

## Избирательный отстрел как инструмент управления популяциями лося

© 2014 г. В. М. Глушков, в.н.с., д.б.н., А. П. Панкратов, с.н.с.,  
 Всероссийский научно-исследовательский институт  
 охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова,  
 e-mail: v.m.glushkov@yandex.ru

В условиях растущего антропогенного влияния на ресурсы диких животных избирательный отстрел рассматривается как метод компенсации ущерба популяциям, наносимого охотой. Добыча лося (*Alces alces* L.), структурированная по половому и возрастному составу, способна формировать структуру популяции с заданными репродуктивными свойствами. В Кировской области в эксперименте на площади около 63 тыс. га суши (42,5 тыс. га леса) за 10 лет прирост к началу зимы увеличился в 2,2 раза (с 0,178 до 0,392), а интенсивность добычи – в 3 раза (с 0,4 до 1,2 особи/1000 га леса), что выше соответствующего показателя по региону в 5,47 раза. Для сравнения: в Финляндии в масштабах всей страны прирост поголовья лося под воздействием избирательного отстрела увеличился в 3,6 раза, а добыча – в 10–12,5 раза. Анализ материалов показал, что управление главным популяционным параметром – плотностью, реально достижимо, направление трендов прогнозируемо. Апробация избирательного отстрела лося в отдельных регионах России нужна для отработки технологии работ, обеспечивающей устойчивое использование ресурсов данного вида.

In the face of increasing human impact on wildlife resources, selective shooting is regarded as a method of compensation of populations caused by hunting. Moose hunting (*Alces alces* L.), structured by sex and age composition of the population is capable of forming a structure with specified reproductive properties. In the Kirov region, in an experiment on the area of about 63 hectares of land (42,5 hectares of forest) during 10 years increase in the beginning of winter amounts for 2,2 (from 0,178 to 0,392), and the intensity of hunting tripled (from 0,4 to 1,2 animal/1000 hectares of forest), which is 5,47 times higher than the corresponding figure in the region. For comparison, in Finland, a country-wide, moose herd growth under the influence of electoral hunting increased 3,6 times, and hunting increased 10-12,5 times. Analysis of the materials showed that the management of the main population parameters, such as density, is really achievable, the trends direction is predictable. Approbation of selective moose shooting in some regions of Russia needed for finalizing the technology of works, ensuring sustainable use of the species.

Ключевые слова: лось, избирательный отстрел, продуктивность, управляемость

Keywords: moose, selective shooting, productivity, manageability

### Введение

Для устойчивого развития биоценозов в условиях неуклонно возрастающего антропогенного воздействия в сфере природопользования, в том числе охоты, необходима замена примитивной идеологии сбора урожая дикой природы на концепцию управления популяциями, которая может стать, а по сути дела уже является теоретической основой формирования устойчивого использования ресурсов охотничьего хозяйства в России. Избирательный отстрел, щадящий самок – один из наиболее известных методов управления популяциями лося [1]. История его применения в различных странах, в том числе и в России, насчитывает более 100 лет, но наибольшую известность его применение получило в странах Скандинавского полуострова [2, 3]. Наши исследования с использованием моделирования подтвердили возможность вы-

бора безопасных для эволюционного развития вариантов избирательного отстрела лося [4], создав тем самым основу для проведения экспериментальных работ на небольшой территории [5]. Результаты управления популяциями лося в Канаде и Северной Америке [6, 7] также подтверждают преимущество избирательного отстрела для целей оптимизации управления ресурсами этого вида.

Задача данной работы – привлечь внимание региональных специалистов и руководства Министерства природных ресурсов к теме избирательного отстрела лося для обсуждения целесообразности его проведения в нескольких регионах России в виде пилотного проекта.

### Материалы и методы исследования

Основанием для выполнения работ по избирательному отстрелу лося в научно-опытном охотничьем хозяйстве ВНИИ охоты и зверовод-

ства им. Б.М. Житкова (далее НООХ) послужило задание «Разработать организационно-технологические методы регулирования охоты в целях управления популяциями охотничьих животных: этап 1. Восстановление поголовья лося в НООХ ГНУ ВНИИОЗ, в котором наряду с другими аспектами управления поголовьем лося в НООХ были рассмотрены технология отстрела и состав избирательной добычи [8]. При выборе состава учитывались репродуктивные свойства животных каждой возрастной группы и возможность отличить в полевых условиях нужное животное от других, не подлежащих отстрелу. По такому принципу разработан состав избирательной добычи 7а, все 10 вариантов которого состоят из телят, взрослых самцов и полувзрослых самок. Доля самок по вариантам постоянна (15%), а доля телят и самцов меняется методом пропорционального замещения с шагом, равным 5% таким образом, что доля телят в добыче по тому или иному варианту может составлять 0–45%, а доля взрослых самцов – 85–40% [4]. В данной работе использован режим 7а, 30 с фиксированной долей полувзрослых самок (15%), 30% долей сеголетков без разграничения по полу и неизбирательным по возрасту отстрелом самцов в количестве 55% квоты. По модельным расчётам, добыча с таким составом может повысить прирост поголовья к началу зимы в 1,18 раза. Всего за 10 охотничьих сезонов (2004–2013 гг.) было добыто 315 лосей, из них 104 сеголетка, 173 самца и 38 самок (табл. 1).

