



<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-3-588-605>
<http://zoobank.org/References/51cf8757-d37b-4947-92c8-0766f48be3f8>

УДК 591.5; 599.32

Территориальное поведение гренландского лемминга (*Dicrostonyx groenlandicus* Trail, 1823) о. Врангеля

А. П. Стрелков¹, Н. А. Стрелкова², А. Д. Миронов^{3✉}, Н. Ю. Нацваладзе⁴

¹ Региональная общественная организация «Санкт-Петербургское Общество Естествоиспытателей», Малый проспект В.О., д. 58 А, 199178, г. Санкт-Петербург, Россия

² Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПИНРО» им. Н. М. Книповича), ул. Академика Книповича, д. 6, 183038, г. Мурманск, Россия

³ Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. реки Мойки, д. 48, 191186, г. Санкт-Петербург, Россия

⁴ ГКУ «Дирекция ООПТ Санкт-Петербурга», ул. Малая Посадская, д. 3, 197046 г. Санкт-Петербург, Россия

Сведения об авторах

Стрелков Алексей Петрович
 E-mail: apstr58@mail.ru
 РИНЦ AuthorID: 98116

Стрелкова Наталья Александровна
 E-mail: natalya.anisimova@mail.ru
 SPIN-код: 6074-1056

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

Нацваладзе Нино Юрьевна
 E-mail: nynatsvaladze@mail.ru
 SPIN-код: 3040-5003

Права: © Авторы (2023). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. В течение полевого сезона 1987 г. на базе Государственного природного заповедника «Остров Врангеля» были проведены наблюдения за территориальным поведением семьи гренландского лемминга (*Dicrostonyx groenlandicus* Trail, 1823). Работа проводилась методом визуальных наблюдений за индивидуально мечеными особями. Данная методика позволила проследить за всеми поведенческими особенностями животных в течение летнего сезона (особенности территориального поведения, размеры участков обитания, продолжительность фаз активности и покоя, выход молодняка на поверхность, хронометраж запасаения кормов и т. д.). Получены данные о формировании территориального поведения в процессе взросления молодняка: «пробежка» за фазу активности, становление фаз активности и покоя, освоение окрестностей родительской норы.

Ключевые слова: гренландский лемминг, *Dicrostonyx groenlandicus*, территориальное поведение, о. Врангеля, фаза активности, использование пространства

Territorial behaviour of the greenlandic lemming (*Dicrostonyx groenlandicus* Trail, 1823) on Wrangel Island

A. P. Strelkov¹, N. A. Strelkova², A. D. Mironov^{3✉}, N. J. Natsvaladze⁴

¹ Saint Petersburg Society of Naturalists, 58A Maly Ave., Vasilyevsky Island, 199178, Saint Petersburg, Russia

² Polar branch of the Federal State Budget Scientific Institution “Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography”, 6 Akademika Knipovicha Str., 183038, Murmansk, Russia

³ Herzen State Pedagogical University of Russia, 48 Moika Emb., 191186, Saint Petersburg, Russia

⁴ State Official Institution “Directorate of PA of Saint-Petersburg”, 3 Malaya Posadskaya Str., 197046, Saint-Petersburg, Russia

Authors

Alexey P. Strelkov
 E-mail: apstr58@mail.ru
 RSCI AuthorID: 98116

Natalya A. Strelkova
 E-mail: natalya.anisimova@mail.ru
 SPIN: 6074-1056

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

Nino Yu. Natsvaladze
 E-mail: nynatsvaladze@mail.ru
 SPIN: 3040-5003

Copyright: © The Authors (2023). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. During one field season in summer of 1987, in Wrangel Island State Nature Reserve, we conducted visual monitoring of territorial behaviour of an adult male, adult female and several juveniles of greenlandic lemming (*Dicrostonyx groenlandicus* Trail, 1823). Visual monitoring makes it possible to track all the behavioral characteristics of animals during the field season, i.e., specifics of their territorial behaviour, size of habitats, duration of restactivity phases, exit of young animals to the surface, time tracking of storing food, etc. We obtained data on the daily “running” of adult individuals and the formation of the rest-activity phases during the maturation of young animals.

Keywords: greenlandic lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*, territorial behaviour, Wrangel Island, activity phase, space usage

Введение

Лемминги являются одними из ключевых компонентов тундровых экосистем (Stenseth, Ims 1993). В тундровой зоне российской Евразии обитает 6 видов этих своеобразных грызунов: *Dicrostonyx torquatus* (Pallas, 1776), *D. groenlandicus*, (Trail, 1823), *Lemmus lemmus* (Linnaeus, 1758) *L. sibiricus* (Kerr, 1792), *L. amurensis* (Vinogradov, 1924) и *L. trimicronatus* (Richardson, 1825) (Абрамсон, Лисовский 2012; Abramson et al 2022). Из них *L. lemmus* встречается преимущественно в пределах тундровой зоны Скандинавского п-ва, в то время как массовые поселения остальных видов характерны для тундровых ландшафтов области залегания вечной мерзлоты.

Одной из наиболее характерных особенностей биологии леммингов являются резкие периодические колебания численности. Этому аспекту их биологии посвящено значительное количество исследований и публикаций, однако, вплоть до настоящего времени отсутствует однозначная трактовка причин и механизмов этого явления (Stenseth, Ims 1993; Oksanen et al. 2008; Ehrich et al. 2020 и др.).

Достаточно подробно описаны такие аспекты биологии леммингов, как продолжительность жизни, питание, размножение (возраст наступления половой зрелости, плодовитость, количество пометов), в основном базирующиеся на информации, получаемой при морфо-анатомическом исследовании пойманных особей (Тупикова, Емельянова 1975; Кирющенко, Кирющенко 1979; Кирющенко 1980; Stenseth, Ims 1993; Schmidt et al. 2017).

В значительно меньшей степени исследованы поведенческие аспекты, требующие наблюдения за живыми особями в естественных условиях (Миронов и др. 2014, 2017). Более всего информации накоплено о поведении леммингов в период вспышек численности, наблюдавшихся в относительно плотно населенных северных областях Скандинавии и Кольского п-ва. В основном это описания массовых

миграций норвежского лемминга (Кошкина, Халанский 1960; Кошкина 1962; Бойко, Шутова 2013; Катаев 2021 и др.). Однако, вспышки численности, хоть и повторяющиеся регулярно, являются значительно менее продолжительными по времени, чем периоды «обычной» плотности. Как правило, продолжительность демографических «взрывов» ограничивается одним летним сезоном (редко двумя), в то время как их периодичность для разных видов оценивается от 3–4 до 7 лет и более (Ehrich et al. 2020). Кроме того, поведение в период демографического «взрыва», несомненно, является стрессовым и не характерным для большей части жизненного цикла нескольких предшествующих ему поколений (Стрелков, Миронов 2014).

Работы, посвященные поведению леммингов в периоды между вспышками численности, единичны (Чернявский и др. 1978; Чернявский, Ткачев 1982; Денисенко 1983 и др.), и среди них одним из наименее изученных аспектов является территориальное поведение в естественных условиях. Тому имеется несколько причин.

Одним из наиболее традиционных и широко применяемых методов изучения территориального поведения грызунов является метод ловушко-линий. Однако, как показывает практика, в отношении леммингов данная методика малоэффективна, так как, в отличие от других грызунов (полевки, мыши и т. д.), они плохо реагируют на приманку и попадают в ловушки скорее «случайно», чем целенаправленно. Попытки применения метода ловушечных трансект для оценки численности и определения размеров отдельных территориальных участков показали, что полученные данные могут быть не совсем достоверными именно в силу слабой реакции зверьков на приманку (Стасюк, Миронов 2021).

Альтернативой данному методу является прямое наблюдение за поведением отдельных особей в естественной среде обитания (*in situ*). Однако использование этого метода сопряжено с целым рядом технических сложностей, связанных с ор-

ганизацией и проведением прямых натуральных наблюдений в суровых и удаленных от крупных населенных пунктов тундровых условиях. В этом плане уникальную возможность проведения таких исследований предоставляет Государственный природный заповедник, расположенный на о. Врангеля. В течение нескольких летних полевых сезонов (с 1987 по 1991 г.) на его территории была проведена серия натуральных наблюдений за территориальным поведением гренландского (*Dicrostonyx groenlandicus*) и сибирского (*Lemmus sibiricus*) леммингов, являющихся одними из самых массовых представителей тундровых экосистем Восточной Сибири.

Данная работа посвящена результатам одного полевого сезона исследований территориального поведения гренландского лемминга, проведенных на о. Врангеля в 1987 г.

