме проявлены ультрадианные ритмы. При расчетах гармоник они хорошо видны на спектрах. С помощью быстрого анализа Фурье (БПФ) обнаруживаются четыре больших пика с доминирующим циркадным — 12-, 8- и 6-часовые, кратные ему и связанные с ним. Это циркаритмы лемминга, позволяющие ему отслеживать время даже в полярные «дни» и «ночи».

Кроме того, заметны и маломощные ультрадианные 3–5-часовые гармонические составляющие. Как правило, такую цикличность связывают с метаболизмом животных (Миронов и др. 2025). Норвежскому леммингу свойственна облигатная зеленоядность (зеленые части осок и злаков, кустарничков и зеленые мхи) (Наумова и др. 2025).

Инфрадианные, приблизительно 180-, 85- и 30-часовые (рис. 3, БПФ), циклы также отмечены на спектре. Происхождение некоторых из них может объясняться делением частоты, то есть системными особенностями колебательных закономерностей. Так, например, 85-суточная составляющая при наложении на 30-часовую даст колебание примерно 100-суточное, то есть сезонное (~3-месячное). Независимо от этого

некоторые имеют очевидную физиологическую функцию, например у 180-часовой гармоник возможна связь с эстральным циклом лемминга.

Итак, при этом масштабе картины цикличности бега в колесе у самок лемминга характерен прежде всего циркадный ритм, наиболее мощный на спектре. Имеются в картине этой активности ультра- и инфраниантные составляющие средней и в основном малой мощности.

Посуточный шаг

Увеличение масштаба (шага суммирования) позволяет заметить на хронограмме ♀ F19 за период наблюдений пять отрезков времени (рис. 2), на которых происходит повышение мощности (пять циклов).

В течение каждого из них уже не проявлены ультра- и циркаритмы, зато становятся очевидны инфраниантные, а нередко и более длительные ритмы. Интерпретировать такую сложную многоциклическую картину легче, если перевести ее на частотную шкалу (рис. 3). Тогда становятся заметны три очень мощные гармонические составляющие: это, в порядке убывания, приблизительно трехмесячные, трехнедельные и недельные (рис. 4, БПФ).

Вполне вероятно связь этих осцилляций с ритмами размножения. Социологи и экономисты определяют такие колебания как «ритмы поколений» (Пашинский 2011). Длина жизни лемминга до 3–4 лет, но, по общему мнению, живет особь в основном 1,5–2 года, то есть возможна 2–4-летняя цикличность, связанная со сроком жизни. По аналогии со сменой поколений у людей, цикличность отмечается в пределах средней продолжительности жизни.

Молодняк готов давать потомство уже в 5-недельном возрасте, то есть наблюдается примерно 35–45-дневный ритм. При 20–21-дневной беременности уже через две недели молодые выходят из нор и способны самостоятельно питаться. Интенсивность размножения доходит до 8 выводков в год (Wilson, Reeder 2005).

Следующими по уровню мощности были четыре гармоники: месячная, полу-

торанедельная, недельная и пятидневная. Наконец, группа ритмов малой мощности, но хорошо различимых, заполняет 2–4-суточную полосу частот.

Наибольшая мощность оказывается у пика примерно полугодового цикла, а при разделении частоты колебаний проявляется связанный с ним, тоже очень мощный сезонный ритм (табл. 7). Близкими по мощности оказываются двухмесячные и месячные осцилляции.

Полумесечные, а также 6,5- и 3-суточные имеют сравнительно небольшую мощность. Как упоминалось выше, они, видимо, связаны с эстральными циклами (Anantharaman-Barr, Decombaz 1989; Ellefsen, Semb-Johansson 1990; Миронов и др. 2025).

Подтверждает этот комплекс гармоник результат, полученный с помощью модифицированного метода Прони (ММП).

Помесячная шкала

Статистические характеристики, рассчитанные с ежемесячным шагом у самок лемминга, имеют значимые ($\alpha \leq 0,05$) индивидуальные различия средних. При этом варибельность ежемесячных значений невелика (30–50 %), у обоих зверьков в течение наблюдений интенсивность подвижности значимо снижается (табл. 8).