Реакцию стада на избирательный отстрел отслеживали по величине прироста, характеризующей скоростью роста численности в начале зимы и по изменению интенсивности добы-

чи. Данные ЗМУ при анализе не использованы потому, что они характеризуют численность не собственного стада, а изменившегося под влиянием проходящих в декабре миграций, поголовья [9], однако оценки численности по ЗМУ были необходимы для оформления заявки на получение разрешений на отстрел. Критерием актуальности избирательного отстрела выбраны положительный тренд роста численности и добычи и превышение годовой скорости роста численности при избирательном отстреле в НООХ (0,092) над величиной скорости роста численности при обычном, неизбирательном отстреле в Кировской области в целом (0,064), составившее +43,7% [5]. Скорость роста популяции в начале зимы, базирующаяся на наблюдаемом (визуально и по следам) количестве телят в осеннем (сентябрь–ноябрь) стаде, служит наиболее объективным критерием влияния избирательного отстрела на продуктивность, поскольку отражает количество приплода в собственном стаде, не трансформированном миграцией [4]. Материалы и метод расчёта параметра «скорость роста в начале зимы» приведены в таблице 2.

Если величина сезонной выборки  $M$  больше 30, распределение Пуассона мало отличается от нормального (гауссовского). В этом случае доверительный интервал величины  $M$  для уровня значимости 0,05 (вероятность 95%) задаётся неравенством:

$$M - 1,96 \cdot \sqrt{M} < M_x < M + 1,96 \cdot \sqrt{M}.$$

Применительно к данным табл. 2 относительная погрешность выборки  $M$  равна:

$$a = \frac{1,96 \cdot \sqrt{M}}{M}, \text{ или } = \frac{1,96}{\sqrt{M}} \cdot 100, \%. \text{ По условию:}$$

Таблица 1  
Состав добычи по полу и возрасту при избирательном отстреле лося в НООХ ГНУ ВНИИОЗ

| Год   | Добыто лосей за сезон охоты, особи |                   |                 |                   |                 |                    |                 | Всего  |
|-------|------------------------------------|-------------------|-----------------|-------------------|-----------------|--------------------|-----------------|--------|
|       | Телята обоёго пола                 | Самцы старше 1 г. |                 | Самки старше 1 г. |                 | Итого, старше 1 г. |                 |        |
|       |                                    | 1,5 г.            | 2,5 г. и старше | 1,5 г.            | 2,5 г. и старше | 1,5 г.             | 2,5 г. и старше |        |
| 2004  | 4                                  | 3                 | 9               | 1                 | 2               | 4                  | 11              | 19     |
| 2005  | 4                                  | 3                 | 4               | 0                 | 2               | 3                  | 6               | 13     |
| 2006  | 7                                  | 2                 | 7               | 3                 | 2               | 5                  | 9               | 21     |
| 2007  | 13                                 | 5                 | 7               | 2                 | 2               | 7                  | 9               | 29     |
| 2008  | 9                                  | 6                 | 11              | 0                 | 3               | 6                  | 14              | 29     |
| 2009  | 9                                  | 6                 | 19              | 1                 | 3               | 7                  | 22              | 38     |
| 2010  | 14                                 | 5                 | 7               | 0                 | 4               | 5                  | 11              | 30     |
| 2011  | 17                                 | 9                 | 25              | 1                 | 2               | 10                 | 27              | 54     |
| 2012  | 12                                 | 8                 | 12              | 1                 | 3               | 9                  | 15              | 36     |
| 2013  | 15                                 | 5                 | 20              | 2                 | 4               | 7                  | 24              | 46     |
| Итого | 104                                | 52                | 121             | 11                | 27              | 63                 | 148             | 315    |
| %     | 33,02                              | 16,51             | 38,41           | 3,49              | 8,57            | 20,00              | 46,98           | 100,00 |