Материал и методы

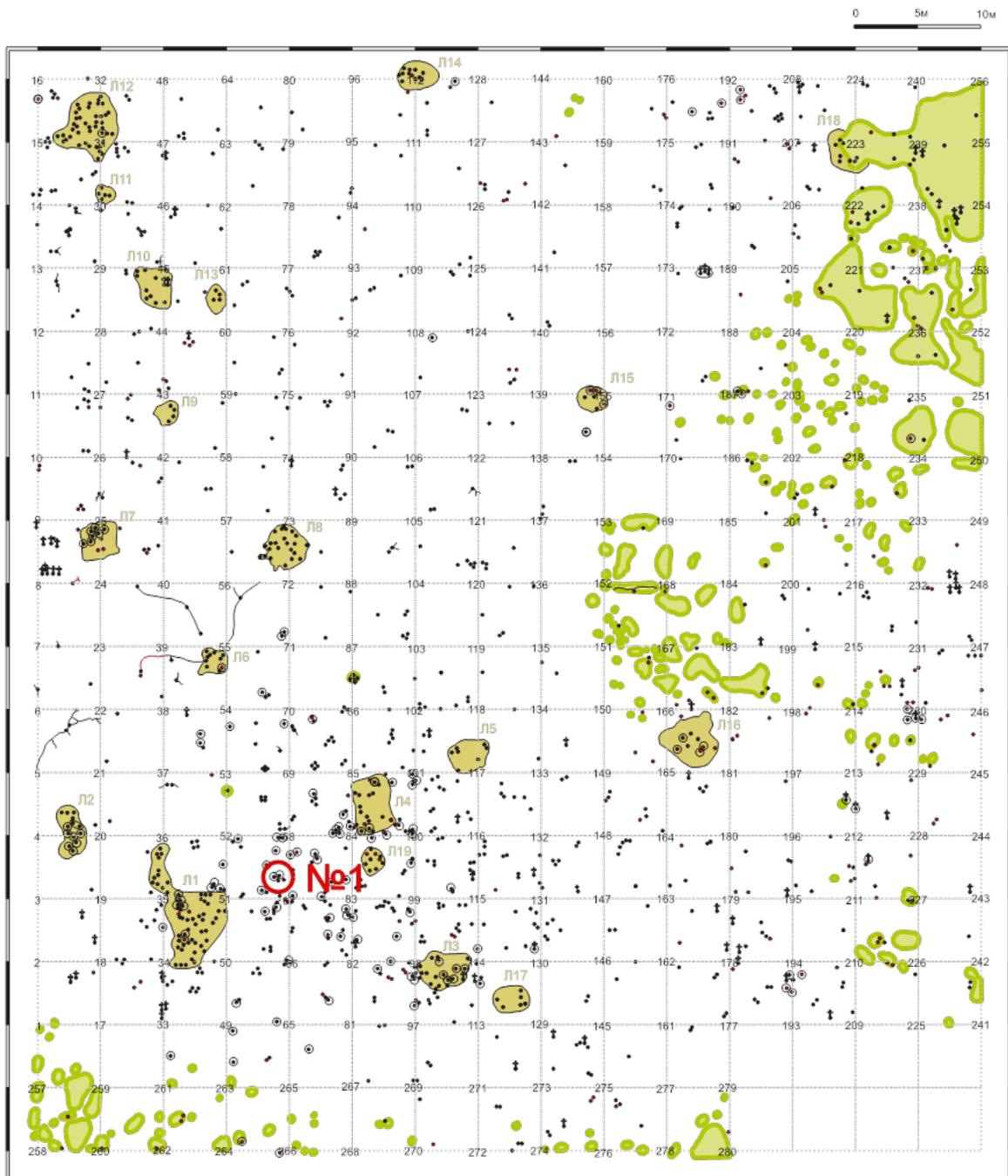
Исследования были проведены с 29 июня по 11 августа 1987 г. на базе Государственного природного заповедника «Остров Врангеля», расположенного на территории о. Врангеля и о. Геральд на границе между Восточно-Сибирским и Чукотским морями. Наблюдения проводились на полигоне, расположенном в районе среднего течения реки Неизвестной (рис. 1).

Для проведения наблюдений полигон общей площадью 6175 м² был разбит на пронумерованные квадраты 5х5 м и закартирован с указанием расположения всех старых и новых нор, «лемминговин», ходов между ними и всех объектов древесной растительности (рис. 2). Для определения особенностей кормовой базы и условий обитания до начала наблюдений в



Рис. 1. Расположение полигона наблюдения за индивидуальным поведением гренландского лемминга в июне-августе 1987 г. на о. Врангеля (выделено красным квадратом)

Fig. 1. Location of the observation site to monitor individual behavior of the Greenland lemming in June–August 1987, Wrangel Island (a red square)



Обозначения:

- - нора
- ⊙ - нора с выбросом грунта
- ⊕ - старая нора
- (red) - новая нора при осмотре 08.08.1987
- ⊙ (red) - новая нора с выбросом грунта
- ~ (black) - траншеи и тропы леммингов
- ~ (red) - новые тропы при осмотре 08.08.1987
- Л17 (yellow) - лемминговина и ее номер
- (yellow) - кусты ивы *Salix lanata*, *S. richardsonii*, *Salix* spp.
- (red) №1 - нора №1

Рис. 2. Полигон наблюдения за индивидуальным поведением гренландского лемминга, о. Врангеля, июнь-август 1987 г.

Fig. 2. Observation site to monitor individual behavior of the Greenland lemming, Wrangel Island, June–August 1987

пределах полигона было проведено полное геоботаническое описание. Разметка полигона и его картирование было завершено 19.06.1987; повторное картирование с указанием новых нор, появившихся за период наблюдения, было проведено в конце полевого сезона 08.08.1987.

Перед началом наблюдения зверьки отлавливались различными способами (живоловками и т. д.), метились комбинационными пальцевыми метками (Наумов 1951) и стрижкой (Миронов 1979) и выпускались в месте поимки. За помеченной особью проводилось прямое непрерывное наблюдение с фиксацией и хронометрированием нахождения в норе (фаза покоя) и за ее пределами (фаза активности), всех перемещений в пределах полигона, описанием поведенческих элементов (питание, запасание кормов, взаимодействия зверьков, реакция на погодные условия, выход молодняка на поверхность и др.).

Все траектории перемещения в течение фазы активности заносились на стандартный планшет полигона.

Были проведены наблюдения за 6 особями: одним взрослым ♂, одной взрослой ♀, беременной в начале наблюдения, и четырьмя ювенильными особями неопреде-

ленного пола. Общая продолжительность наблюдений составила 106 часов (табл. 1).

Лемминговина — участок размером 2–4 м² скопления нор гренландского лемминга. Выделяется многообразием цветущих растений в летний период. Как правило, это гнездовая нора одной семьи.

По результатам наблюдений оценивались следующие параметры территориального поведения:

- продолжительность фаз активности (пребывание вне гнездовой норы) и покоя (нахождение в норе);
- общая протяженность всех перемещений в пределах полигона за период активности;
- максимальное удаление от норы за период активности;
- площадь участка активности за период одной фазы;
- площадь участка обитания за весь период наблюдения.

Продолжительность фаз активности и покоя оценивалась непрерывным хронометрированием, протяженность перемещений в течение фазы активности — измерением с помощью курвиметра всех нанесенных на карту траекторий пробежек. Площадь индивидуального участка (участ-

Таблица 1
Объем наблюдений за территориальным поведением гренландского лемминга, проведенных на о. Врангеля в 1987 г.

Table 1
The volume of observations of territorial behavior of the Greenland lemming, Wrangel Island, 1987

Категория объекта наблюдения / Object of observation	К-во особей / Number of individuals	Период наблюдения / Observation period	К-во фаз / No of phases		Общая продолжительность наблюдений, час / Total observation time, hours
			Активности / activity	покоя / rest	
Взрослый половозрелый ♂ / Adult ♂	1	01.07-05.08	16	17	56.4
Взрослая половозрелая ♀ / Adult ♀	1	12.07-13.07	12	11	26.2
Ювенильные Особи / Juveniles	4	13.07-4.08	28	9	23.4
ИТОГО / TOTAL	6		56	37	106

ка обитания) оценивалась по крайним точкам траекторий перемещений, нанесенным на схему полигона за весь период наблюдения.

Молодые особи индивидуально не были помечены визуальными метками. В первые дни выводок выходит из гнездовой норы синхронно, поэтому значение фазы активности было средней величиной для выводка. Длина пробежек фиксировалась для каждой молодой особи с вычислением среднего показателя для выводка. Отмечалось максимальное удаление детенышей от гнездовой норы. Формирование площади участка, осваиваемого выводком, оценивалось суммарно по перемещениям всех детенышей.

При сравнении полученных средних показателей использовали тест Шапиро-Уилка (Shapiro-Wilk) для проверки распределений на нормальность и критерии Стьюдента (Student) и Манна-Уитни (Mann-Whitney) для оценки статистической значимости различий. Средние величины приводятся со стандартной ошибкой. Все статистические расчеты реализованы в программах Excel 2016 и PAST

(Paleontological STatistics. Version 3.14) (Hamme et al. 2001).

Результаты

Территориальное поведение самца

♂ *D. groenlandicus* был отловлен у норы № 1, осмотрен и помечен пальцевой меткой и стрижкой 25 июня. Вес зверька составил 99 г. По всем морфометрическим параметрам пойманный ♂ был взрослой половозрелой особью, приблизительно возраста 2-х лет.

Сразу после мечения зверек был выпущен в месте поимки; наблюдения были начаты через 5 дней и проводились с 1 по 7 июля и с 4 по 5 августа.

В период с 1 по 7 июля было проведено непрерывное наблюдение за поведением в течение 15 периодов активности и запроотолирована продолжительность 15 фаз покоя (табл. 2, рис. 3).

