

## СЛУЧАЙНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКой (*SOREX ARANEUS L.*)

© 2021 г. Н. А. Щипанов\*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33*

*\*e-mail: shchipa@mail.ru*

Поступила в редакцию 14.05.2020 г.

После доработки 20.06.2020 г.

Принята к публикации 22.09.2020 г.

Доля совместно посещаемых ловушек и частоты их посещения, полученные при мечении с повторными отловами, сравниваются с ожиданием, полученным в компьютерном эксперименте для предположения о случайном посещении ловушек в эквивалентном пространстве. Показано, что количество совместно используемых ловушек во всех поло-возрастных группах обыкновенных бурозубок близко к математическому ожиданию для случайного посещения и не выходит за пределы доверительного интервала для 1000 повторяющихся симуляций. Количество посещений ловушек на участке особи соседями соответствует доле ловушек, посещаемых двумя и более особями, т.е. не свидетельствует о влиянии соседа на частоту посещения пространства. С учетом особенностей биологии обыкновенных бурозубок систему использования пространства, основанную на случайном распределении и стохастическом взаимодействии оседлых зверьков, можно рассматривать как оптимальную для этого вида.

*Ключевые слова:* обыкновенная бурозубка, использование пространства, социальность

**DOI:** 10.31857/S0367059721020104

Обыкновенная бурозубка, мелкое насекомоядное млекопитающее, рассматривается как низко социальный вид с преимущественно агрессивными взаимодействиями, благодаря которым поддерживается территориальное использование пространства [1]. Иногда территориальность рассматривают как ключевую черту биологии этого вида [2]. Действительно, агрессивность бурозубки хорошо известна. Большая часть взаимодействий зверьков представлена прямыми и ритуальными агрессивными контактами [1, 3–6]. Однако изолированными являются только участки перезимовавших самок, которые тем не менее широко перекрываются с участками сеголеток, а участки самцов – между собой, с перезимовавшими самками и сеголетками. Участки сеголеток также взаимно накладываются, особенно в периферийной части [5, 7–10].

Наблюдения в больших вольерах показали, что ни у взрослых самок, ни у сеголеток не проявляется специфическое поведение, направленное на защиту освоенной территории, – зверьки охраняют только ближайшее пространство, где они находятся в данный момент [11, 12]. Обыкновенная бурозубка ведет скрытный образ жизни, прямые наблюдения за взаимодействиями особей невозможны, и вопрос о поведенческих механизмах

разобщения зверьков в пространстве остается открытым.

Можно было бы предполагать, что разобщение в пространстве основано на избегании запаха других особей. Однако эксперименты с посещением обыкновенными бурозубками живоловок со следами животных и дезодорированных ловушек показали, что большинство сеголеток не избегают запаха конспецифика [13].

Возможность совмещения участков и активности в пространстве в результате случайного распределения участков оседлых зверьков ранее не проверяли. Оценка вероятности такого взаимодействия может быть основана на сопоставлении данных, полученных в природе, с результатами компьютерного эксперимента по занятости пространства при его случайном использовании. В том случае, если совмещение в пространстве является следствием стохастических процессов, можно ожидать, что частота встреч в совместно посещаемом пространстве будет соответствовать его доле. При наличии мотивации контакта с соседом эта частота будет больше ожидаемой, а в случае избегания – меньше. В данной работе проверяется предположение о случайном взаимном расположении обыкновенных бурозубок и отсут-