Таблица 2

Выборочные данные по доле телят и расчётная скорость роста популяции лося в НООХ в начале зимы при избирательном отстреле

| Год  | Всего, особь<br>$M$ | Стандарт. отклонение<br>$\pm a = \frac{1,96}{\sqrt{M}} \cdot 100, \%$ | Взрослые, особь<br>$m$ | Телята, особь<br>$n$ | Экспонента скорости роста<br>$\lambda = M/m$ | Скорость роста в начале зимы<br>$r_o = \ln \lambda$ |
|------|---------------------|---|------------------------|----------------------|--|---|
| 2004 | 104                 | 19,2  | 87                     | 17                   | 1,125  | 0,178   |
| 2005 | 170                 | 15,0  | 138                    | 32                   | 1,232  | 0,208   |
| 2006 | 191                 | 14,2  | 153                    | 38                   | 1,248  | 0,221   |
| 2007 | 212                 | 13,5  | 163                    | 49                   | 1,301  | 0,263   |
| 2008 | 211                 | 13,5  | 177                    | 34                   | 1,192  | 0,176   |
| 2009 | 189                 | 14,3  | 140                    | 49                   | 1,350  | 0,300   |
| 2010 | 202                 | 13,8  | 139                    | 63                   | 1,453  | 0,376   |
| 2011 | 149                 | 16,1  | 105                    | 44                   | 1,419  | 0,349   |
| 2012 | 169                 | 15,1  | 114                    | 55                   | 1,481  | 0,392   |
| 2013 | 45                  | 51,5  | 33                     | 12                   | 1,364  | 0,310   |

$a \leq 15 \%$ , принятому в мониторинговых работах, приемлемыми для анализа являются выборки за 2005–2012 гг. Величина  $r_o$  определяется двумя параметрами: 1 – рождаемостью; и 2 – величиной смертности в 1-м возрастном классе, называемой также «детская смертность». В популяции лося с устойчивым возрастным распределением оба параметра относительно стабильны во времени. Изменение рождаемости может произойти из-за резкого изменения доли взрослых самок в популяции (например, по причине уменьшения их количества в добыче). Изменение величины детской смертности (чаще повышение) происходит под влиянием аномальных погодных условий (жара, засуха [10]. В наших данных (табл. 2, 2008 г.) снижение доли телят в осеннем стаде проявилось однократно и несколько снизило коэффициент корреляции скорости роста с действующими факторами, хотя характер тренда этого показателя сохранился (рис. 1.).

Показатель *интенсивность добычи* как отношение количества добытых за сезон животных к площади лесных угодий (в НООХ = 42,5 тыс. га), признанный объективным критерием уровня численности животных на опромышляемой территории [11], рассчитан по общему количеству добытых животных за каждый сезон избирательного отстрела лося в НООХ (табл. 1, графа «всего»). В данной работе интенсивность добычи, выраженная в количестве лосей, добытых с 1000 га лесных угодий НООХ, хотя и формируется несколькими сопутствующими производству охоты факторами, рассматривается как производное плотности, изменяющейся под влиянием избирательного отстрела. Отстрел производился членами охотколлектива ВНИИОЗ, которым авторы выражают искреннюю благодарность.

### Результаты исследования

Значительное (на 44%) превышение скорости роста численности лося в НООХ над скоростью роста численности в Кировской области могло происходить по ряду причин, в т.ч. из-за повышенной выживаемости молодняка, более низкой интенсивности добычи, повышенной рождаемости за счёт увеличения доли взрослых самок в популяции. Не исключено влияние миграций, ввиду чего в работе анализируются параметры, минимизирующие такое влияние.

#### 1. Скорость роста стада в начале зимы.

Судя по данным таблицы 1, неизменно на протяжении 10 лет поддерживать запланированный состав добычи (30% телят, 15,0% полувзрослых самок и 55% самцов) не удалось. Среди добытых самок преобладали взрослые животные, а средний за период состав добычи – 32,8% телят, 13,1% самок и 54,1% самцов имел небольшие количественные отклонения. По временному лагу запланированная доля самок в добыче несколько уменьшилась, что могло постепенно увеличивать прирост поголовья, т. к. известно, что плодовитость самок повышается с возрастом и остается высокой до конца жизни [12], притом, что щадящий самок отстрел в течение длительного периода способствует их накоплению в популяции. Сказанное подтверждается данными рисунка 1, показывающими постепенное повышение скорости роста (прироста) популяции лося к началу зимы ( $r_o$ ) по мере снижения доли взрослых самок в добыче ( $r = -0,43$ ). Положительная связь продуктивности с временным лагом ( $r = 0,89$ ) подтверждает существование кумулятивного эффекта – одного из последствий избирательного отстрела лося с низкой долей добычи в общей смертности [13].