Продолжительность пребывания ♂ вне норы (фаза активности) варьировала от 56 до 180 мин., в среднем — $86,8 \pm 9,3$ мин. Продолжительность фазы покоя (период пребывания в норе) в течение наблюдения варьировала от 62 до 141 минуты и в

Таблица 2
Результаты наблюдения за индивидуальным поведением ♂ гренландского лемминга в период с 01 по 07 июля и с 04 по 05 августа 1987 г., о. Врангеля

Table 2
Results of observation of individual behavior of the Greenland lemming ♂, 1–7 July and 4–5 August 1987, Wrangel Island

Период наблюдения / Observation period	Фаза / Phase	К-во на-блюдений / No of observations	Продолжительность фаз, мин / Duration of phases, min		Средняя длина пробежки за фазу активности, м / An average run during the activity phase, m	Максимальное удаление от норы, м / Maximum distance from the burrow, m	Площадь индивидуального участка, м ² / Size of individual habitat, sq m
			диапазон / range	среднее значение / average			
01–07 июля / 01–07 July	активности / activity	15	56-180	86.8±9.3	464±117	25	420
	покоя / rest	15	62-141	104.5 ±7.1			
04–05 августа / 04–05 Aug.	активности / activity	1		259	1998	28	443

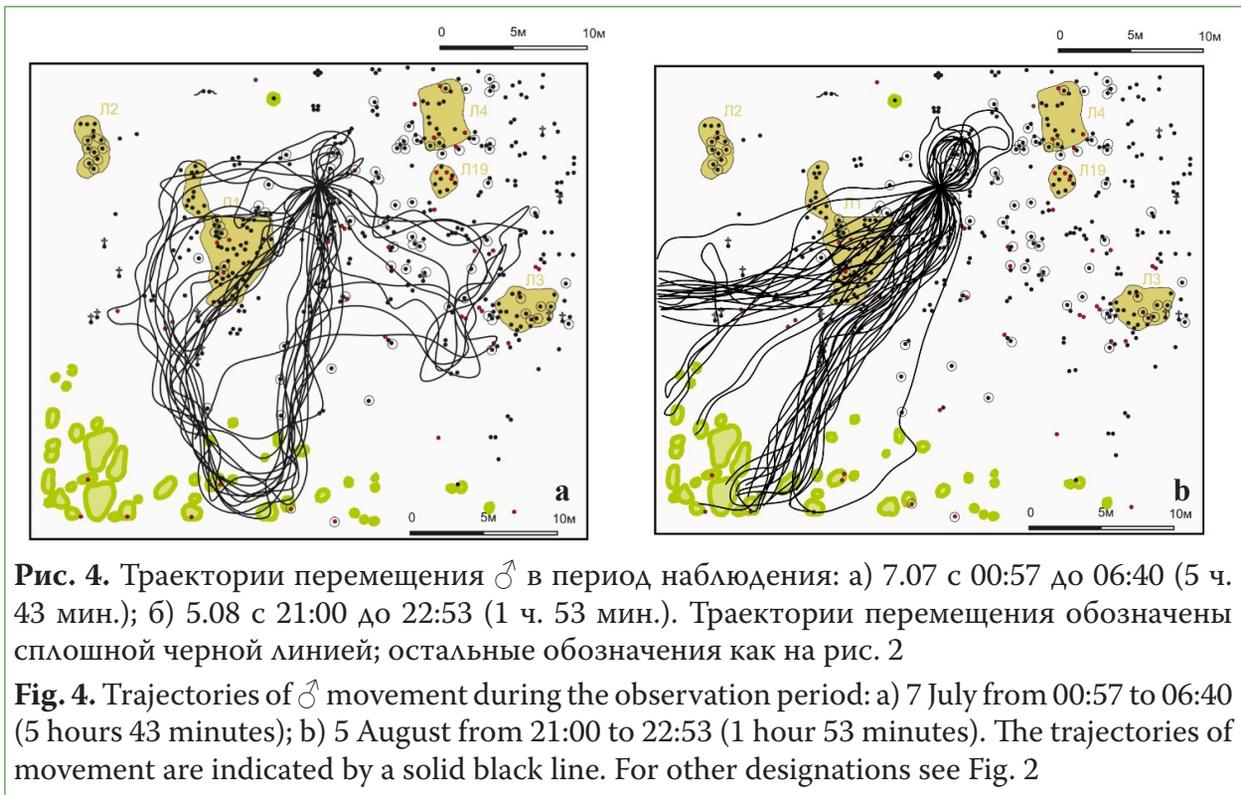


Рис. 4. Траектории перемещения ♂ в период наблюдения: а) 7.07 с 00:57 до 06:40 (5 ч. 43 мин.); б) 5.08 с 21:00 до 22:53 (1 ч. 53 мин.). Траектории перемещения обозначены сплошной черной линией; остальные обозначения как на рис. 2

Fig. 4. Trajectories of ♂ movement during the observation period: a) 7 July from 00:57 to 06:40 (5 hours 43 minutes); b) 5 August from 21:00 to 22:53 (1 hour 53 minutes). The trajectories of movement are indicated by a solid black line. For other designations see Fig. 2

изменения отмечены для продолжительности фазы активности и длины пробежки за фазу активности. Продолжительность активности вне норы увеличилась почти втрое, а величина пробежки — более чем в четыре раза, составив 1998 м.

Территориальное поведение ♀

♀ *D. groenlandicus* была отловлена 10 июля у той же норы № 1, где и ♂. Вес зверька составил 117,5 г. По всем антропометрическим параметрам пойманная ♀ была взрослой беременной особью, приблизительно 2 лет.

♀ была помечена пальцевой меткой и стрижкой меха и выпущена в месте поимки. Наблюдения были начаты через 2 дня и продолжались непрерывно в течение 2 суток в период с 12 по 13 июля. В этот период было проведено наблюдение за поведением в течение 12 фаз активности и запроотолирована продолжительность 11 фаз покоя (табл. 3; рис. 5).

Продолжительность фазы активности (период пребывания вне норы) составила от 36 до 88 минут (в среднем $62,2 \pm 5,9$ мин.). Продолжительность пребывания в норе (фаза покоя) варьировала от 65 до

110 минут и в среднем составила $87,7 \pm 5,0$ мин. Различия полученных средних показателей покоя и активности, согласно критерию Стьюдента, статистически достоверны на 95% уровне значимости ($p = 0,004$).

Максимальное удаление ♀ от норы за период фазы активности составило 20 м, средняя пробежка — 106 м, площадь индивидуального участка — 258 м² (табл. 3). Перемещения происходили менее «упорядоченно», чем у ♂, траектории движения были более разнообразные и короткие (рис. 6).

В период наблюдения ♀ активно питалась, в основном, как и ♂, потребляя *Dryas integrifolia*, *Salix rotundifolia* и *S. lanata*. Поведенческие элементы, характерные для периода запасаения кормов, как и у ♂ в июле, в этот период были не выражены.

Территориальное поведение ювенильных особей

Первое появление 4-х ювенильных особей было зарегистрировано на выходе из той же норы № 1, где обитали ♂ и ♀, в последний день наблюдения за самкой (13 июля). Периодические наблюдения за мо-

Таблица 3

Результаты наблюдения за индивидуальным поведением ♀ гренландского лемминга в период с 12 по 13 июля 1987 г., о. Врангеля

Table 3

Results of observation of individual behavior of the Greenland lemming ♀, 12–13 July 1987, Wrangel Island

Период Наблюдений / Observation period	Фаза / Phase	К-во Наблюдений / No of observations	Продолжительность фаз, мин. / Duration of phases, min		Средняя длина пробежки за фазу активности, м / An average run during the activity phase, m	Максимальное удаление от норы, м / Maximum distance from the burrow, m	Площадь индивидуального участка, м ² / Size of individual habitat, sq m
			диапазон / range	среднее / average			
12-13 Июля / 12–13 July	активности / activity	12	36-88	62.2±5.9	106	20	258
	покоя / rest	11	65-110	87.7±5.0			

лодыми особями гренландского лемминга продолжались до 4 августа, что позволило проследить динамику освоения ими прилегающей территории в течение 23 суток после первого появления из норы (рис. 7).

Динамика изменения величины пробежек за одно покидание норы, максимального удаления от норы и увеличения

площади освоенного участка в процессе взросления представлена на рисунке 8.