ствии влияния социальной мотивации на частоту посещения пространства.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Методы полевых исследований.** Полевой материал был собран в Старицком районе Тверской области в 2014–2019 гг.: в 2014–2018 гг. – в июне и августе, в 2019 г. – во второй половине июля. Наблюдение за индивидуально мечеными бурозубками проводили на пробной площади размером 0.65 га. Ежегодно выставляли 87 ловушек, которые находились на постоянных местах. Ловушки были расположены в 5 линий с интервалом 10 м между линиями и 7.5 м между ловушками. Продолжительность отловов в разные годы, в зависимости от условий года, составляла от 15 до 18 дней. Площадка мечения была расположена на заброшенном участке деревни, заросшем крапивой и иванчаем, с пятнами злаковых лужков, отдельно стоящими липами и пятнами молодого березняка. Использована специализированная ловушка, эффективная для отлова землероек [14]. В качестве приманки применяли геркулес, смоченный нерафинированным подсолнечным маслом. Проверку проводили один раз в сутки, через 1.5 ч после настораживания ловушек, после проверки ловушки остаются на своих местах открытыми и доступными для свободного посещения [15]. Таким образом, более 90% времени суток перемещения зверьков были не ограничены. Каждую поимку в этом случае можно было рассматривать как независимую, т.е. не зависящую от места предыдущей поимки особи. Зверьков метили ампутацией концевых фаланг пальцев. Ранее было показано, что такой способ мечения не влияет на выживание бурозубок [10].

У пойманных зверьков выделяли две возрастные категории: перезимовавших и сеголеток. Перезимовавшие особи значительно крупнее и тяжелее сеголеток, бурые вершины зубов стертые, шерсть заметно короче и темнее, обычно виден чепрак, на хвосте шерсть более редкая, часто хвост с пролысынами, хорошо видны половые признаки [16]. Сеголеток рассматривали без разделения по полу и возрасту. Всего было помечено 289 особей – 1646 поимок.

**Анализ полевых данных.** Ранее нами было показано, что зверьки, пойманные однократно, представляют смешанную группу животных – это могут быть зверьки на периферии участка, земляройки, совершающие дальние выходы за пределы участка, и зверьки, находящиеся в процессе поиска участка – “нерезиденты” [17]. Разделение их на соответствующие категории требует специальных экспериментов [18]. В то же время общим для всех таких зверьков является непредсказуемость посещения определенного пространства [17, 18]. Это стало основанием для исключения из анализа

однократно пойманных зверьков и считать посещение ловушек повторно пойманными зверьками как перемещения на участке. Число совместно посещенных ловушек и количество поимок в такие ловушки в данной работе подсчитано только для резидентов – зверьков, пойманных повторно (>1 раза) в течение одной двухнедельной сессии учета (табл. 1).

Для дальнейших расчетов использовано:

1) общее число ловушек, посещенных за сессию учета ( $T_T$ ), – сумма всех ловушек, посещенных на площадке резидентами;

2) число ловушек, посещенных двумя и более особями ( $T_j$ ), – количество ловушек, в течение одной сессии учета были пойманы зверьки с разными номерами;

3) сумма ловушек на участках всех резидентов ( $\sum t_{Rn}$ ) – суммарное число ловушек, посещенных каждым из резидентов, где  $t_{Rn}$  – число ловушек, посещенных резидентом с определенным номером.

Например, две особи посетили всего 6 ловушек: одна особь посещала 5 ловушек, а другая – 3. Сумма ловушек в этом случае составит  $5 + 3 = 8$ . Из этих ловушек две посещались совместно. Таким образом,  $T_T = 6$ ,  $T_j = 2$ , а  $\sum t_{Rn} = 8$ .

Фактическая частота посещения совместного пространства оценена по отношению число поимок хозяина участка – “свои поимки” к числу поимок в этих ловушках соседей – “чужие поимки”. Было учтено общее число поимок всех особей в определенной ловушку и число поимок каждой из этих особей в ту же ловушку. В результате получены “поимки особи” и “все поимки в ловушку”. “Чужие” поимки получены вычитанием поимки особи из общего числа поимок в ловушку. Пример расчета показан в табл. 2 для одной из сессий учета. Необходимо обратить внимание на то, что в колонке “все поимки в ловушку” число поимок повторяется столько же раз, сколько особей посещало эту ловушку. Для корректировки числа “чужих” поимок вводится понижающий коэффициент, который рассчитан как отношение суммы поимок особи к сумме всех поимок в ловушку. Для получения скорректированного числа поимок сумма “чужих” поимок умножена на понижающий коэффициент, а полученное число округлено до целого значения. Соответственно в приведенном примере 13 “своих” и 3 “чужие поимки” (см. табл. 2).