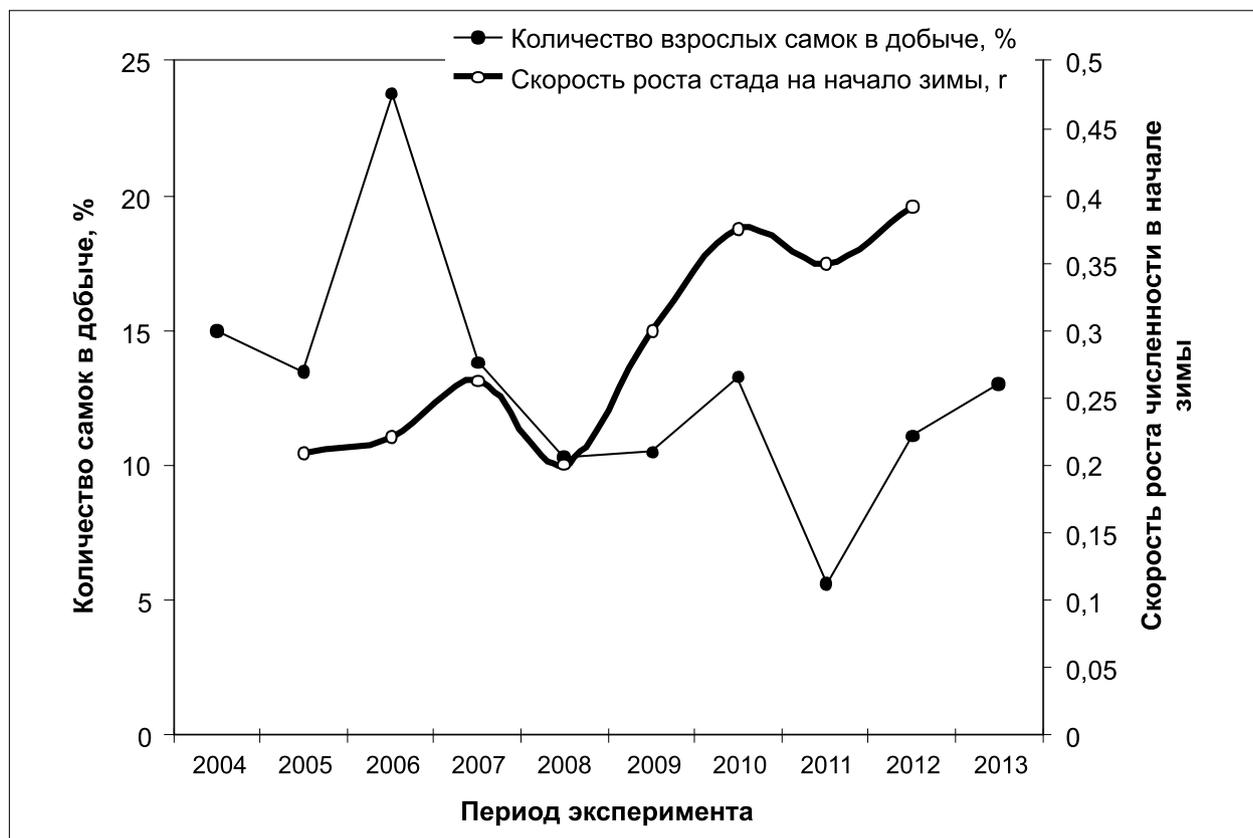


Рис. 1. Зависимость величины прироста стада от количества взрослых самок в добыче ( $r=-0,43$ ).