В первые три дня наблюдения молодые лемминги ограничивались выглядыванием из норы, не покидая ее. Первые перемещения за пределы норы были зарегистрированы на третий день наблюдения. Далее площадь освоенной территории быстро

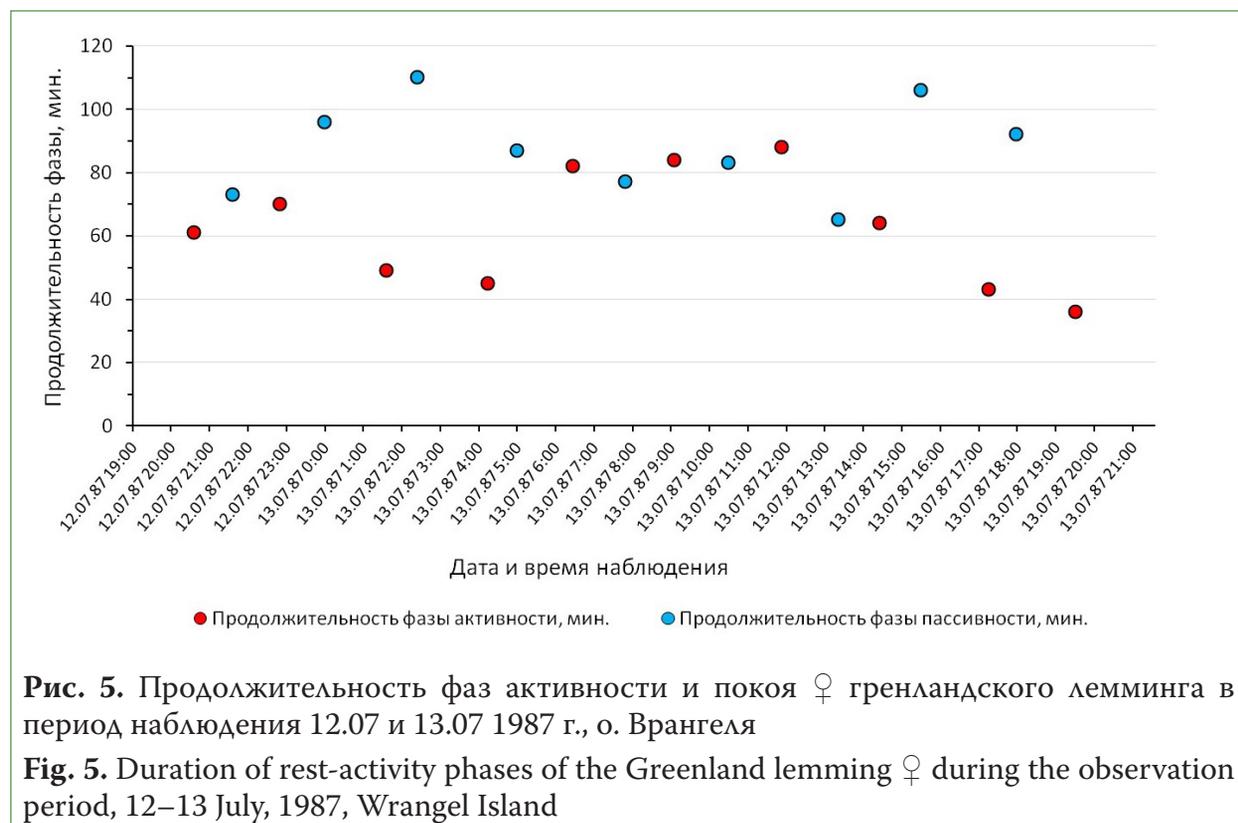


Рис. 5. Продолжительность фаз активности и покоя ♀ гренландского лемминга в период наблюдения 12.07 и 13.07 1987 г., о. Врангеля

Fig. 5. Duration of rest-activity phases of the Greenland lemming ♀ during the observation period, 12–13 July, 1987, Wrangel Island

Таблица 4

Состав кормовых запасов гренландского лемминга

Table 4

Composition of Greenland lemming feed stocks

Вид заготовки Type of food reserves	Масса, г	Доля, %
Ветки ивы <i>Salix lanata</i> и <i>S. rotundifolia</i> Branches of <i>Salix lanata</i> and <i>S. rotundifolia</i>	1077,4	65,0
Листья ивы <i>S. lanata</i> / Leaves of <i>S. lanata</i>	303,6	18,3
Листья ивы <i>S. rotundifolia</i> / Leaves of <i>S. rotundifolia</i>	218,9	13,2
Дриада цельнолистная <i>Dryas integrifolia</i>	37,5	2,3
Камнеломка супротивнолистная <i>Saxifraga oppositifolia</i> L.	8,5	0,5
Лишайники / Liche	8,0	0,5
Злаки (преимущественно <i>Festuca</i> sp.) Grass (mainly <i>Festuca</i> sp.)	1,5	0,1
Мхи / Moss	1,0	0,1
ИТОГО: Total:	1656,4	

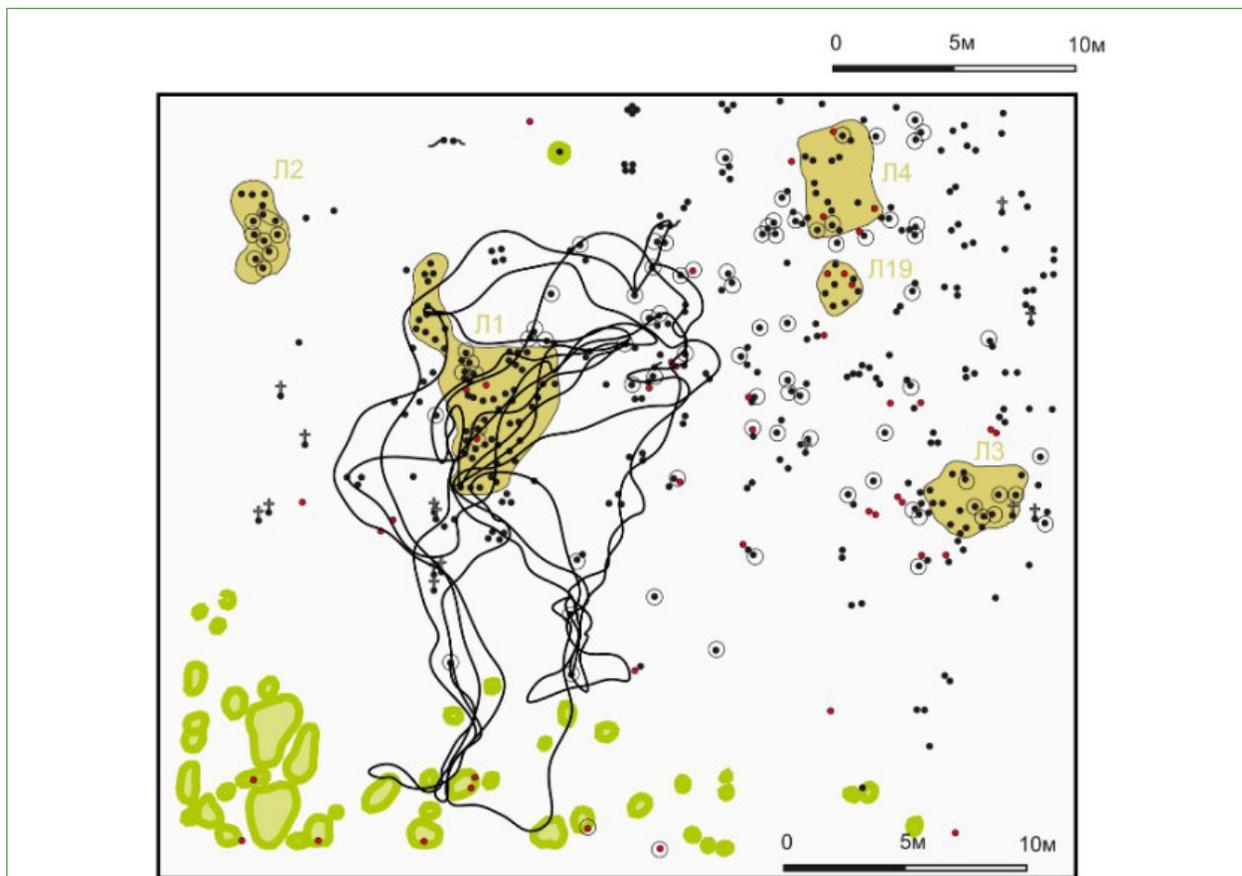


Рис. 6. Траектории перемещения ♀ 13.07 с 00:00 до 10:30 (10 ч. 30 мин.). Траектории движения обозначены сплошной черной линией; остальные обозначения как на рис. 2
Fig. 6. Trajectories of ♀ movement 13 July from 00:00 to 10:30 (10 hours 30 minutes). The trajectories of movement are indicated by a solid black line. For other designations see Fig. 2

