

УДК: 599.73(471.52+471.55)

**Анализ динамики популяций лося
на Южном Урале**

© 2013. В. М. Глушков, д.б.н., в.н.с., В. Г. Сафонов, член-корр. РАСХН, г.н.с.,
А. А. Сергеев, к.б.н., учёный секретарь, М. С. Шевнина, аспирант,
Всероссийский научно-исследовательский институт
охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова РАСХН,
e-mail: v.m.glushkov@yandex.ru

На материалах по учёту численности лосей, репродуктивным свойствам, добыче, составу угодий, зональной растительности и погодным факторам сделана попытка разработки методических подходов идентификации и количественной оценки факторов, лимитирующих рост популяций лося на примере Челябинской области.

Accounting data on the number of moose, reproductive characteristics, hunting bag, composition of hunting grounds, the zonal vegetation and weather factors, attempt was made to develop methodological approaches of identification and quantify the factors limiting the growth of moose populations on the example of the Chelyabinsk region.

Ключевые слова: лось, численность, скорость роста, законная добыча, миграции, кризис, анализ, восстановление

Keywords: moose, number, growth rate, fair game, migration, crisis, analysis, restoration

Все действующие факторы роста численности животных любого вида сведены к четырём параметрам:

$$N = P - C + I - E,$$

где N – численность, P – рождаемость, C – смертность, I – иммиграции, E – эмиграции [1]. Как правило, проявления взаимоотношений популяции со средой обитания бывают замаскированы и не дают «пищи» для определения и оценки значимости изменений многочисленных факторов, формирующих перечисленные параметры [2]. Кроме того, решение вопроса о том, что следует предпринять в отношении конкретной популяции, определяется конечной целью – тем, что требуется для данной территории, для людей, её населяющих. В обосновании НИР по заданию № 50–10/06. 2010: «Восстановление численности лося на территории Челябинской области и перспективы его использования», актуальность темы определялась тем, что (цит.): «...Охота на лося запрещена с 1997 года, но существенного увеличения численности животных не наблюдается...». Возникающие время от времени случаи депрессии численности лося, характерные не только для окраин ареала вида, подразумевают необходимость повышения численности, т. е. охраны ресурсов, при этом каждый отдельный случай требует уточнения причин спада

для конкретизации способов восстановления поголовья. Эта тема охватывает обширную область знаний по биологии, экологии и хозяйственному использованию животных, она вечно актуальна и для подробного рассмотрения требует монографического формата.

В данной статье на примере Челябинской области рассмотрен общий, не детализированный порядок идентификации и количественной оценки параметров, лимитирующих рост популяций лося на локальных участках ареала вида.

Материалы и методы исследования

Для анализа использованы литературные данные по доле молодняка в зимнем стаде, собранные при лицензионном отстреле [3], ведомственные и литературные данные по численности лося на Южном Урале [4–7], метеоданные [8], характеризующие дату установления снежного покрова в регионах Предуралья и Южного Урала, а также материалы предварительной оценки причин депрессии численности лося в Челябинской области [9]. Ряды оценок осенней и весенней численности, прироста и скорости роста построены с помощью уравнений: а) неограниченного (экспоненциального) роста Мальтуса [2]:

$$N_t = N_0 \cdot e^{rt}; \tag{a}$$

по которому расчёт плотности (N_{t+1}) произведён с использованием наблюдаемых и (или) расчётных значений рождаемости и смертности: N_0 (1971 г.) = 1,44, прирост к началу зимы, $P = 0,22N$, в котором значение 0,22 – средняя скорость роста популяции лося в начале зимы, $r = n / n-j$; n – неизбирательная выборка в начале зимы, j – количество сеголетков в выборке в начале зимы, особей. Интенсивность общей зимней смертности, $\approx 0,92$ [10]. Зимняя смертность, особей $Q \approx 0,92P$, прирост численности к весне, особей – 0,08P:

$$N_{t+1} = N_t + (0,08 \cdot P), \text{ особь/1000 га}$$

Скорость роста весенней численности (ЗМУ), $r_f = \ln N_{t+1} - \ln N_t$, в сравнении с величиной расчётной весенней скорости роста $r_s = r_a - (Q + h)$ указывает направление и интенсивность, а при умножении на численность: $r_s N_t - r_f N_t = N_m$ – величину годовых отклонений численности, не связанных с размножением, т. е. миграционную составляющую в учтённой численности.