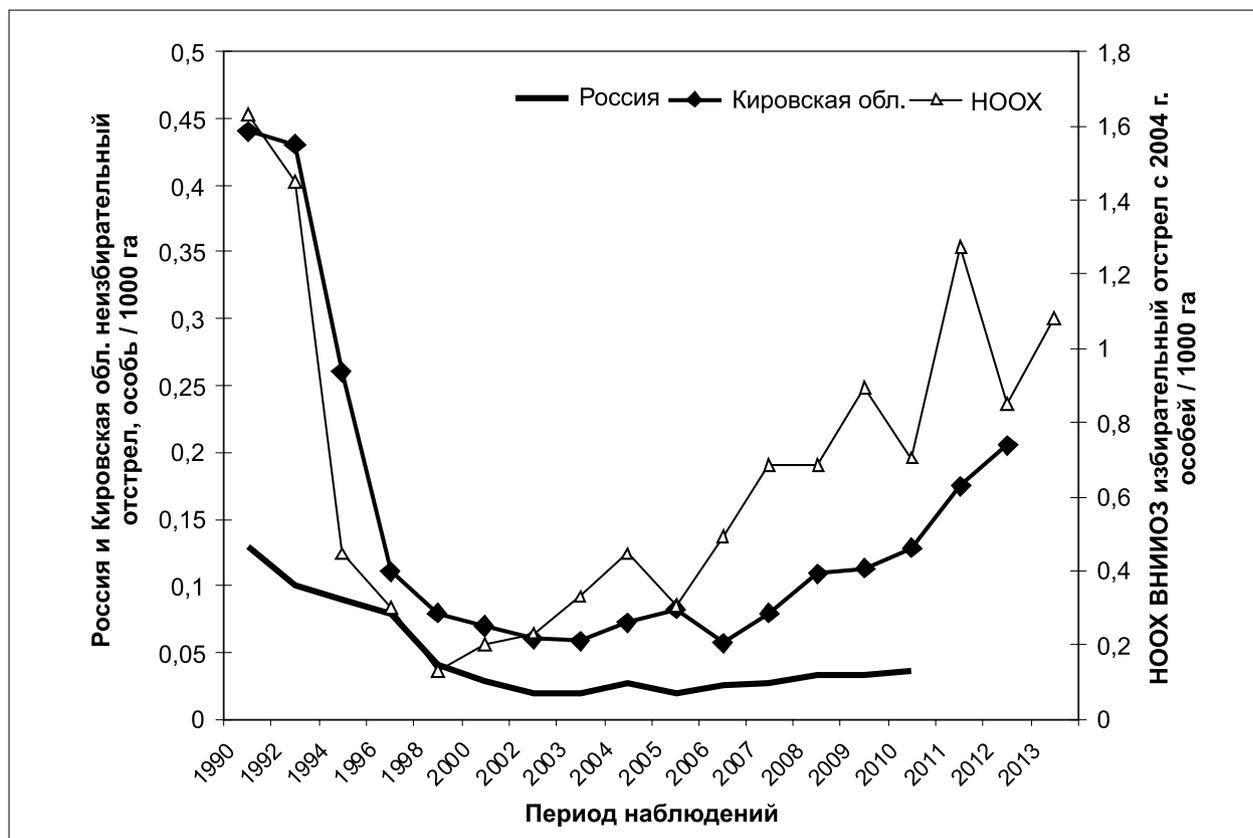


Рис. 2. Интенсивность добычи лося при неизбирательном (Россия и Кировская обл.) и избирательном с 2004 г. (HOOX) отстреле.

**2. Интенсивность добычи.** При подведении этапных результатов избирательного отстрела [5] было показано, что интенсивность обычной, неизбирательной добычи, в среднем была ниже в 6,7 раза. Важно отметить, что при неизбирательном отстреле лося в НООХ (1990–2003 гг.) интенсивность добычи падала синхронно на всей территории России, достигнув минимума в 2000–2003 гг. (рис. 2). Начиная с 2004 г. в НООХ, а через 4 года и в Кировской области и России добыча стала увеличиваться. В 2010 г. она составляла в НООХ 0,706 особи с 1000 га леса, в регионе – 0,129, а в целом по России – 0,037 особи с 1000 га. Факт примерно одинаковой интенсивности добычи в НООХ и Кировской области до 2005 г. и резкое расхождение, достигшее к 2012 г. почти 6-кратной (в 5,47 раза) величины уровней тренда интенсивности добычи в регионе и в НООХ, подтверждают положительное влияние избирательного отстрела на величину сезонной добычи как функцию увеличившихся прироста и численности стада.

### Обсуждение результатов

Идея избирательного отстрела как метода управления популяциями охотничьих животных имеет своих противников и сторонников. Считая сокращение поголовья лося в Санкт-Петербургской губернии следствием избирательного отстрела, С. А. Бутурлин [14] критиковал российские законы об охоте 1892 и 1909 гг., которые запрещали охоту на лосих и телят. Причины сокращения поголовья лося в тот период детально не исследовались, хотя в ряде других источников [15, 16, 17, 18] и даже в книге Е.К.Тимофеевой [19], поддержавшей критику избирательного отстрела, указывалось на массовое браконьерство как главную причину депрессии численности лося в конце XIX и начале XX столетий. Г. Коли [20], проанализировавший на модели все варианты избирательного отстрела животных гипотетической популяции, сделал вывод, что «с практической точки зрения неизбирательный промысел не менее эффективен, чем промысел, избирательный по возрасту, а поскольку он дешевле, то и представляет собой более правильную стратегию». Наши разработки концепции избирательного отстрела лося, базирующиеся на использовании феномена замещения смертности от природных факторов смертностью от охоты, ориентированы на увеличенное изъятие сеголетков, более уязвимых в зимний период от природных факторов