**Компьютерный эксперимент.** Для проверки предположений о влиянии социальных взаимодействий между особями (привлечения или избегания) на использование ими пространства был проведен компьютерный эксперимент, имитирующий отловы бурозубок на учетной площади. Главным для имитационной модели было пред-

**Таблица 1.** Общие характеристики населения площадки мечения и посещения ловушек оседлыми обыкновенными бурозубками в разные сессии отлова: J – июнь; JI – июль; A – август

Возраст/пол	Сессия отлова	Поймано особей			Резиденты: > 1 поимки			
		всего	>1 раза	поймок/особь*	Посетили ловушек			
					всего	совместно**	ловушек/особь*	сумма***
Сеголетки/ самцы и самки	2014 J	37	22	2.9	48	10	2.7	67
	2014 A	42	24	7.2	67	39	4.5	120
	2015 J	9	6	2.8	14	2	2.6	16
	2015 A	21	19	4.2	52	16	3.2	68
	2016 J	8	2	2.4	5	0	2.4	5
	2016 A	26	21	3.7	54	12	3.1	72
	2017 J	19	13	4.0	38	8	3.2	47
	2017 A	31	25	5.3	59	23	3.4	96
	2018 J	46	34	4.6	64	41	3.6	136
	2018 A	50	35	4.5	70	34	3.0	119
Перезимовав- шие/самки	2019 JI	22	17	3.7	34	11	2.6	49
	2014 J	8	7	5.3	29	2	4.2	31
	2014 A	8	6	6.5	32	7	5.6	39
	2015 J	1	0	0	0	0	0	0
	2015 A	1	0	0	0	0	0	0
	2016 J	2	2	4.2	9	0	4.2	9
	2016 A	2	2	2.4	5	0	2.4	5
	2017 J	4	3	3.8	11	0	3.3	11
	2017 A	2	2	4.2	8	0	3.5	8
	2018 J	9	7	3.7	19	0	2.4	19
Перезимовав- шие/самцы	2018 A	3	3	4.9	12	0	3.5	12
	2019 JI	1	0	0	0	0	0	0
	2014 J	6	4	4.1	16	2	4.1	18
	2014 A	4	2	7.2	21	1	10.1	23
	2015 J	3	3	2.3	5	1	2	6
	2015 A	2	1	3	3	0	3	3
	2016 J	5	0	0	0	0	0	0
	2016 A	4	2	3	5	0	2.4	5
	2017 J	8	6	3.8	11	5	3.3	31
	2017 A	3	3	4.2	8	1	3.5	12
	2018 J	13	7	4.8	29	8	4.6	37
	2018 A	3	0	0	0	0	0	0
	2019 JI	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. \* – среднее геометрическое значение; \*\* – в пределах соответствующей поло-возрастной категории; \*\*\* – сумма ловушек, посещаемых резидентами на своих участках.

положение о том, что вероятность посещения любой ловушки одинакова для любой особи.

В ходе эксперимента в программе Excel 2003 случайным образом генерировали номер ловушки. Число “особей” в компьютерном эксперименте принимали равным эмпирическому значению числа резидентов на площадке для отдельной учетной

сессии, а число ловушек, “посещаемых” особью в эксперименте, равно числу ловушек, фактически посещенных этой особью. Например, в ходе отлова на площадке было выявлено 2 резидента – особь 1 посещала 5 ловушек, а особь 2–4 ловушки. Таким образом, в ходе компьютерного эксперимента необходимо генерировать 5 случайных

**Таблица 2.** Пример расчета фактической частоты посещений – числа поимок в “свои” и “чужие” ловушки (по-яснения в тексте; сеголетки, июньская сессия отлова 2015 г.)