Хронограмма бега в колесе у ♀ F19 обнаруживает 3–5-месячную цикличность, с постепенным снижением ее амплитуды (рис. 5). У ♀ F25 она отличается по форме, но тоже с заметным снижением (рис. 7). Спектры обеих самок несут по три периодических составляющих, причем распределение пиков на них и мощность гармоник индивидуальна.

У ♀ F19 три мощных пика (БПФ) с доминированием 3-месячного, а у ♀ F25 наибольшую мощность имеет приблизительно 10-месячная гармоника. Как уже упоминалось выше, 3-месячная периодичность, возможно, возникает при наложении высокочастотных колебаний (85×30-часовых). Пятимесячный цикл несколько менее мощный, чем трехмесячный, еще ниже мощность примерно у 10-месячного. На хронограмме помесечной колесной

активности ♀ F25 картина цикличности более разнообразная. Здесь, наряду с доминирующим по амплитуде 3-месячным (сезонным) колебанием, присутствуют и примерно 2,5-месячные, но, кроме того, обнаруживается еще и близкий к годичному, доминирующий по мощности 9-месячный ритм. Колебание 4,5-месячное незначительно по величине на спектре (рис. 8).

Итак, по совокупности у обеих особей имеется мощная около 9–12-месячная цикличность, можно определить ее как годичную, то есть относящуюся к генетически закрепленным циркаритмам (цирканная). Сюда же причислим и описанную выше сезонную, как относящуюся к циркаритмам (3–4-месячная гармоника).

Низкочастотная компонента обязательно присутствует: периодичности 3–6-месячные, а наряду с ними и маломощные — 2,5-месячные. Последние, видимо, связаны с периодичностью массового выхода молодых. Интенсивности процесса способствует совмещенная беременность. Их можно поименовать циклами генераций.

Заключение

При изучении двигательной активности в колесе-моционнике самки норвежского лемминга в условиях долгосрочного эксперимента была количественно оценена периодичность этой экологической характеристики и определены параметры циклов в нескольких диапазонах частотного спектра. Наряду с этим обсуждаются и возможные причины (геофизические, экологические, физиологические) рассчитанных гармонических составляющих активности.

Обработка данных производилась при различных масштабах шкалирования материала, что дало возможность для самок лемминга обнаружить несколько устойчивых ритмов в разных диапазонах частот. Это осцилляции активности, связанные с физиологическими и экологическими особенностями зверьков. Перечислим градацию вычисленных циклов по уменьшению частоты.

Самые высокие, ультрадианные периодические составляющие, 2–3-часовые, по-

видимому, связаны с метаболизмом, они характерны для грызунов — потребителей низкокалорийного зеленого корма. При заметном снижении частоты 12-, 8- и 6-часовые колебания можно отнести к кратным циркадному ритму и обусловленным этим ритмом. Структура временной организации (чередование периодов) четко выражена и удивительно стабильна.

Циркадный ритм с периодом $24,13 \pm 0,15$ часа установлен по совокупности для всех самок в экспериментах.

Инфраниантные 180-, 85- и 30-часовые (7,5-, 3,5- и 1,25-суточные): 6–7-суточные колебания подвижности, возможно, вызваны эстральным циклом самок; 3,5-суточные — кратны эстральным циклам; 1,25-суточные — связаны с циркадными ритмами.

При посуточных расчетах проявлены полумесячные (циклы, связанные с размножением), 6–7- и 3-суточные циклы.

При помесечных расчетах определены годовой (один из генетически зависимых циркаритмов), а также сезонный (обусловленный сменой сезонов) ритмы.

Анализ временных рядов двигательной активности зверьков с различным шагом суммирования данных позволил представить цикличность подвижности как систему ритмов, выстроенную по вертикали как частотные полосы, включающие околосуточные, околонедельные, околόμεсячные и сезонные осцилляции. Внутри каждой полосы частот присутствует определенный набор периодических составляющих, отражающий те или иные экологические и физиологические особенности грызунов. Связи этой вертикальной структуры осуществляются ритмами, присущими соседним уровням, и поэтому проявляются в обоих случаях. Так, при почасовом шаге суммирования выявляются ультрадианные, циркадные и инфраниантные (3,5- и 7,5-суточные) ритмы. При увеличении шага суммирования до суточного проявляются те же инфраниантные (3-суточные) и недельные (7-суточные) гармоника, а при помесечном суммировании — сезонные и цирканые составляющие. Обнаружены и

циклы, вызванные системными (закономерности взаимодействия самих колебаний) причинами, обусловленными, например, делением частоты. Таковы сезонные ритмы.