смертности, и щадящий отстрел взрослых, наиболее плодовитых самок [21, 22, 23]. При нормировании квот по системе постоянного уровня добычи (ПУД) добыча в головах может увеличиться примерно в 2 раза, потеряв в мясе 15–30% [24]. При сокращении браконьерской добычи наполовину ПУД увеличивается до 6 раз [25]. В провинции Альберта оптимальной долей взрослых самцов в избирательной добыче считается 50% [11]. Генетики, как правило, не связаны с охотничьим хозяйством, не вникают в особенности биологии отдельных видов животных, а опираются на зоотехнические постулаты об утрате полиморфизма, обеднении генофонда, инбридинге, неустойчивости эволюционного тренда [26]. Ю.И. Рожков и А.В. Проняев [27] установили, что обеднение генофонда возможно только при длительной однонаправленной избирательности. Подтверждением этому выводу служит высказывание о том, что «обеднение генофонда происходит при необоснованно высоком избирательном промысле, изменяющем интервалы между генерациями» [28]. Расчёты на матричной модели показали, что при большинстве режимов оптимизации с долей сеголетков до 35% в добыче доля потомства от самок 4–11 возрастных классов, прошедших процесс отбора, не опускалась ниже 73%, а число потенциальных покрытий самок в возрасте старше 1 года оставалось не менее 1,72, т.е. с большим запасом [4]. Объясняется это низкой долей официальной добычи в общей смертности, определяющей незначительную долю избирательной добычи в общем изъятии [13]. В ряде работ направленная избирательность охоты, формирующая высокопродуктивную структуру популяции, рассматривается как прогрессивный подход в управлении ресурсами охотничьих животных [29]. По мнению А.Б. Бубеника [30], «механизмы охоты должны быть нацелены на удаление особей, избыточных для оптимальной инфраструктуры и экосистемного равновесия». Положительный эффект проведённого нами избирательного отстрела лося получен на ограниченной территории, что определило небольшой объём собранного материала, не позволивший статистическими методами определить степень достоверности результатов эксперимента. Несомненно, имели место и другие недостатки, такие, как утрата некоторой части материалов вследствие неучтенной добычи и потери ушедших подранков. Поэтому более детальное знакомство с результатами избирательного отстрела лося на Скандинавском полуострове

полезно для понимания значимости полученных нами результатов. В качестве источников информации использована обзорная статья, характеризующая плотность популяции, состав и величину добычи в Норвегии, Швеции и Финляндии по состоянию на начало 2001 г. [3]. Данные по динамике плотности популяции и состава добычи за 40 лет (1965–2005 гг.) взяты из публикации [2] и материалов финской научно-исследовательской станции «Иломанси» (личное сообщение Л.В. Блюдника, 2005 г.), вместе составившие подробную картину управления ресурсами лося методом избирательного отстрела в масштабах всей страны (рис. 3).

Из рисунка 3 видно, что плотность популяции до 1970 г., когда в стране была введена программа избирательного отстрела, не превышала 1,5 особи/1000 га суши, но в дальнейшем методом избирательного отстрела была увеличена почти в 3 раза, при этом интенсивность добычи с 0,2 особи доведена до 2,0–2,5 особей / 1000 га. Прирост численности к сезону охоты, характеризуемый количеством телят / 100 лосих, увеличился с 25 до 81–96 и незначительно колебался на верхнем уровне в течение всего периода избирательного отстрела. Снижение плотности и добычи в период

с 1983-го по 1995 г. произведено специально с целью восстановления кормовой продуктивности угодий, для чего доля взрослых самок в добыче была повышена до 35–40%, а доля телят снижена до 27–35%. Величина коэффициентов корреляции управляемых параметров: плотности популяции, скорости роста в начале зимы и величины интенсивности добычи с временным лагом, а также с долей взрослых самок в добыче по нашим материалам (рис. 1, 2) и по финскому лосю имели сходный характер, тогда как доля телят в добыче в НООХ в отличие от финских лосей практически не коррелировала ни с продуктивностью, ни с добычей (табл. 3).

Результаты проведенного сравнения убеждают в сходстве реакции 2-х различных по пространственно-временным и количественным параметрам группировок лося на изменение структуры добычи. Необычным для России выглядит большая, судя по рис. 3, почти 50-процентная норма добычи лося в Финляндии, которая вместе с убылью поголовья от других факторов смертности (их количественной оценки в цитируемых материалах нет), казалось бы, не оставляет условий для устойчивого развития финской популяции. Вполне возможно, что отмеченное несоответ-