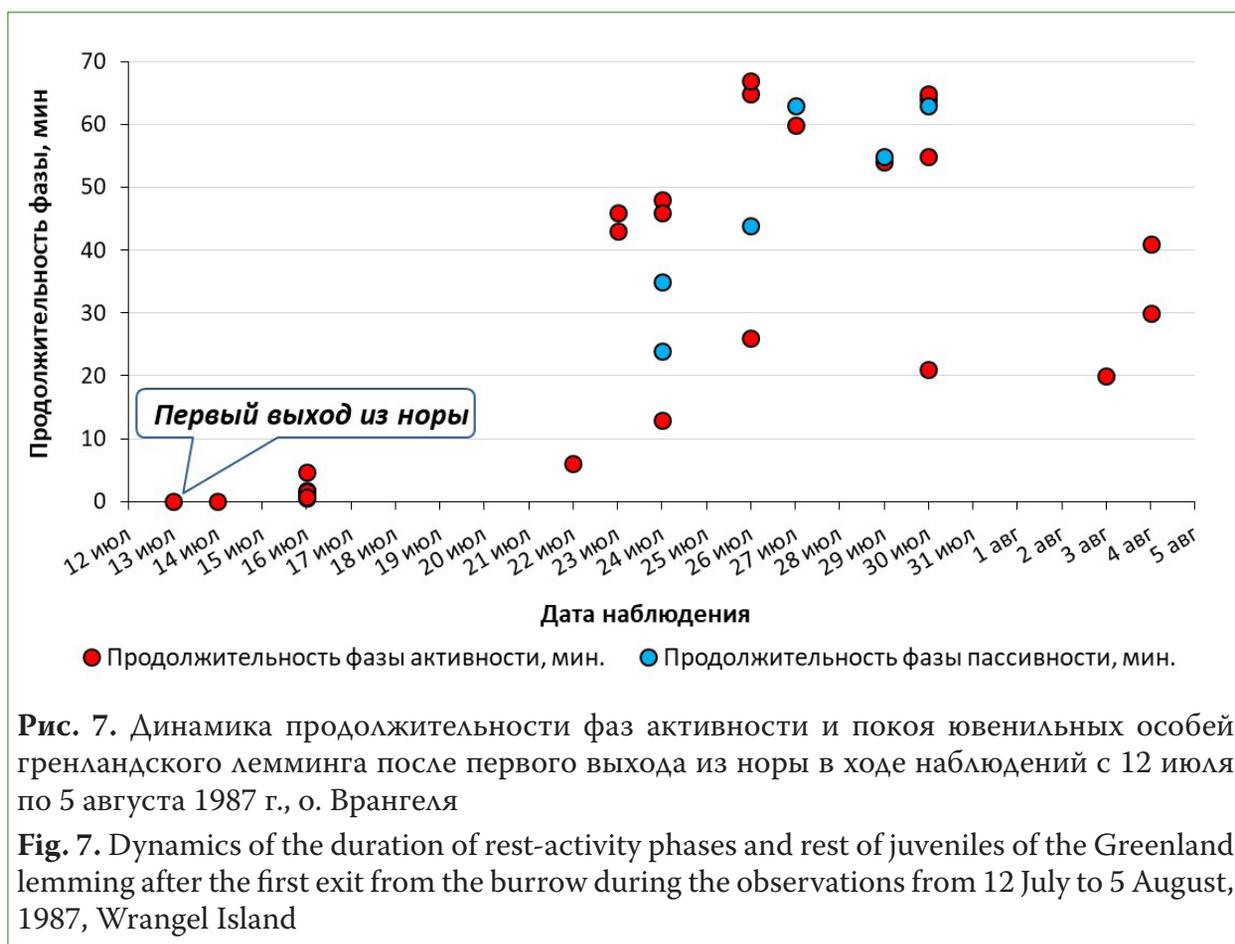


Рис. 7. Динамика продолжительности фаз активности и покоя ювенильных особей гренландского лемминга после первого выхода из норы в ходе наблюдений с 12 июля по 5 августа 1987 г., о. Врангеля

Fig. 7. Dynamics of the duration of rest-activity phases and rest of juveniles of the Greenland lemming after the first exit from the burrow during the observations from 12 July to 5 August, 1987, Wrangel Island

увеличивалась, составив на 4-й день наблюдения 2,9 м², на 9-й день — 49,5 м², на 13-й день — 67,9 м², на 19-й день — 251,4 м² и на 23-й день — 361,2 м², что сопоставимо с размерами участков обитания взрослых особей (рис. 9).

Строение гнездовой норы

По окончании наблюдений был произведен раскоп выводковой норы, в которой было зарегистрировано обитание ♂, ♀ и молодняка.

Нора представляла собой разветвленную систему коридоров и относительно коротких отнорков, из которых 8 имели выходы на поверхность, а 16 были слепо замкнутыми ответвлениями от основного «коридора» (рис. 10). Площадь норы составляла приблизительно 18 м². Глубина норы в среднем не превышала 35 см. Общая протяженность всех ходов и отнорков составила 1365 см, ширина ходов — приблизительно около 7 см. Диаметр гнездо-

вой камеры составил 20 см, камера-уборная — 40 см в длину и располагалась на глубине 24 см.

Относительно недалеко от основного входа в нору (на расстоянии порядка 1,5 м) располагалась гнездовая (выводковая) камера, представляющая собой округлое расширение основного «коридора», диаметром 20 см, выстланное сухой травой.

Значительная часть норы была занята кормовыми запасами, в основном состоящими из ивовых веток и листьев, доля которых составила 97% общего веса запасенного в норе корма. Общее количество обнаруженных в норе ивовых веточек составило 2520 штук. Запасенные ветки имели длину от 35 до 350 мм (в среднем порядка 100 мм). Кроме этого в составе запасенных кормов в незначительном количестве присутствовали цветковые растения, злаки, лишайники и мхи (табл. 4). Общий вес запасенного в норе корма составил 1,6 кг.

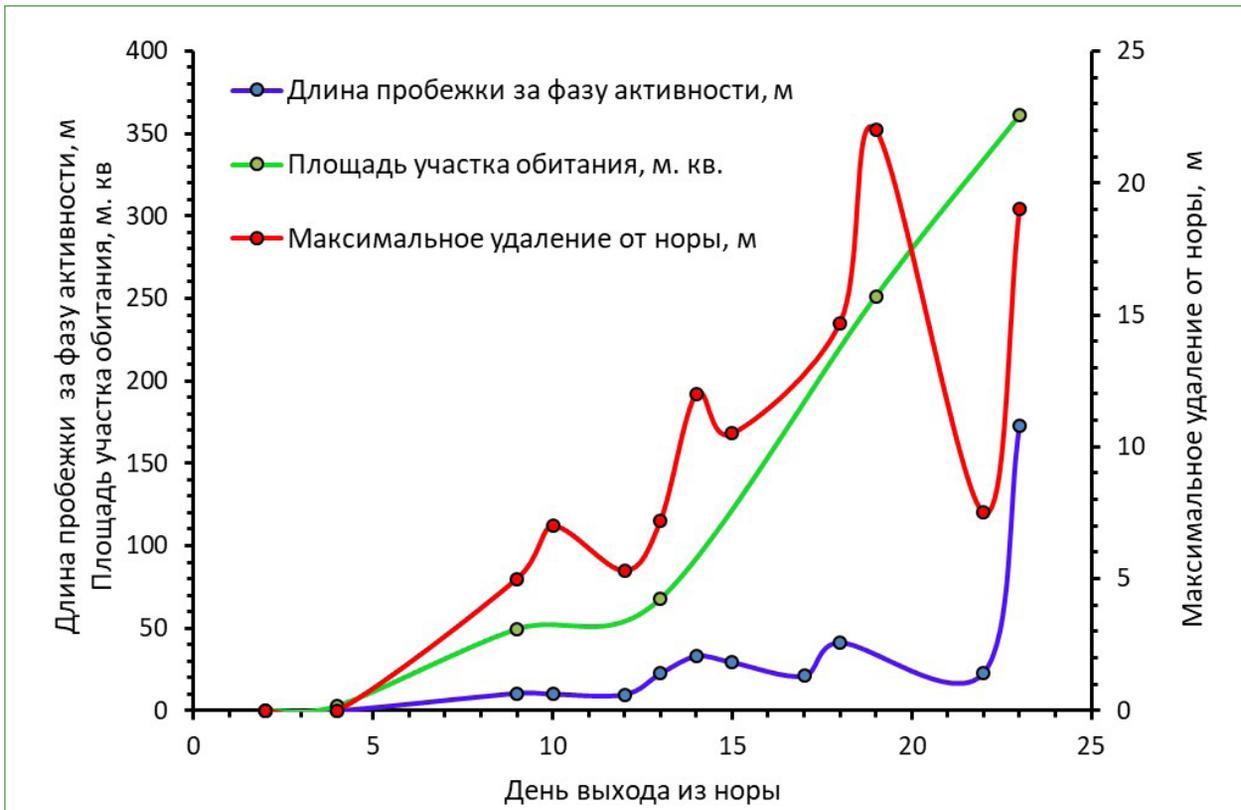


Рис. 8. Динамика средней длины пробежки, максимального удаления от норы за фазу активности и увеличение площади участка обитания молодых особей гренландского лемминга в течение первых 23 дней выхода из норы

Fig. 8. The dynamics of the average length of the run, the maximum distance from the burrow during the activity phase and an increase in the area of habitat of the young Greenland lemmings during the first 23 days after leaving the burrow

Обсуждение

Данные, полученные для одного ♂ и одной ♀ гренландского лемминга, безусловно, отражают индивидуальные особенности конкретных особей. Тем не менее, полученные результаты позволяют сделать некоторые сравнительные выводы и послужить основой для внутривидовых и межвидовых сравнений.

Все полученные в ходе наблюдения параметры (продолжительность фаз активности и покоя, максимальное удаление от норы, длина пробежки за фазу активности и площадь индивидуального участка) у ♂ больше чем у ♀ (см. табл. 2, табл. 3). Средняя продолжительность фаз активности и покоя у ♂ больше, чем у ♀ на 40 и 19%, соответственно (фаза активности — 87 мин. у ♂ и 62 мин. у ♀, фаза покоя — 105 мин. у ♂ и 88 мин. у ♀).

И если максимальное удаление ♂ от норы (25 м в июле и 28 м в августе) лишь незначительно превышает таковое у ♀ (20 м), то в июле средняя за фазу активности длина пробежки у него больше чем у ♀ в 4,4 раза, а площадь индивидуального участка обитания — больше в 1,6 раза.