№ особи	№ ловушки	Все поимки в ловушку	Поимки особи	Чужие поимки
4	4	1	1	0
4	9	1	1	0
4	26	1	1	0
2	31	1	1	0
3	35	1	1	0
4	50	2	1	1
6	50	2	1	1
6	51	1	1	0
2	63	2	1	1
5	63	2	1	1
5	65	1	1	0
3	70	1	1	0
1	73	1	1	0
1	74	1	1	0
1	77	1	1	0
3	84	1	1	0
Сумма		20	16	4
Понижающий коэффициент				0.80
Скорректированное число чужих поимок				3
Свои поимки				13

номеров ловушек для особи 1 и 4 случайных номера ловушек для особи 2. Отметим, что сумма номеров ловушек, которые необходимо генерировать, соответствует  $\Sigma t_{Rn}$ :  $4 + 5 = 9$ . Поэтому, поскольку число зверьков в совпадающих номерах ловушек не являлось предметом анализа, для выявления совпадающих ловушек достаточно генерировать номера ловушек в количестве, равном  $\Sigma t_{Rn}$ . По результатам каждого эксперимента было подсчитано среднее число совпадающих номеров ловушек, а по результатам 1000 экспериментов для каждого случая были рассчитаны среднее арифметическое значение и доверительный интервал –  $1.96sd$  этого показателя.

**Проверка гипотез.** Для проверки гипотезы о наличии факторов, влияющих на положение резидентов в пространстве, сравнивали фактическое количество совместно посещаемых ловушек и значения, полученные для соответствующей учетной сессии в компьютерном эксперименте. Предполагали, что отклонение можно считать достоверным, если фактическое значение выходит за рамки доверительного интервала:

1) фактическое количество меньше математического ожидания, существуют какие-либо факторы, поддерживающие изоляцию резидентов в пространстве;

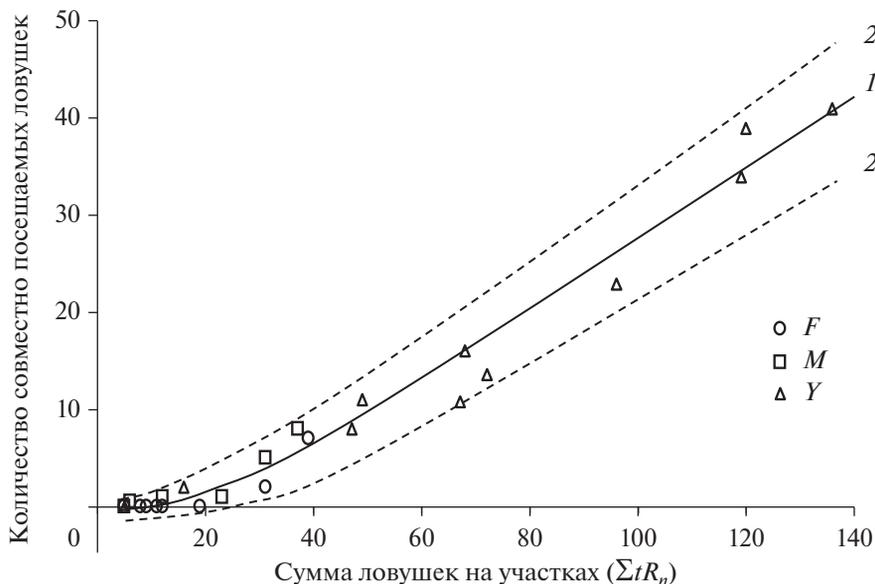
2) фактическое количество выше, существуют какие-либо факторы, способствующие совмещению пространства;

3) не выходит за рамки доверительного интервала, отсутствуют факторы, значимо влияющие на распределение резидентов в пространстве.