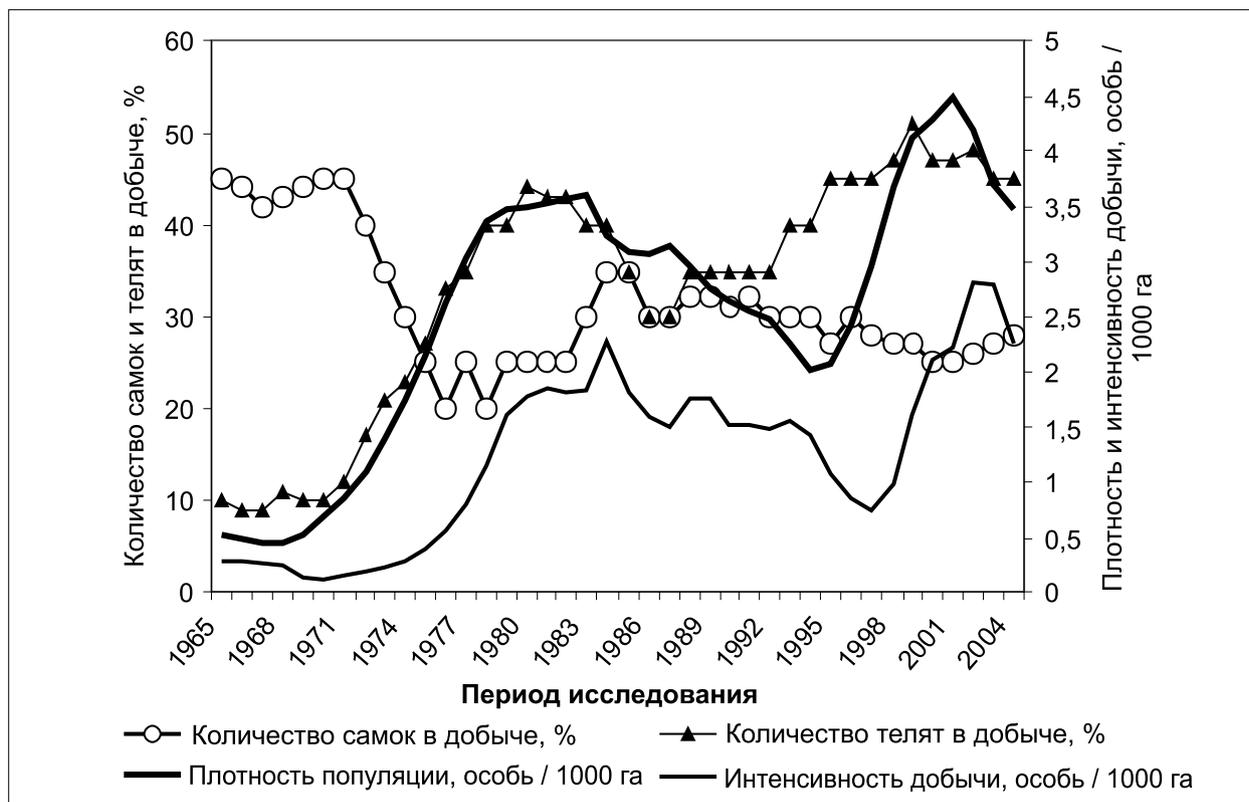


Рис. 3. Плотность популяции и интенсивность добычи лося в Финляндии при разном составе избирательной добычи.

Таблица 3

Корреляции управляемых параметров с факторами управления

| Факторы           | Плотность,<br>особь/1000 га | Скорость роста<br>в начале зимы | Интенсивность добычи,<br>особь/1000 га |              |
|-------------------|-----------------------------|---------------------------------|--|--------------|
|                   | финская<br>популяция лося   | поголовье лося<br>в НООХ        | финская<br>популяция лося              | лось<br>НООХ |
| Временной лаг     | 0,75                        | 0,89                            | 0,76                                   | 0,85         |
| Самок в добыче, % | -0,83                       | -0,43                           | -0,57                                  | -0,64        |
| Телят в добыче, % | 0,91                        | 0,26                            | 0,78                                   | 0,04         |

ствие произошло из-за заниженной оценки плотности популяции. В целом полученные результаты избирательного отстрела лося в НООХ подтверждают возможность реализации технологии избирательного отстрела лося в российских условиях.

### Заключение

На фоне феноменальных результатов управления ресурсами лося методом избирательного отстрела низкая эффективность ведения охоты на лося в России выглядит удручающе. Поиски путей преодоления кризиса, в частности, организация избирательного отстрела лося в виде пилотного проекта в отдельных регионах центральной части страны вполне оправданы и с биологической и с хозяйственной точек зрения. По нашему мнению, на данном этапе нет объективных причин для запрещения избирательного отстрела и отказа государства в поддержке проведения производственной проверки методики избирательного отстрела лося в российских условиях. Было бы уместным, чтобы сотрудники Департамента МПР приняли участие в обсуждении затронутой темы, в т. ч. потому, что Приказом № 138 ограничено количество телят в добыче двадцатью процентами.