Наблюдения, проведенные в июле (в период полярного дня), показали, что как у ♂, так и у ♀ продолжительность активности на поверхности в среднем короче, чем время пребывания в норе. При этом у ♀ эти различия, на 5% уровне значимости, статистически достоверны ($p = 0,030$) и выражены значительно сильнее, чем у ♂ ($p = 0,055$). Тот факт, что через три дня после начала наблюдения за ♀ было отмечено появление из гнездовой норы ювенильных особей, может означать, что, скорее всего, эти различия связаны с заботой о потом-

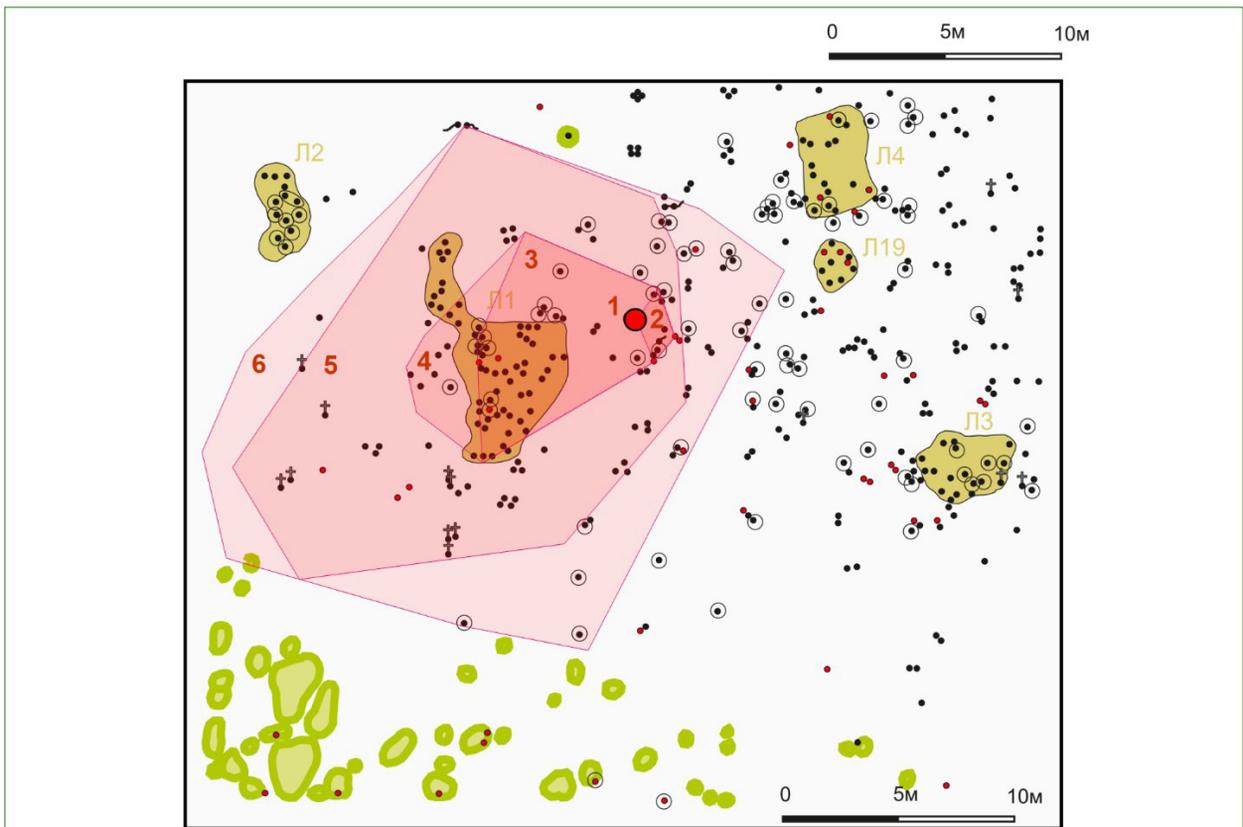


Рис. 9. Динамика увеличения участка обитания молодых особей гренландского лемминга одного помета (участок обозначен по крайним точкам удаления от основной норы): 1 — 13 июля (первый выход из норы); 2 — 16 июля; 3 — 21–22 июля; 4 — 25 июля; 5 — 31 июля; 6 — 4 августа. Остальные обозначения как на рис. 2

Fig. 9. Dynamics of an increase in the habitat area of young Greenland lemmings from the same litter (the site is marked by the extreme points of distance from the main burrow): 1 — 13 July (the first exit from the burrow); 2 — 16 July; 3 — 21–22 July; 4 — 25 July; 5 — 31 July; 6 — 4 August. For other designations see Fig. 2

стве (кормление, происходящее в гнездовой норе), которым она была обременена в этот период. Вероятно, именно с этим связаны ее более короткие периоды пребывания на поверхности, чем у ♂.

Исключение составляют кратковременные наблюдения за ♂ в период заготовки корма в августе, когда период его активности был вдвое продолжительнее времени его пребывания в норе (см. табл. 2).

Исследования показали также, что не только средняя продолжительность фазы активности вне норы у ♀ на 28% короче, чем у ♂, но и период активности, включающий одну фазу активности и одну фазу покоя, был в среднем короче на 22%.

Осмотр ♀ накануне наблюдений показал, что она беременна, а появление моло-

ди из норы через несколько дней после начала наблюдений показало, что она одновременно находилась в состоянии лактации. Таким образом, в период наблюдения ее энергетические потребности включали затраты не только на собственное жизнеобеспечение, но также на развитие эмбрионов и выкармливание текущего выводка.

Наблюдения показали, что в июле, как у ♂, так и у ♀ основная активность в период пребывания на поверхности была связана с потреблением корма. Вероятно, продолжительность активности вне норы, главным образом, определяется потребностью в пище, физиологически сходной у ♂ и ♀ (сходного веса и возрастной категории). В то же время, средняя продолжительность фазы активности у ♀ была хоть и стати-

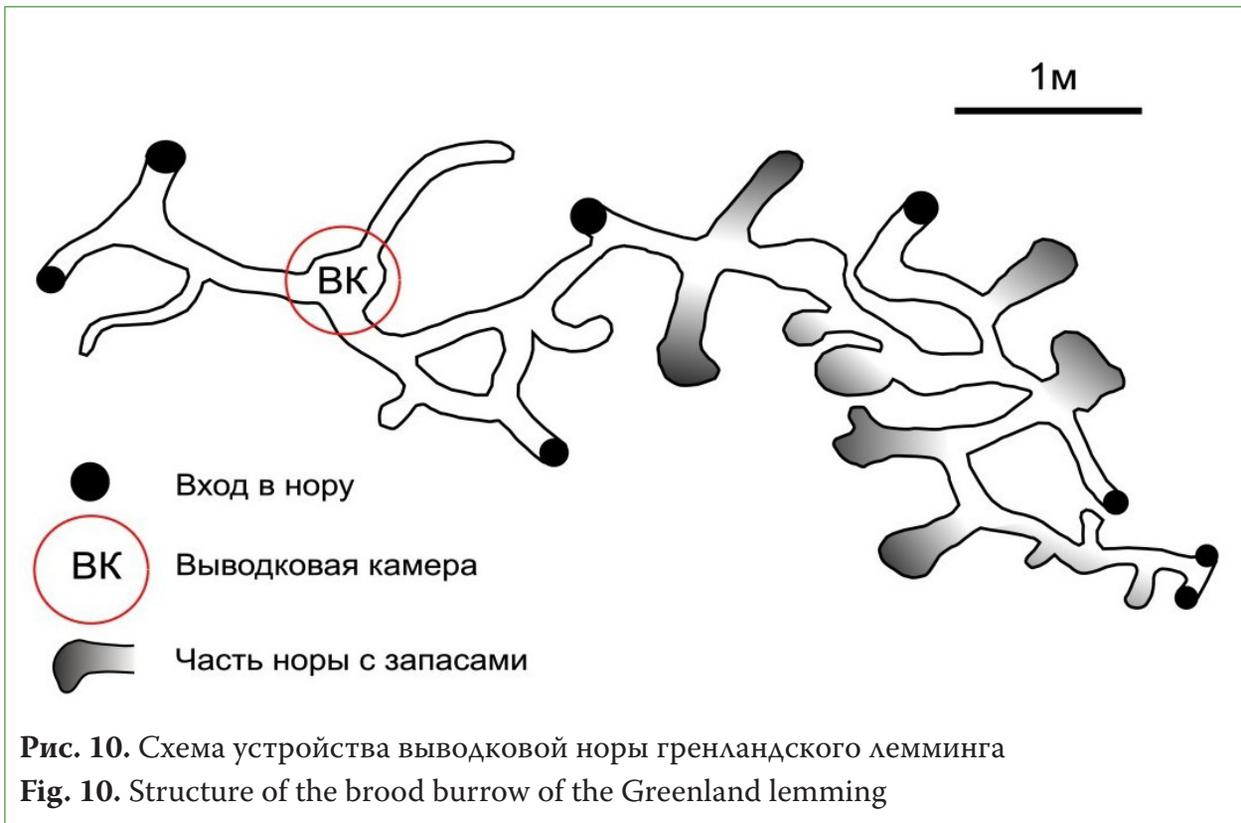


Рис. 10. Схема устройства выводковой норы гренландского лемминга
Fig. 10. Structure of the brood burrow of the Greenland lemming

стически не достоверна ($p = 0,055$), но все же на 28,3% меньше, чем у ♂. Можно предположить, что более высокие, по сравнению с ♂, энергетические потребности ♀ частично восполняла за счет более частых (хоть и менее продолжительных) выходов из норы для питания.