Небольшое число особей и краткая продолжительность наблюдений позиционируют наши сведения как первичные, приблизительные характеристики цикличности двигательной активности самок норвежского лемминга. Возможно, они дадут начало фундаментальным разработкам этой тематики.

Благодарности

Выражаем благодарность И. В. Стасюку (научный сотрудник ИИМК РАН) за плодотворное сотрудничество в наших полевых исследованиях леммингов.

Acknowledgements

We would like to express our gratitude to I. V. Stasyuk (research fellow at the Institute of Material Cultures of the Russian Academy of Sciences) for fruitful collaboration in our field studies of lemmings.

Финансирование

Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) на 2026–2030 гг., проект № FWGS-2026-0008.

Funding

The study was supported by The Federal Fundamental Scientific Research Programme for 2026–2030 (No. FWGS-2026-0008).

Литература

- Айзман, Р. И. (2001) Биологические ритмы и здоровье. В кн.: Р. И. Айзман, А. Я. Тернер (ред.). *Физиологические основы здоровья*. Новосибирск: Лада, с. 309–324.
- Галимова, А. Г., Толстихин, А. Н., Кудрявцев, М. Д., Колодочкин, А. А. (2019) Взаимосвязь инфрадианных биологических ритмов с циркадианными и сезонными ритмами и их влияние на функциональное состояние человека. *Медицина. Социология. Философия. Прикладные исследования*, № 3, с. 21–26.
- Громов, В. С. (2008) *Пространственно-этологическая структура популяций грызунов*. М.: КМК., 581 с.
- Ердаков, А. Н. (1984a) *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. (2011) *Биологические ритмы: особь, популяция, сообщество. Цикличность в живых системах*. Саарбрюккен: Lambert Academic Publ., 152 с.
- Катинас, Г. С., Чибисов, С. М., Агарвал, Р. К. (2015) Актуальные термины современной хронобиологии. *Здоровье и образование в XXI веке*, т. 17, № 1, с. 4–12.
- Кухаренко, Б. Г. (2009) Исследование по методу Прони динамики систем на основе временных рядов. *Труды МФТИ*, т. 1, № 2, с. 176–192.
- Миронов, А. Д., Ердаков, А. Н., Скворцов, В. В. (2025) Ритмы активности норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.) в экспериментальных условиях. *Амурский зоологический журнал*, т. 17, № 3, с. 546–564. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-3-546-565>
- Насимович, А. А., Новиков, Г. А., Семенов-Тян-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.
- Наумова, Е. И., Жарова, Г. К., Чистова, Т. Ю., Миронов, А. Д. (2025) Морфофункциональная специализация пищеварительного тракта леммингов (*Lemmus lemmus* и *Myopus schisticolor*). *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*, № 4, с. 375–384.
- Пашинский, В. М. (2011) *Пространственно-временная динамика человеческих сообществ разного масштаба*. М.: КМК, 417 с.
- Соколов, В. Е., Кузнецов, Г. В., (1978) *Суточные ритмы активности млекопитающих: цитологические и экологические аспекты*. М.: Наука, 263 с.
- Степанова, С. И. (1979) О зоне блуждания акрофаз. В кн.: А. М. Генин (ред.). *Проблемы временной организации живых систем*. М.: Наука, с. 37–62.
- Тарновский, А. В., Ердаков, А. Е., Литвинов, Ю. Н. (2019) Практическое применение модифицированного метода наименьших квадратов Прони при моделировании коротких временных рядов. *ИрГСХА*, № 92, с. 131–147.