В расчёте «b» логистического роста численности [11], моделирующем увеличение давления среды на выживаемость по мере роста плотности популяции, расчётные параметры дифференцированы по природным зонам. Для лесной зоны области (1) $R_{\max} = 0,41$; $K = 14,0$ особь/1000 га, норма добычи 15%, для лесостепной (2) – 0,39, 11,0 и 15% соответственно:

$$N_{t+1} = N_t + R_{\max} N_t \cdot \left(1 - \frac{N_t}{K} \right); \quad (b),$$

где R_{\max} – рождаемость – скорость роста популяции в отсутствии смертности; K – верхний (асимптотический) уровень плотности популяции.

Для степной зоны (3) использовано уравнение «с», учитывающее так называемый эффект Олли [12], в котором $R_{\max} = 0,37$; $K = 5,0$, параметр A (в данном расчёте равен 0,99 особи/1000 га по учётам в 1996 г.) характеризует нижний предел плотности, при которой рост прекращается:

$$N_{t+1} = N_t \left(1 + R_{\max} \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \left(\frac{N_t}{K} - \frac{A}{K} \right) \right); \quad (c)$$

Выбор зональных значений R и K основан на сопоставлении с нашими материалами [13], по расчёту кормовой ёмкости угодий и величине рождаемости в популяциях лося с разной скоро-

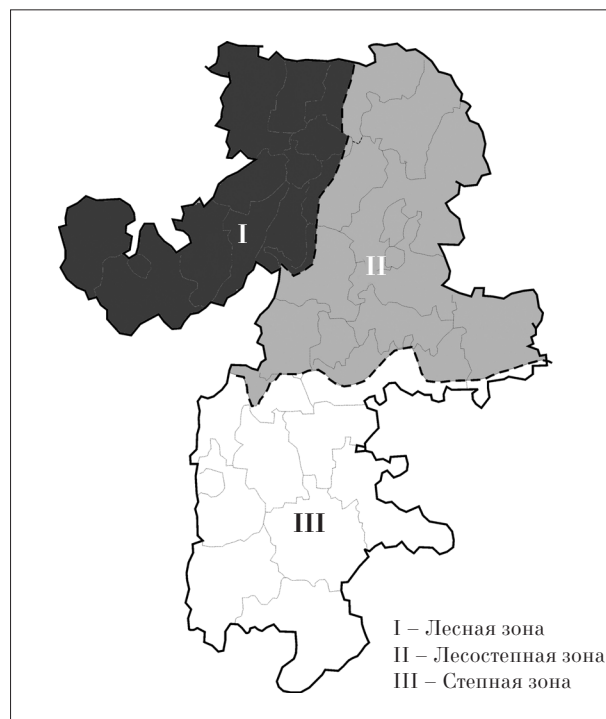


Рис. 1. Природные зоны Челябинской области

стью роста [14]. Для угодий всей области значение верхней асимптоты $K_{cp}^* = 12,1$ особи/1000 га определено как средневзвешенная (по площади угодий) величина. Сравнительный анализ выполнен корреляционным и регрессионным методами, моделирование роста численности и графика – в программе Microsoft Excel.

Природные условия региона

Территория Челябинской области вытянута по широте с севера на юг по полосе умеренно-холодного пояса с высотой снежного покрова до 55 см, в пределах которой равнинные и горные лесные ландшафты, включающие горные криволесья и разнообразные тёмно- и светлохвойные леса, сменяются ландшафтами степей с ковыльной растительностью, между которыми заключена переходная зона лесостепи (рис. 1). Ландшафты лесостепи западносибирского типа представлены чередованием «колочных» берёзовых и реже осиновых лесов с лугами и степями, а лесостепь на северо-западной окраине области с широкими долинами рек имеет восточно-европейский тип, характеризуемый чередованием смешанных ильмово-кленово-липовых лесов с дубом и производных осиново-берёзовых лесов с луговыми степями. Состав флоры представлен набором видов из всех экологических и флористических групп, свойственных Южному Уралу.