Значительная активность, проявляемая ♂ по заготовке корма, была зарегистрирована в период кратковременных наблюдений в начале августа. По сравнению с началом июля продолжительность фаз покоя, максимальное удаление от норы и площадь индивидуального участка остались почти без изменений, тогда как время активности вне норы увеличилась почти вдвое, а длина пробежки за фазу активности — более чем в 4 раза, составив почти 2 км (см. табл. 2). Принято считать, что подобное увеличение активности у ♂ связано с поиском ♀, однако прямые наблюдения показали, что это характерно и для периода осенней заготовки кормов. В данном случае мы видим некое «разделение функций» у взрослых обитателей норы: в то время, как ♀ занимается выкармливанием выводка, ♂ активно делает запасы на зиму. Возмож-

но, это является адапционным элементом поведения, способствующим успешной жизнедеятельности этих животных в суровых полярных условиях. Причиной резкого изменения характера поведения, продемонстрированного ♂ между наблюдениями в начале июля и начале августа, может быть быстрое изменение продолжительности светового дня. Так, разница в продолжительности светового дня между этими периодами на широте о. Врангеля составляет около 4,5 часов.

Эффективности размножения гренландского лемминга в краткий период полярного лета на широте о. Врангеля может способствовать также и быстрая адаптация молодых особей к «взрослому» образу жизни, продемонстрированная ювенильными особями, рожденными наблюдаемой ♀ в норе № 1. Выход молодняка на поверхность и освоение ими территории оценивалась по трем параметрам: увеличение площади участков осваиваемой территории, максимальное удаление от норы и длина пробежки за фазу активности. Из представленных графиков видно, что площадь участков обитания молодых особей

увеличивалась равномерно, доходя к концу наблюдений до площадей, сравнимых с размером участков взрослых особей, максимальное удаление от норы также увеличивалось более-менее равномерно, с некоторыми «исключениями», тогда как длина пробежки за фазу активности возрастала очень незначительно с резким увеличением в последний, 23-й день наблюдений. «Боязнь» находиться на поверхности присутствуя зверькам вплоть до последнего дня наблюдений, данная «боязнь» пропадает на 23-й день наблюдений, когда площадь участка обитания становится сравнима с участками взрослых особей, а длина пробежки за фазу активности становится больше в 1,7 раз, чем у взрослой ♀.

Таким образом, на 23 день после первого появления молоди из норы, все параметры их территориального поведения были сопоставимы с таковыми у взрослых особей, что может свидетельствовать о готовности к началу самостоятельной жизни и освобождению жизненного пространства выводковой норы для появления следующего потомства.

Основные результаты

И у ♂, и у ♀ продолжительность активности вне норы статистически достоверно меньше, чем период пребывания в норе.

Все полученные в ходе наблюдения параметры (продолжительность фаз активности и покоя, максимальное удаление от норы, длина пробежки за фазу активности, площадь индивидуального участка) у ♂ больше, чем у ♀.

В июле продолжительность фаз активности и покоя, максимальное удаление от норы, длина пробежки за фазу активности, площадь индивидуального участка у ♂ больше, чем у ♀. Среднее значение фазы активности у ♂ превышает таковую у ♀ в 1,4 раза, фазы покоя — в 1,2 раза. Длина пробежки за фазу активности превышает таковую у ♀ в 4,4 раза; площадь участка обитания превышает площадь участка ♀ в 1,6 раза.

Увеличение в течение летнего периода у ♂ продолжительности фазы активности (в 2,9 раз) и длины пробежки за фазу активности (более чем в 4 раза) связано не только с поиском ♀, как обычно принято считать, но и с «обустройством норы на зиму», т. е. с заготовкой кормов.

Наблюдения за молодыми показали, что на 23-й день после выхода из норы размер участка обитания и величина пробежки за фазу активности зверьков сравнимы и даже превышают таковые взрослых особей.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность инспектору заповедника «о. Врангеля» О. П. Корявченко за помощь в наблюдениях и организации экспедиционного быта, сотрудникам Зоологического Института РАН Н. И. Абрамсон и Л. Л. Войта за ценные советы, замечания и консультации по статистической обработке данных. Выражаем благодарность за инициативное участие М. А. Стрелковой в работе группы на всех этапах подготовки публикации.

Литература

- Абрамсон, Н. И., Лисовский, А. А. (2012) Подсемейство *Arvicolinae Gray, 1821*. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. В кн.: И. Я. Павлинов, А. А. Лисовский (ред.). *Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52*. Москва: КМК. с. 220–276.
- Бойко, Н. С., Шутова, Е. В. (2013) Миграция норвежского лемминга (*Lemmus lemmus L., 1758*) на юге Кольского п-ова в 2011–2012 гг. В кн.: *Материалы докладов II Всероссийской конференции с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере»*. Сыктывкар: Коми научный центр Уральского отделения РАН, с. 31–33.
- Денисенко, А. М. (1983) Размножение леммингов на о. Врангеля. В кн.: *Биологические проблемы Севера. Ч. 2*. Магадан: Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР, с. 18–19.
- Катаев, Г. Д. (2021) *Фауна и экология млекопитающих (Rodentia, Insectivora) Лапландии*. СПб: Изд-во ВВМ, 437 с.

- Кирющенко, С. П. (1980) Устройство нор и роющая деятельность леммингов на острове Врангеля. В кн. *Механизмы регуляции численности леммингов и полевков на Крайнем Севере*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 67–71.
- Кирющенко, С. П., Кирющенко, Т. В. (1979) Питание сибирских и копытных леммингов на о. Врангеля. В кн.: *Экология полевков и землероек на Северо-Востоке Сибири*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 25–38.
- Кошкина, Т. В. (1962) Миграция норвежского лемминга (*Lemmus lemmus*, L., 1758). *Зоологический журнал*, т. 41, № 12, с. 1859–1874.
- Кошкина, Т. В., Халанский, А. С. (1960) Массовое размножение норвежского лемминга на юге Кольского п-ова. *Бюллетень московского общества испытателей природы*, т. 65, № 4, с. 112–114.
- Миронов, А. Д. (1979). *Территориальное поведение рыжей полевки Clethrionomys glareolus Schreb, 1876. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Л., Ленинградский государственный университет, 14 с.
- Миронов, А. Д., Катаев, Г. Д., Стасюк, И. В., Стрелков, А. П. (2016) Разработка методов объективного контроля сезонной подвижности грызунов. В кн.: *Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы III научной конференции. Черноголовка, 14–18 апреля 2014 г.* М.: КМК, с. 266.
- Миронов, А. Д., Стасюк, И. В., Стрелков, А. П. и др. (2017) Учет и мониторинг мелких млекопитающих на видеорегистрационных линейных трансектах. В кн.: *Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие*. Тверь: ТГУ, с. 361–367.
- Наумов, Н. П. (1951) Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов. В кн.: А. Н. Формозова (ред.). *Фауна и экология грызунов*. Т. 22. М.: Издательство московского общества испытателей природы, с. 3–21.
- Стасюк, И. В., Миронов, А. Д. (2021) Опыт исследования многолетней динамики обилия грызунов методом потоковой видеорегистрации. *Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Сидовича*, № 29, с. 415–433.
- Стрелков, А. П., Миронов, А. Д. (2014) Активность норвежского лемминга. В кн.: *Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы III научной конференции. Черноголовка, 14–18 апреля 2014 г.* М.: КМК, с. 125.
- Тупикова, Н. В., Емельянова, Л. Е. (1975) К методике учета леммингов на неогороженных площадках. *Бюллетень московского общества испытателей природы*, т. 80, № 1, с. 65–75.
- Чернявский, Ф. Б., Ткачев, А. В., Ардашев, А. А. (1978) О регуляции численности леммингов в Арктике. *Доклады АН СССР*, т. 242, № 3, с. 730–733.
- Чернявский, Ф. Б., Ткачев, А. В. (1982) *Популяционные циклы леммингов в Арктике: экологические и эндокринные аспекты*. М.: Наука, 164 с.
- Abramson, N., Petrova, T., Dokuchaev, N. (2022) Analysis of «historical» DNA of museum samples resolve taxonomic, nomenclature and biogeography issues: Case study of true lemmings. *Biological Communication*, vol. 67, no. 4, pp. 340–348. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2022.408>
- Ehrich, D., Schmidt, N. M., Gauthier, G. et al. (2020) Documenting lemming population change in the Arctic: Can we detect trends? *Ambio*, vol. 49, pp. 786–800. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01198-7>
- Hamme, Ø., Harper, D. A., Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.
- Oksanen, K., Oksanen, L., Dahlgren, J. et al. (2008) Arctic lemmings, Lemmus spp. and Dicrostonyx spp.: Integrating ecological and evolutionary perspectives. *Evolutionary Ecology Research*, vol. 10, pp. 415–434.
- Schmidt, N. M., Christensen, T. R., Roslin, T. (2017) A high arctic experience of uniting research and monitoring. *Earth's Future*, vol. 5, no. 7, pp. 650–654. <https://doi.org/10.1002/2017EF000553>
- Stenseth, N. C., Ims, R. A. (eds.). (1993) *The Biology of Lemmings*. London: Academic Press, 704 p.