Для проверки гипотезы о влиянии соседей на частоту посещения совместно посещаемых ловушек сравнивали фактические и ожидаемые соотношения поимок в “свои” ( $C_p$ ) и “чужие” ( $C_a$ ) ловушки. Ожидаемое соотношение получено для предположения об отсутствии значимого влияния. Для этого на основе эмпирических данных подсчитано число “чужих” поимок на участке особи: общее число фактических посещений ( $C_T$ ) умножали на отношение числа совместно посещаемых ловушек к числу всех посещенных ловушек, полученных эмпирически, – соответственно  $C_a = C_T T_j / T_T$ . Число посещений своих ловушек получено при вычитании из общего числа посещений округленного значения числа чужих поимок:  $C_p = C_T - C_a$ . Сравнение фактического и ожидаемого соотношения  $C_p$  и  $C_a$  проведено с использованием критерия  $\chi^2$  в пакете программ Statistica 7.

Ожидается:

1) если соотношение изменено в сторону большей частоты поимок в совместно посещаемые ло-



**Рис. 1.** Фактическое и ожидаемое количество совместно используемых ловушек в разных поло-возрастных группах обыкновенной бурозубки: *I* – математическое ожидание для 1000 симуляций; *2* – границы доверительного интервала; *F* – перезимовавшие самки; *M* – перезимовавшие самцы; *Y* – сеголетки.

вушки, социальные взаимодействия значимы (при этом не обязательно дружественные, так как этот же эффект возникает и при охране территории);

2) если соотношение изменено в сторону меньшей частоты поимок в совместно посещаемые ловушки, зверьки избегают контактов с соседями;

3) если соотношение не отличается от ожидаемого за счет совмещения в пространстве, направленность в социальных взаимодействиях особей отсутствует.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Проверка гипотезы о наличии факторов, влияющих на взаимное положение обыкновенных бурозубок в пространстве, не выявила значимых отклонений от ожидания, полученного в компьютерном эксперименте для случайного независимого распространения в эквивалентном пространстве (рис. 1). Вероятность случайного совмещения мест регистрации разных особей возрастает с увеличением суммарного числа ловушек, которые могут посещать все оседлые особи. Фактическое количество совместно посещенных ловушек ни в одной сессии отлова не выходило за пределы доверительного интервала. Преимущественное отсутствие совместно посещенных ловушек на участках взрослых самок может быть объяснено их небольшим количеством, сравнительно небольшим числом ловушек, посещаемых особью, и вытекающей из этого небольшой величиной  $\Sigma tR_n$ . При более высокой плотности населения у зверьков этой категории совместно посещаемые

ловушки были обнаружены, но их количество соответствовало ожиданию для компьютерного эксперимента с реальной величиной  $\Sigma tR_n$ , равной 31 и 39 (см. рис. 1). У перезимовавших самцов и сеголеток совместное посещение ловушек обнаруживается чаще, но также не выходит за пределы доверительного интервала и при больших значениях  $\Sigma tR_n$  (см. рис. 1).

Проверка гипотезы о влиянии соседей на частоту посещений совместно посещаемых ловушек не выявила отклонений соотношения своих и чужих поимок от соотношения ловушек, посещенных только одной особью (эксклюзивно), и ловушек, посещенных несколькими особями. У сеголеток и перезимовавших самок и самцов частота посещения соответствует пропорции совместно и эксклюзивно посещенных ловушек. Таким образом, вероятность встречи с партнером оказалась пропорциональна доле совмещенного пространства (табл. 3).

### ОБСУЖДЕНИЕ

В результате работы мы не обнаружили каких-либо факторов, влияющих на взаиморасположение участков обыкновенных бурозубок. Совмещение посещаемых точек в пространстве соответствует стохастической модели и не требует для объяснения привлечения дополнительных сведений о социальных отношениях. Частота точек, совместно посещаемых соседями, не позволяет предполагать ни мотивации к социальным контактам, ни их избегания. По-видимому, социаль-

**Таблица 3.** Сравнение соотношения “своих” и “чужих” поимок и ловушек, посещенных эксклюзивно и совместно с соседями на участках обыкновенных бурозубок