Таблица 1

Экспликация угодий Челябинской области по природным зонам

| Природные зоны | Площадь, тыс. га в 1980 и 2009 гг. | | | | | | | | | | |
|----------------|------------------------------------|--------|------|---------|------|--------|------|--------|------|--------|------|
| | Общая | Лесная | | Полевая | | Водная | | Болота | | Прочие | |
| | | 1980 | 2009 | 1980 | 2009 | 1980 | 2009 | 1980 | 2009 | 1980 | 2009 |
| Горно-лесная | 2130 | 1630 | 1838 | 306 | 372 | 140 | 140 | 43 | 19 | 11 | 11 |
| Лесостепная | 3340 | 712 | 632 | 2067 | 1844 | 181 | 181 | 128 | 140 | 252 | 252 |
| Степная | 3364 | 232 | 352 | 2834 | 2943 | 80 | 80 | 53 | 34 | 165 | 165 |

Пригодными для обитания лося угодьями в Челябинской области являются лесные и болотные биотопы, занимающие 3 млн 95 тыс. га, или 35,04% территории области. Остальная часть территории – 5 млн 739 тыс. га – занята сельскохозяйственными, водными и прочими угодьями (табл. 1).

Челябинская область находится на южной границе ареала лося, где из-за плохих защитных и маскирующих свойств и недостатка зимних кормов большая часть территории степной и лесостепной зон не пригодна для круглогодичного обитания лося [15]. Состав древесно-кустарниковой растительности и лесистость территории вместе с факторами, регулирующими доступность кормов, определяют зимнюю кормовую ёмкость и плотность популяции лося на территории каждой из трёх природных зон и области в целом.

Результаты и обсуждение

Состояние популяции лося в Челябинской области характеризуют данные ежегодных зимних маршрутных учётов и величина сезонной добычи по разрешениям (рис. 2).

Несмотря на ежегодно проводившийся лицензионный отстрел, достигший в 1990 г. максимальной интенсивности (14,2%, или 1950 голов), рост численности лося продолжался 19 лет, но из-за резкого непрекращающегося спада численности, начавшегося в 1991 г., охота с 1997 до 2011 г. была закрыта. Смена положительного тренда на отрицательный, произошедшая на отрезке высокой скорости роста плотности, ставит под сомнение достоверность официальных оценок численности в этот период. Скорее всего, до середины 80-х годов плотность была выше официально установленной, после чего стала сокращаться, но по отчётным документам продолжала расти. Увеличение добычи поддерживалось максимально высокой квотой до тех пор, пока большое недоиспользование квоты не сделало очевидным ошибочность учётных данных. Максимум плотности популяции – 3,9–4,7 (4,2) особи/1000 га, приходился на 1988–1992 гг., когда фактическая добыча начала снижаться (не выполнялся план отстрела) катастрофическими темпами: в 1989 г. на 40; 1990 – на 50; 1991 – на 200 и в 1992 г. – на 800 голов. За 1990–1992 гг. численность сократилась на 5,1 тыс. особей. Почти столько же (5,2 тыс.) было добыто по раз-