References

- Abramson, N. I., Lisovskii, A. A. (2012) Podsemejstvo Arvicolinae Gray, 1821. Mlekopitayushchie Rossii: sistematiko-geograficheskij spravochnik. [Subfamily Arvicolinae Gray, 1821. Mammals of Russia: systematic and geographical reference]. In: I. Ya. Pavlinov, A. A. Lisovskij (eds.). *Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU. Collection of works of the Zoological Museum of Moscow State University*. Vol. 52. Moscow: KMK Scientific Press, pp. 220–276. (In Russian)

- Abramson, N., Petrova, T., Dokuchaev, N. (2022) Analysis of «historical» DNA of museum samples resolve taxonomic, nomenclature and biogeography issues: Case study of true lemmings. *Biological Communication*, vol. 67, no. 4, pp. 340–348. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2022.408> (In English)
- Boiko, N. S., Shutova, E. V. (2013) Migratsiya norvezhskogo lemminga (*Lemmus lemmus* L., 1758) na yuge Kol'skogo p-ova v 2011–2012 gg. [Migration of the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus* L., 1758) in the south of the Kola Peninsula in 2011–2012]. In: *Materialy dokladov II Vserossijskoj konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "Problemy izucheniya i okhrany zhivotnogo mira na Severe" [Materials of the second All-Russian conference with international participation "Problems of studying and protecting wildlife in the North"]*. Syktyvkar: Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Science, pp. 31–33. (In Russian)
- Chernyavskij, F. B., Tkachev, A. V., Ardashev, A. A. (1978) O regulyatsii chislennosti lemmingov v Arktike. [On the regulation of the number of lemmings in the Arctic.]. *Doklady AN SSSR*, vol. 242, no. 3, pp. 730–733. (In Russian)
- Cherniavskii, F. B., Tkachev, A. V. (1982) *Populyatsionnye tsikly lemmingov v Arktike: ekologicheskie i endokrinnye aspekty [Population cycles of lemmings in the Arctic: ecological and endocrine aspects]*. Moscow: Nauka Publ., 164 p. (In Russian)
- Denisenko, A. M. (1983) Razmnozhenie lemmingov na o. Vrangelya. [Reproduction of lemmings on Wrangel Island]. In: *Biologicheskie problemy Severa. Ch. 2 [Biological problems of the North. Pt. 2]*. Magadan: Institute of Biological Problems of the North Far Eastern Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR Publ., pp. 18–19. (In Russian)
- Ehrich, D., Schmidt, N. M., Gauthier, G. et al. (2020) Documenting lemming population change in the Arctic: Can we detect trends? *Ambio*, vol. 49, pp. 786–800. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01198-7> (In English)
- Hamme, Ø., Harper, D. A., Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, pp. 1–9. (In English)
- Kataev, G. D. (2021) *Fauna i ekologiya mlekopitayushchikh (Rodentia, Insectivora) Laplandii [Fauna and ecology of mammals (Rodentia, Insectivora) in Lapland]*. Saint Petersburg: VVM Publ., 437 p. (In Russian)
- Kiriushchenko, S. P. (1980) Ustrojstvo nor i royushchaya deyatelnost' lemmingov na ostrove Vrangelya [Burrowing and burrowing activity of lemmings on Wrangel Island]. In: *Mekhanizmy regulyatsii chislennosti lemmingov i polevok na Krajnem Severe [Mechanisms of regulation of the number of lemmings and voles in the Far North]*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR Publ., pp. 67–71. (In Russian)
- Kiriushchenko, S. P., Kiriushenko, T. V. (1979) Pitanie sibirskikh i kopytnykh lemmingov na o. Vrangelya [Nutrition of Siberian and ungulate lemmings on Wrangel Island]. In: *Ekologiya polevok i zemleroek na Severo-Vostoke Sibiri [Ecology of voles and shrews in the North-East of Siberia]*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR Publ., pp. 25–38. (In Russian)
- Koshkina, T. V. (1962) Migratsiya norvezhskogo lemminga (*Lemmus lemmus* L., 1758) [Migration of the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus* L., 1758)]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 41, no. 12, pp. 1859–1874. (In Russian)
- Koshkina, T. V., Khalanskii, A. S. (1960) Massovoe razmnozhenie norvezhskogo lemminga na yuge Kol'skogo p-ova. [Mass reproduction of the Norwegian lemming in the south of the Kola Peninsula]. *Byullyuten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody*, vol. 65, no. 4, pp. 112–114. (In Russian)
- Mironov, A. D. (1979) Territorialnoe povedenie ryzhej polevki *Clethrionomys glareolus* Schreb, 1876 [Territorial behavior of the bank vole *Clethrionomys glareolus* Schreb, 1876]. *Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Leningrad, Leningrad State University, 14 p. (In Russian)
- Mironov, A. D., Kataev, G. D., Stasyuk, I. V., Strelkov, A. P. (2016) Razrabotka metodov ob'ektivnogo kontrolya sezonnoj podvizhnosti gryzunov. [Development of methods for objective control of seasonal mobility of rodents]. In: *Povedenie i povedencheskaya ekologiya mlekopitayushchikh. Materialy III nauchnoj konferentsii. Chernogolovka, 14–18 aprelya 2014 g. [Behavior and behavioral ecology of mammals. Materials of the 3rd scientific conference. Chernogolovka, April 14–18, 2014]*. Moscow: KMK Scientific Press, pp. 266. (In Russian)
- Mironov, A. D., Stasyuk, I. V., Strelkov, A. P. et al. (2017) Uchet i monitoring melkikh mlekopitayushchikh na videoregistratsionnykh linejnykh transektakh. [Accounting and monitoring of small mammals on video registration linear transects]. In: *Vklad zapovednoj sistemy v sokhranenie bioraznoobraziya i ustojchivoe razvitie [The contribution of the nature reserve system to the conservation of biodiversity and sustainable development]*. Tver: Tver State University Publ., pp. 361–367. (In Russian)
- Naumov, N. P. (1951) Novyj metod izucheniya ekologii melkikh lesnykh gryzunov. [A new method for studying the ecology of small forest rodents]. In: *Fauna i ekologiya gryzunov. T. 22 [Fauna and ecology of rodents. Vol. 22]*. Moscow: Moscow Society of Naturalists Publ., pp. 3–21. (In Russian)

- Oksanen, K., Oksanen, L., Dahlgren, J. et al. (2008) Arctic lemmings, *Lemmus* spp. and *Dicrostonyx* spp.: Integrating ecological and evolutionary perspectives. *Evolutionary Ecology Research*, vol. 10, pp. 415–434. (In English)
- Schmidt, N. M., Christensen, T. R., Roslin, T. (2017) A high arctic experience of uniting research and monitoring. *Earth's Future*, vol. 5, no. 7, pp. 650–654. <https://doi.org/10.1002/2017EF000553> (In English)
- Stasyuk, I. V., Mironov, A. D. (2021) Опыт исследования многолетней динамики обилия грызунов методом поточковой видеорегистрации [The experience of studying the long-term dynamics of the abundance of rodents by streaming video recording]. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika im. P. G. Smidovicha — Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve*, no. 29, pp. 415–433. (In Russian)
- Stenseth, N. C., Ims, R. A. (eds.). (1993) *The Biology of Lemmings*. London: Academic Press, 704 p. (In English)
- Strelkov, A. P., Mironov, A. D. (2014) Aktivnost' norvezhskogo lemminga [Norwegian lemming activity]. In: *Povedenie i povedencheskaya ekologiya mlekopitayushchikh. Materialy III konferentsii nauchnoj konferentsii. Chernogolovka, 14–18 aprelya 2014 g. [Behavior and behavioral ecology of mammals. Materials of the III Science Conference. Chernogolovka, April 14–18, 2014]*. Moscow: KMK Scientific Press, p. 125. (In Russian)
- Тупикова, Н. В., Емельянова, Л. Е. (1975) К методике учета леммигов на неогороженных площадках [To the methodology of accounting for lemmings on unfenced sites]. *Byullyuten' moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody*, vol. 80, no. 1, pp. 65–75. (In Russian)

Для цитирования: Стрелков, А. П., Стрелкова, Н. А., Миронов, А. Д., Нацваладзе, Н. Ю. (2023) Территориальное поведение гренландского лемминга (*Dicrostonyx groenlandicus* Trail, 1823) о. Врангеля. *Амурский зоологический журнал*, т. XV, № 3, с. 588–605. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-3-588-605>

Получена 4 апреля 2023; прошла рецензирование 5 мая 2023; принята 26 июня 2023.

For citation: Strelkov, A. P., Strelkova, N. A., Mironov, A. D., Natsvaladze, N. J. (2023) Territorial behaviour of the greenlandic lemming (*Dicrostonyx groenlandicus* Trail, 1823) on Wrangel Island. *Amurian Zoological Journal*, vol. XV, no. 3, pp. 588–605. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-3-588-605>

Received 4 April 2023; reviewed 5 May 2023; accepted 26 June 2023.