Возраст/пол	Сессия отлова	Поимки		Посещенные ловушки		$\chi^2; p$
		“свой”*	“чужие”*	эксклюзивно	совместно	
Сеголетки/самцы и самки	2014 J	35	27	28	10	0.73; >0.39
	2014 A	54	47	28	39	
	2015 J	13	3	12	2	
	2015 A	52	26	36	16	
	2016 J	5	0	5	0	
	2016 A	43	25	41	12	
	2017 J	45	14	30	8	
	2017 A	61	38	36	23	
	2018 J	35	46	22	41	
	2018 A	35	40	35	34	
	2019 JI	41	36	28	11	
	Всего	419	302	301	196	
Перезимовавшие/самки	2014 J	35	4	27	2	0.79; >0.37
	2014 A	35	14	25	7	
	2015 J	0	0	0	0	
	2015 A	0	0	0	0	
	2016 J	9	0	9	0	
	2016 A	5	0	5	0	
	2017 J	13	0	11	0	
	2017 A	9	0	8	0	
	2018 J	31	0	19	0	
	2018 A	16	0	12	0	
	2019 JI	0	0	0	0	
	Всего	153	18	116	9	
Перезимовавшие/самцы	2014 J	15	3	14	2	2.05; >0.15
	2014 A	23	3	15	1	
	2015 J	5	2	4	1	
	2015 A	3	0	3	0	
	2016 J	0	0	0	0	
	2016 A	6	0	5	0	
	2017 J	18	13	18	5	
	2017 A	11	2	10	1	
	2018 J	27	11	21	8	
	2018 A	0	0	0	0	
	2019 JI	0	0	0	0	
	Всего	107	34	90	18	

\* Расчет “своих” и скорректированного числа “чужих” поимок показан в табл. 2.

ные взаимодействия между зверьками возникают в результате перемещения по участку, не зависящие от посещения точек в этом пространстве другими особями и являются следствием случайных встреч. Таким образом, можно заключить, что использование пространства у обыкновенной бурозубки

основано на случайном распределении и стохастическом взаимодействии оседлых зверьков.

Это заключение хорошо согласуется с известными чертами биологии вида. Бурозубки обладают самым высоким среди наземных млекопитающих

щих уровнем метаболизма [19]. Организм этих зверьков постоянно функционирует близко к своему физиологическому пределу [20]. Высокий уровень метаболизма поддерживается за счет постоянного питания высококалорийными кормами. Обыкновенные бурозубки должны есть один раз в 2–4 ч [21], предельный срок голодания — 8 ч [22] и могут существовать лишь в условиях изобильной пищевой ниши [23, 24]. В рацион входит по меньшей мере 12 таксонов беспозвоночных [2, 23, 25, 26]. Размер основных жертв обыкновенной бурозубки составляет от 3 до 20 мм [27, 28]. Обыкновенная бурозубка способна переключаться на доминирующий тип жертв [22, 29]. Объекты питания разнообразны, непостоянны во времени и непредсказуемо распределены в пространстве. Значительную часть жертв обыкновенные бурозубки обнаруживают в результате случайных перемещений [30–32]. При тестировании в лабиринте установлено, что обыкновенные бурозубки не запоминают место предыдущего положения корма, а последовательно обследуют все пространство [33]. Землеройка может долго не интересоваться пищей, но ей необходимо поесть вскоре после того, как зверек почувствовал голод. Зверьки не могут впасть в торпор и без пищи возможны лишь два периода активности [21].