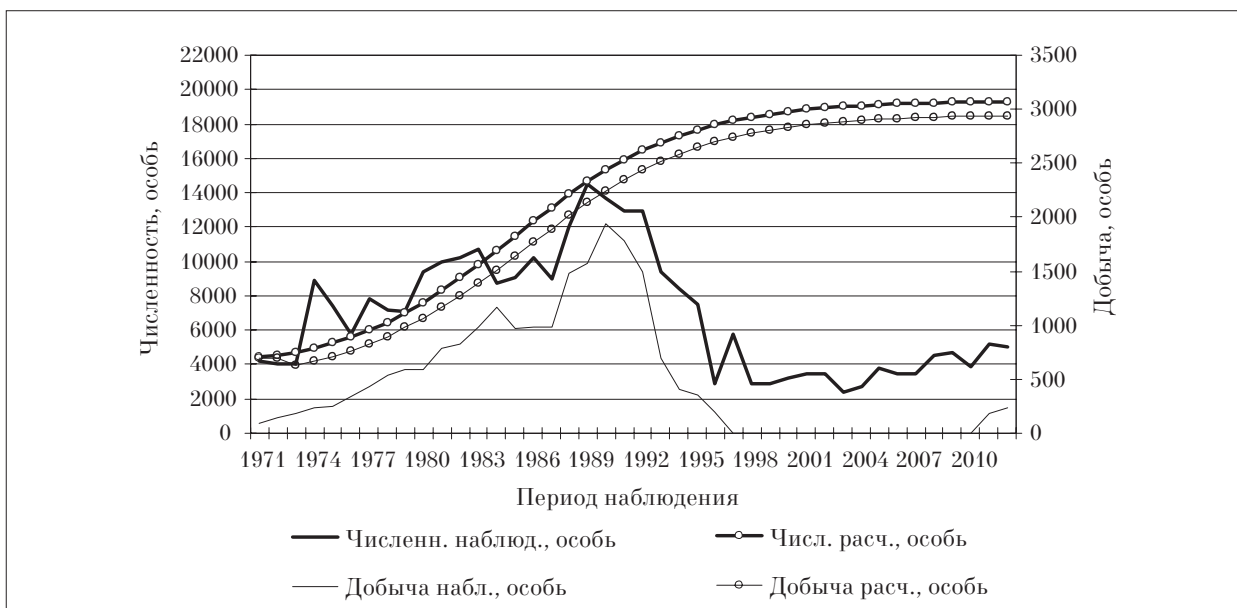


Рис. 2. Наблюдаемые и расчётные значения численности и добычи лося в Челябинской области

решениям. По данным расчётов, величина прироста к охоте за эти 3 года (9,05 тыс.) позволяла, казалось бы, наблюдать почти стабильное поголовье, а не обвальное падение численности. Поскольку случаев массовой смертности лосей в этот период, также как и откочёвок за пределы области не регистрировалось, «потери» поголовья, из-за ошибок в оценке численности, могут оказаться условными. В качестве предварительного вывода причиной снижения численности можно считать непрофессиональное управление популяцией, выразившееся в ошибочном определении численности и добычи. Сокращение поголовья и медленное восстановление после запрета охоты свидетельствуют о существовании факторов, продолжающих по настоящее время лимитировать рост популяции лося в регионе.

Известно, что браконьерство тормозит рост численности копытных и даже способно сокращать поголовье [6, 16], но может ли оно вызвать столь резкий эффект? Материалы о возросшей браконьерской добыче, в т. ч. и в регионах Урала, до уровня 4-х квот [10] дают положительный ответ. Высказывание специалистов о консерватизме региональных параметров браконьерства, нередко отличающихся от величины браконьерства в других, в том числе и соседних регионах [17], поддерживает вывод о возможном увеличении браконьерства в период снижения и полного запрета охоты, но этому противоречит мнение о том, что значительная доля браконьерства происходит во время охот по разрешениям [16]. Обратная зависимость уровня браконьерства от нормы законной добычи чаще наблюдается в малонаселённой местности ближе к восточной границе ареала лося в России [18]. Одновремен-

ный резкий спад численности (1991–1992 гг.) на огромном пространстве указывает на общую для страны антропогенную основу кризиса численности, т. е. усилившееся браконьерство, по времени совпавшее с социально-экономическими изменениями в обществе. Можно констатировать, что внезапность и большая величина сокращения поголовья лося в Челябинской области вызваны превышением общего уровня добычи (законной и браконьерской) над величиной прироста, совпавшим с периодом снизившихся под давлением среды репродуктивных свойств популяции. Методики точной оценки браконьерской добычи лося в Челябинской области на доступных для анализа материалах разработать не удалось, но ориентировочный уровень интенсивности зимнего браконьерства может быть определён по разности скорости роста в начале зимы и интенсивности законной охоты h , уменьшенной на величину скорости роста весенней численности:

$$r_{\text{брак.}} = (r_{\text{осенн.}} - h) - r_{\text{весенн.}}$$

Из основного уравнения роста следует, что разность между значениями прироста поголовья к началу и концу зимы может характеризовать величину смертности за зимний период, скорректированную добавкой (убылью) мигрантов. Наблюдаемые в большинстве регионов локальные изменения численности по годам, противоречащие концепции устойчивого типа роста популяций лося, происходят в результате миграций, имеющих сложный и не до конца изученный механизм. Важное для рассмотрения обсуждаемой темы свойство миграций – их не-