### Литература

1. Дёжкин В.В. Управление популяциями диких копытных // Зоология позвоночных. Проблемы управления ресурсами диких животных. М. 1985. С. 66–127.
2. Nygren T., Pesonen M. The moose population [*Alces alces* L.] and methods of moose management in Finland, 1975 – 1989 // Finnish game research, Finnish game and Finnish research institute. Helsinki. 1993. P. 46 – 53.
3. Глушков В.М. Зарубежный опыт управления ресурсами лося // Охотоведение: Научно-теоретический журнал. ВНИИОЗ, РАСХН. Киров. 2004. № 2 (52). С. 145–153.
4. Глушков В.М. Лось. Экология и управление популяциями. ВНИИОЗ, РАСХН. Киров. 2001. 317 с.
5. Глушков В.М., Панкратов А.П. Управление поголовьем охотничьих животных: от теории к практике //

Охота: национальный охотничий журнал. 2011. № 5. С. 30–33.

6. Ritcey R.W. Moose harvesting programs in Canada // Natur. Can. 1974. № 3-4 P. 631–642.

7. Cumming H. G. Moose management in Ontario from 1948 to 1973 // Natur. Can. 1984. № 3-4. P. 673–687.

8. Задание «Разработать организационно-технологические методы регулирования охоты в целях управления популяциями охотничьих животных». Этап 1: Восстановление поголовья лося в НООХ ГНУ ВНИИОЗ. Киров. 2004. Рукопись из фонда ВНИИОЗ.

9. Глушков В.М. Метод ЗМУ как фактор нерационального использования ресурсов диких копытных / В.М. Глушков // Охотоведение и природопользование: Тез. докл. науч.-произв. конф., посвящ. 30-летн. юбилею начала подготовки биологов-охотоведов в Кирове. Киров. 1995. С. 88–89.

10. Глушков В.М. Выживаемость лосят. 1990. Авторское свидетельство № 1625466.

11. Boycea M.S., Peter W.J. Baxter, Possingham H.P. Managing moose harvests by the seat of your pants // Theoretical Population Biology: journal homepage: www.elsevier.com/locate/tpb, 2012.

12. Глушков В.М. Воспроизводство и продуктивность лося и их прогнозирование // Экология. № 6. 1987. С. 31–39.

13. Глушков В.М. Экологические основы управления популяциями лося в России. Автореферат дисс. ... докт. биол. наук. М. 2003. 44 с.

14. Бутурлин С.А. Охотничий законопроект. Наша охота. 1909. № 9. С. 1–8.

15. Силантьев А.А. Обзор промысловых охот в России. СПб. 1898. 619 с.

16. Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза // Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа. 1961. Т. 1. 776 с.

17. Данилкин А.А. Олени. Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: ГЕОС, 1999. 852 с.

18. Туркин Н.В., Сатунин К.А. Звери России. М.: Изд-во Н.В. Туркина, 1902. 506 с.

19. Тимофеева Е. К. Лось. (Экология, распространение, хозяйственное значение). Изд. Ленингр. уни-та, Ленинград, 1974. 167 с.

20. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 363 с.

21. Глушков В.М. Структура популяции лося вятской тайги и её регулирование промыслом // Промысловая териология. М.: Наука, 1982. С. 127–135.
22. Глушков В.М. Управление популяциями лося: биологические предпосылки и практические возможности // Управление популяциями диких копытных животных: Научные труды ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. 1985. С. 5–13.
23. Глушков В. М., Байбиков Е. В. К вопросу об управлении популяциями лося методом регулируемого отстрела (Сообщение первое) // Современные проблемы охотничьего хозяйства: Научн. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. 1989. С. 49–59.
24. Skalski John R., Ryding Kristen E., Millsbaugh Joshua J. Wildlife Demography. Analysis of Sex, Age, and Count Data. N.Y.: Academic Press, 2005. 639 p.
25. Глушков В.М., Панкратов А.П., Шевнина М.С. Оптимизация негативных факторов, препятствующих управлению ресурсами диких копытных животных // Аграрная наука евро-северо-востока. № 6 (31). 2012. С. 47–52.
26. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Колбина Е.А. Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделеевской лимитированной популяции // Генетика. Т. 46. № 2. 2010. С. 272–281.
27. Рожков Ю.И., Проняев А. В. Микроэволюционный процесс. М.: ЦНИЛ, 1994. 364 с.
28. Ryman N., Vaccus R., Reuterwal C., Smith M. Effective population size, generation interval, and potential loss of genetic variability in game species under different hunting regimes // Oikos. 1981. 36. № 3. P. 223–224.
29. Шварц С.С. Биологические основы охотничьего хозяйства // Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. Киров. 1974. С. 9–11.
30. Бубеник А.Б. Принцип социально-биологического управления, основанного на влиянии процессов созревания на популяционное поведение лося // Третий Международный симпозиум по лосю: Тезисы. Сыктывкар. 1990. С. 183.