- Уиттекер, Р. (1980) *Сообщества и экосистемы*. М.: Прогресс, 327 с.
- Хильдебрандт, Г., Мозер, М., Лехофер, М. (2006) *Хронобиология и хрономедицина*. М.: Арнебия, 114 с.
- 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)
- Bujalska, G. (1973) The role of spacing behaviour among females in the regulation of reproduction in the bank vole. *Journal of Reproduction and Fertility*, suppl. 19, pp. 465–474.
- Ellefsen, S., Semb-Johansson, A. (1990) The oestrous cycle in the Norwegian lemming *Lemmus lemmus* (L.). *Fauna Norvegica*, vol. 11, pp. 39–42. <https://doi.org/10.5324/fn.v11i0.6065>
- 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.
- Gerkema, M. P. (2002) Ultradian rhythms. In: V. Kumar (ed.). *Biological rhythms*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., pp. 207–215. https://doi.org/10.1007/978-3-662-06085-8_17
- Haim, A., Saarela, S., Hohtola, E., Zisapel, N. (2004) Daily rhythms of oxygen consumption, body temperature, activity and melatonin in the Norwegian lemming *Lemmus lemmus* under northern summer photoperiod. *Journal of Thermal Biology*, vol. 29, no. 7–8, pp. 629–633. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2004.08.031>
- Halberg, F., Reinberg, A. (1967) Rythmes circadiens et rythmes de basses fréquences en physiologie humaine. *Journal de Physiologie*, vol. 59, pp. 117–202.
- 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*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., pp. 285–312. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18264-8_18 (Ecological studies. Vol. 141).
- 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.
- 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.
- 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>
- Refinetti, R. (2016) *Circadian physiology*. 3rd ed. Boca Raton: CRC Press, 749 p. <https://doi.org/10.1201/b19527>
- Semb-Johansson, A., Mysterud, A., Østbye, E., Engh, C. E. (2000) Growth, reproduction and resource allocation in the Norwegian lemming *Lemmus lemmus* (L.) under controlled conditions. *Fauna Norvegica*, vol. 20, pp. 9–17. <https://doi.org/10.5324/fn.v20i0.5998>
- 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>
- Spitsyn, V. M., Bolotov, I. N., Kondakov, A. V. et al. (2021) A new Norwegian lemming subspecies from Novaya Zemlya, Arctic Russia. *Ecologica Montenegrina*, vol. 40, pp. 93–117. <https://doi.org/10.37828/em.2021.40.8>
- 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>
- Wilson, D. E., Reeder, D. M. (eds.). (2005) *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference*. Vol. 1. 3rd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 743 p.
- 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

- Aizman, R. I. (2001) Biological rhythms and health. In: R. I. Aizman, A. Ya. Terner (eds.). *Physiological fundamentals of health*. Novosibirsk: Lada Publ., pp. 309–324. (In Russian)
- 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)