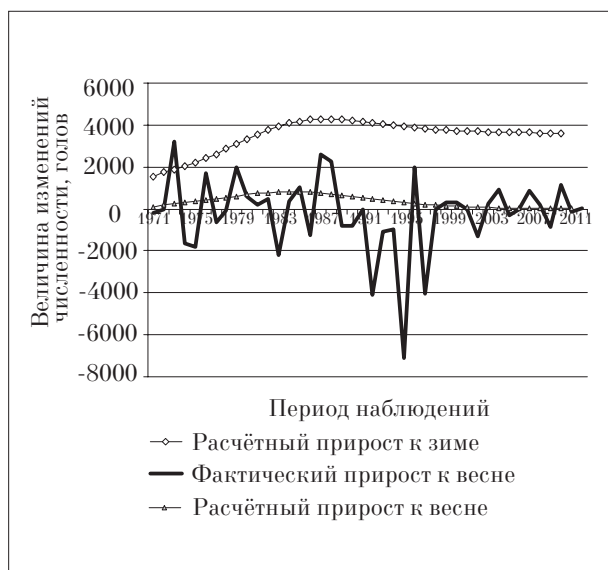


Рис. 3. Изменение численности лося по периодам зимы



Рис. 4. Скорость роста численности лосей и сроки установления снежного покрова

постоянная интенсивность и относительный характер изменения локальной численности. Такой нерегулярный ритм миграций лосей указывает на периодически возникающее ухудшение условий обитания животных при наступлении зимы.

На рисунке 3 площадь, заключенная между линиями расчётного прироста поголовья к началу и концу зимы, характеризует величину зимней смертности, тогда как площадь между линией прироста к началу зимы и кривой фактического прироста к весне даёт значение смертности, скорректированное другими факторами, например, миграциями. Обращает на себя внимание величина и меняющийся знак почти постоянных отклонений прироста от нуля. График показывает принцип количественной оценки влияния на зимнюю численность лосей факторов, не связанных с размножением.

Метод основан на свойстве устойчивости основных популяционных параметров, включая смертность, и состоит из определения фактического прироста поголовья к сезону охоты по полевым данным о доле телят в начале зимы [13] и расчёта фактического прироста к весне на основе данных ЗМУ. В материалах к рисунку 3 заложен высокий (наблюдаемый в регионах Урала) уровень смертности от браконьерства, из-за чего расчётный прирост к весне близок к нулю. На этом фоне плюсовые отклонения наблюдаемого прироста (от 1 до 3 тыс. особей) особенно контрастно подчеркивают долю окончательно не идентифицированного пока фактора динамики численности. Не менее таинственно выглядят и минусовые отклонения прироста.

Известно, что в любой части ареала лосей некоторая часть популяции мигрирует, а другая остается осёдлой, при этом в одних районах миграции проходят по принципу эстафеты, когда животные-иммигранты располагаются на участке, откуда некоторая часть обитавших там лосей уже откочевала дальше по ходу миграции, тогда как на других территориях мигранты перемещаются до конечного пункта почти в полном составе [19]. Ранее нами была отмечена зависимость интенсивности миграций лосей от даты установления снежного покрова [14]. Для выявления подобной зависимости в Челябинской области скорость роста, выраженная в головах, сопоставлена с датой установления снежного покрова (на рис. 4. период наблюдения укорочен из-за отсутствия метеоданных после 1995 г.), которая оказалась, к немалому удивлению, почти одинаковой (разница $\leq \pm 2$ дня) на обширной территории регионов Южного Урала и прилегающих

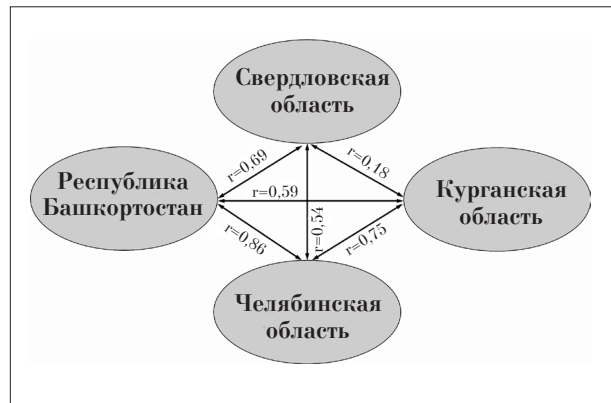


Рис. 5. Величина корреляции между рядами численности лося в регионах Южного Урала за последние 40 лет

к ним с запада Республики Удмуртия и Пермского края. Установлена умеренная корреляция между сравниваемыми показателями ($r = -0,41$; $R^2 = 0,4435$). Судя по графику, все случаи положительного роста совпадали с ранними (с 10 по 30 октября) сроками установления снежного покрова, тогда как нулевой и отрицательный рост приходился на сезоны с поздним (после 1-го ноября) установлением снежного покрова. Учитывая величину коэффициента детерминации, можно считать, что почти 45% величины наблюдавшихся отклонений численности определяются датой установления снежного покрова, иначе говоря, интенсивностью осенних миграций. Аналогичный характер связи интенсивности миграций с датой установления снежного покрова отмечался ранее на Кольском полуострове [20], в Республике Коми [24, 22] и, как уже отмечалось выше, в Кировской области. Анализ годовых изменений численности лосей в соседних регионах показал, что между рядами численности лосей всех областей, кроме пары «Свердловская – Курганская», имеется высокая положительная связь, наиболее тесная между популяциями Челябинской области и Башкортостана ($r=0,87$) (рис. 5).