При таком уровне метаболизма и типе поиска добычи обыкновенные бурозубки, с одной стороны, не в состоянии расходовать дополнительную энергию на защиту территории, с другой — получают существенное преимущество, перемещаясь на хорошо знакомом пространстве. Известно, что выживание оседлых бурозубок довольно высокое. Зимняя гибель сеголеток, имеющих участок, осенью составляет около 10–15%, в то время как массовая гибель, свыше 70% прибылых, не нашедших участка, происходит в июле–августе [3, 5, 35, 36]. Участок обитания должен соответствовать нескольким характеристикам: его размеры определяются потребностями сложной нервной системы в получении информации, ограничены возможностями локомоции и зависят от обеспеченности кормом [37, 38]. В случае обыкновенной бурозубки можно предполагать, что приемлемой для оседания будет относительно большая территория, с довольно равномерным распределением пищевых объектов и минимальным количеством факторов, увеличивающим расход энергии. Если рассматривать участок обыкновенной бурозубки не как охраняемую, а как хорошо изученную территорию, то после ее заселения до уровня, когда возникает совмещение посещаемых точек, контакт с конспецификом, увеличивающий расход энергии, может стать фактором, снижающим привлекательность участка для нерезидентного зверька. Оседание новых зверьков на занятом пространстве осложняется необходимостью вступать в социальные конфликты. Этим

можно объяснить массовую гибель сеголеток во второй половине лета, когда вся подходящая территория уже заселена. При такой системе взаимодействий у оседлой особи не возникает дополнительных энергетических затрат на патрулирование и охрану территории, а ограничение вселения при избыточной плотности возникает автоматически.

Таким образом, использование пространства у обыкновенной бурозубки может быть основано на стохастических процессах. Необходимый уровень изоляции достигается за счет случайного распределения особей в пространстве и не требует дополнительных затрат энергии на поддержание территориальности.

Автор благодарен Н.И. Маркову за конструктивное обсуждение и ценные советы в подготовке рукописи.

Работа поддержана РФФИ (проект № 19-04-00985) и программой Президиума РАН “Биоразнообразие и биологические ресурсы России”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Rychlik L.* Evolution of social systems in shrews // *Evolution of Shrews*. Białowieża: Mammal Research Institute, 1998. P. 347–406.
2. *Ивантер Э.В., Макаров А.М.* Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, *Sorex*). Петрозаводск: Петр. ГУ, 2001. 272 с.
3. *Crowcroft W.P.* The life of the shrew. London: Max Reinhardt, 1957. 166 p.
4. *Moraleva N.V.* Intraspecific interactions in the common shrew *Sorex araneus* in Central Siberia // *Annales Zoologici Fennici*. 1989. V. 26. P. 423–432.
5. *Churchfield S.* The natural history of shrews. London: Christopher Helm, 1990. 178 p.
6. *Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б.* Общая характеристика поведения землероек-бурозубок *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* и *S. isodon* (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 1998. Т. 77. Вып. 4. С. 444–458.
7. *Shillito J.F.* Observations on the range and movements of a woodland population of the common shrew *Sorex araneus* L. // *Proceedings the Royal Society, London: Biological science*, 1963. V. 140. P. 533–546.
8. *Croin Michielsen N.* Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* L. // *Arch. Neerl. Zool.* 1966. V. 17. P. 73–174.
9. *Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B.* et al. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia // *Advances in the Biology of Shrews II*. New York: Special publication of the international society of shrew biologists, 2005. P. 201–216.
10. *Shchipanov N.A., Zima J., Churchfield S.* Introducing the Common Shrew // *Shrews, chromosomes and speciation* (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio). Cambridge: Cambridge University Press, 2019. P. 19–67.