- Bujalska, G. (1973) The role of spacing behaviour among females in the regulation of reproduction in the bank vole. *Journal of Reproduction and Fertility*, suppl. 19, pp. 465–474. (In English)
- Ellefsen, S., Semb-Johansson, A. (1990) The oestrous cycle in the Norwegian lemming *Lemmus lemmus* (L.). *Fauna Norvegica*, vol. 11, pp. 39–42. <https://doi.org/10.5324/fn.v11i0.6065> (In English)
- Erdakov, L. N. (1984a) *Organization of activity rhythms in rodents*. Novosibirsk: Nauka Publ., 181 p. (In Russian)
- Erdakov, L. N. (1984b) The spectrum of activity rhythms as an indicator of taxonomic and ecological differences. *Journal of General Biology*, vol. 45, no. 2, pp. 301–306. (In Russian)
- Erdakov, L. N. (2011) *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)
- Galimova, A. G., Tolstikhin, A. N., Kudryavtsev, M. D., Kolodochkin, A. A. (2019) The relationship of infradian biological rhythms with circadian and seasonal rhythms and their impact on the functional state of a person. *Medicine. Sociology. Philosophy. Applied research*, no. 3, pp. 21–26 (In Russian)
- Gerkema, M. P. (2002) Ultradian rhythms. In: V. Kumar (ed.). *Biological rhythms*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., pp. 207–215. https://doi.org/10.1007/978-3-662-06085-8_17 (In English)
- Gromov, V. S. (2008) *Spatial-ethological structure of rodent populations*. Moscow: KMK Scientific Press, 581 p. (In Russian)
- Haim, A., Saarela, S., Hohtola, E., Zisapel, N. (2004) Daily rhythms of oxygen consumption, body temperature, activity and melatonin in the Norwegian lemming *Lemmus lemmus* under northern summer photoperiod. *Journal of Thermal Biology*, vol. 29, no. 7–8, pp. 629–633. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2004.08.031> (In English)
- Halberg, F., Reinberg, A. (1967) Rythmes circadiens et rythmes de basses fréquences en physiologie humaine [Circadian rhythms and low-frequency rhythms in human physiology]. *Journal de Physiologie*, vol. 59, pp. 117–202. (In French)
- 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*. Berlin; Heidelberg: Springer Publ., pp. 285–312. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18264-8_18 (Ecological studies. Vol. 141. (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)
- Hildebrandt, G., Moser, M., Lehofer, M. (2006) *Chronobiology and chronomedicine*. Moscow: Arnebia Publ., 114 p. (In Russian)
- Katenis, G. S., Chibisov, S. M., Agarval, R. K. (2015) The actual terms of modern chronobiology. *Health & Education Millennium*, vol. 17, no. 1, pp. 4–12. (In Russian)
- Kukhareenko, B. G. (2009) Investigation of system dynamics based on time series by Prony method. *Proceedings of Moscow Institute of Physics and Technology*, vol. 1, no. 2, pp. 176–192. (In Russian)
- 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. 17, no. 3, pp. 546–564. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-3-546-565> (In Russian)
- 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) The Norwegian lemming: Its ecology and role in the nature complex of the Lapland reserve. In: *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) Morphofunctional specialization of the Lemming digestive tract (*Lemmus lemmus* и *Myopus schisticolor*). *Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological Series*, no. 4, pp. 375–384. (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)
- Pashinskiy, V. M. (2011) *Spatial-temporal dynamics of human societies of different scales*. Moscow: KMK Scientific Press, 417 p. (In Russian)
- Refinetti, R. (2016) *Circadian physiology*. 3rd ed. Boca Raton: CRC Press, 749 p. <https://doi.org/10.1201/b19527> (In English)
- Semb-Johansson, A., Myrsetrud, A., Østbye, E., Engh, C. E. (2000) Growth, reproduction and resource allocation in the Norwegian lemming *Lemmus lemmus* (L.) under controlled conditions. *Fauna Norvegica*, vol. 20, pp. 9–17. <https://doi.org/10.5324/fn.v20i0.5998> (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) *Daily rhythms activity of mammalian: Cytological and ecological aspects*. Moscow: Nauka Publ., 263 p. (In Russian)
- Spitsyn, V. M., Bolotov, I. N., Kondakov, A. V. et al. (2021) A new Norwegian lemming subspecies from Novaya Zemlya, Arctic Russia. *Ecologica Montenegrina*, vol. 40, pp. 93–117. <https://doi.org/10.37828/em.2021.40.8> (In English)
- Stenseth, N. C., Ims, R. A. (eds.). (1993) *The biology of lemmings*. London: Academic Press, 704 p. (In English)
- Stepanova, S. I. (1979) On the acrophase wandering zone. In: A. M. Genin (ed.). *Problems of temporal organization of living systems*. Moscow: Nauka Publ., pp. 37–62. (In Russian)
- Tarnovsky, A. V., Erdakov, L. E., Litvinov, Yu. N. (2019) 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)
- Wilson, D. E., Reeder, D. M. (eds.). (2005) *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference*. Vol. 1. 3rd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 743 p. (In English)
- Whittaker, R. H. (1980) *Communities and ecosystems*. M.: Progress Publ., 327 p. (In Russian)
- 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., Ермаков, Л. Н., Скворцов, В. В. (2026) Разнообразие циклов двигательной активности самок норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.). *Амурский зоологический журнал*, т. XVIII, № 3, с. 758–778. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-3-758-778>

Получена 29 марта 2026; прошла рецензирование 27 апреля 2026; принята 1 мая 2026.

For citation: Mironov, A. D., Erdakov, L. N., Skvortsov, V. V. (2026) Diversity of locomotor activity cycles of female Norwegian lemmings (*Lemmus lemmus* L.). *Amurian Zoological Journal*, vol. XVIII, no. 3, pp. 758–778. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-3-758-778>

Received 29 March 2026; reviewed 27 April 2026; accepted 1 May 2026.