11. Олейниченко В.Ю. Поведение сеголеток обыкновенной (*Sorex araneus*), средней (*Sorex caecutiens*) и малой (*Sorex minutus*) бурозубок на освоенной и чужой территориях // Зоол. журн. 2007. Т. 86. Вып. 10. С. 1259–1271.
12. Олейниченко В.Ю. Поведенческие взаимоотношения взрослых самок обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) с конспецификами на освоенной территории // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. Вып. 4. С. 420–429.
13. Тумасьян Ф.А., Щипанов Н.А. Значение запаха конспецифика для использования пространства обыкновенными бурозубками *Sorex araneus* L. // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 3. С. 368–376.
14. Щипанов Н.А. К экологии малой белозубки *Crocodyra suaveolens* // Зоол. журн. 1986. Т. 66. Вып. 7. С. 1051–1060.
15. Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю. и др. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. 2000. Т. 79. Вып. 3. С. 362–371.
16. Churchfield S., Searle J.B. Common shrew // Mammals of the British Isles. London: The Mammal Society, 2008. P. 257–265.
17. Щипанов Н.А., Купцов А.В., Демидова Т.Б. и др. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоол. журн. 2008. Т. 87. Вып. 3. С. 331–343.
18. Щипанов Н.А., Тумасьян Ф.А., Распопова А.А., Купцов А.В. Два типа использования пространства оседлыми обыкновенными бурозубками *Sorex araneus* L. // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 1. С. 107–112.
19. Taylor J.R.E. Evolution of energetic strategies in shrews. Białowieża: Mammal Research Institute, 1998. P. 309–346.
20. Ochosińska D., Taylor J.R.E. Living at the physiological limits: Field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) // Physiological and Biochemical Zoology. 2005. V. 78. P. 808–818.
21. Gębskiński M. Oxygen consumption in starving shrews // Acta Theriologica. 1971. V. 16. P. 288–292.
22. Hanski I. Population biological consequence of body size in *Sorex* // Advances in the biology of shrews. Pittsburgh, PA: Carnegie Museum of Natural History Special Publ. 1994. V. 18. P. 15–26.
23. Churchfield S., Food availability and the diet of the common shrew, *Sorex araneus*, in Britain // The Journal of Animal Ecology. 1982. V. 51. P. 15–28.
24. Churchfield S., Brown V.K. The trophic impact of small mammals in successional grasslands // Biological J. Linn. Soc. 1987. V. 31. P. 273–290.
25. Churchfield S. Foraging strategies of shrews and the evidence from field studies // Advances in the biology of shrews. Pittsburgh, PA: Carnegie Museum of Natural History Special Publ. V. 18. 1994. P. 77–88.
26. Бобрецов А.В. Обыкновенная бурозубка // Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 2004. С. 46–64.
27. Churchfield S. Niche dynamics, food resources, and feeding strategies in multispecies communities of shrews // The biology of Soricidae. Albuquerque: University New Mexico, 1991. P. 23–24.
28. Churchfield S., Sheffel B.I., Moraleva N.V., Shvarts E.A. Habitat occurrence and prey distribution of a multispecies community of shrews in the Syberian taiga // Journal of Zoology. London, 1997. V. 241. P. 55–71.
29. Rudge M.R. Food of the common shrew *Sorex araneus* in Britain // J. Animal Ecology. 1968. V. 37. P. 565–581.
30. Pernetta J.C. Anatomical and behavioural specialization of shrews in relation to their diet // Can. J. Zool. 1977. V. 55. P. 1442–1453.
31. Saarikko J. Foraging behaviour of shrews // Ann. Zool. Fennici. 1989. V. 26. P. 411–423.
32. Churchfield S. Subterranean foraging and burrowing activity of the common shrew // Acta Theriologica. 1980. V. 25. P. 415–424.
33. Page R.A., von Merten S., Siemers B.M. Associative memory or algorithmic search: a comparative study on learning strategies of bats and shrews // Animal Cognition. 2012. V. 15. P. 495–504.
34. Churchfield S. Population dynamics and seasonal fluctuations in numbers of the common shrew in Britain // Acta Theriologica. 1980. V. 25. P. 451–459.
35. Churchfield S. An investigation of the population ecology of syntopic shrews inhabiting water-cress beds // Journal of Zoology. London, 1984. V. 204. P. 229–240.
36. Калинин А.А., Демидова Т.Б., Олейниченко В.Ю., Щипанов Н.А. Сезонная динамика численности землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 2008. Т. 87. Вып. 2. С. 218–225.
37. Кряжимский Ф.В. Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомотермных животных // Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 5–33.
38. Кряжимский Ф.В. Участки обитания животных и регуляция энергетического баланса // Экология. 1992. № 4. С. 55–56.