Поскольку корреляция между численностью лосей в Свердловской и Курганской областях незначительна (0,18), высокую корреляцию плотности в паре «Челябинская – Курганская» области ($r = 0,75$), со сдвигом временного ряда в Курганской области на год позже, можно трактовать как следствие прохода некоторой части мигрирующих лосей через Челябинскую область дальше на восток. В связи с данной версией интересно отметить тот факт, что уровень плотности по регионам нарастает в последовательности: Свердловская–Башкортостан–Челябинская–Курганская (рис. 6). По величине коэффициента детерминации множественной



Рис. 6. Плотность популяции лося на Южном Урале

корреляции плотности в Челябинской области с плотностью в остальных трёх регионах ($R^2 = 0,84$), можно считать, что 84% происходящих в Челябинской области изменений плотности связаны с плотностью популяций лосей в смежных регионах.

Миграции лосей на Южном Урале существовали уже в историческом прошлом [19]. По описанию Н.М. Гордиюка [23], во второй половине XX в. миграция лосей ежегодно проходила с середины ноября до конца декабря в направлении с запада-северо-запада на юго-восток. Ширина меридионального фронта миграции достигала 250 км, направление центрального потока – Белорецк – южные отроги хребтов Урал-Тау, Ирландык, Крыкты на широте Магнитогорска. О продвижении лосей дальше, по Челябинской области, сведений нет, но, судя по количеству мигрантов (только через 100-километровый отрезок общего фронта миграции проходило около 1000 лосей за сезон), их об-

щее количество было слишком велико, чтобы животные смогли прокормиться на малокормных затравленных участках перед угодьями степной зоны Челябинской области. Логично предположить о частичном сохранении общего восточного направления и пересечении границы Челябинской области.

Все исследователи, изучавшие миграции, отмечали факт возвращения животных в весенний период обратно своими путями, но нет данных о количественном соотношении лосей в потоках «туда» и «обратно». Не ясно, могут ли минусовые отклонения прироста происходить в результате увеличенной смертности, увеличенного числа ушедших весной животных, или они отражают минимальные, нулевые значения иммиграций в данном регионе. Рассмотрим каждый из трёх пунктов по порядку.

Версия 1. *Минусовая скорость роста вызвана повышенной смертностью животных в зимний период.* Данные, согласно которым в 1971–1990 гг. в Челябинской области браконьерами добывалось от 22 до 38 лосей за зимний сезон [3], много ниже расчётной интенсивности браконьерства [10]. Известно, что большая часть незаконной добычи приходится на период проведения охот по разрешениям [16]. Ничтожная, менее 10 особей за 1 год, смертность лосей от других причин позволяет считать успешность охот по разрешениям синонимом интенсивности всей добычи лосей (законной и браконьерской) и общей смертности животных в зимний период в данном сезоне. При сравнении наблюдаемой скорости роста с нормой фактической добычи по разрешениям (рис. 7.) видно, что в период до 1997 г. точки экстремумов сравниваемых параметров совпадали. Кроме ежегодных колебаний, кривая нормы добычи имеет S-образный



Рис. 7. Норма добычи и скорость роста популяции лося в Челябинской области

тренд, тогда как на сглаженной линии скорости роста заметно лишь небольшое провисание в после пиковый период снижения добычи.

Известны примеры резкого, почти в 3 раза превышающего величину добычи, уменьшения численности лося не в этот же, а на следующий год после увеличенного отстрела [24], что указывает на распугивающее влияние охоты и способность животных запоминать участки с интенсивным преследованием и избегать их при миграции в следующем году. Специальные наблюдения на стационаре ВНИИОЗ в 1966–1972 гг. показали, что снижение численности лосей к концу сезона охоты было неадекватно больше добычи в тех урочищах, где проведено больше охот, а полный запрет охоты на 2 года в наиболее истощённом охотами урочище привёл к увеличению численности в 1,8 раза по сравнению с исходной и в 3 раза по сравнению с численностью перед закрытием охоты [25]. Тем не менее отсутствие корреляционной связи между рассматриваемыми параметрами в данном материале не даёт основание считать, что причиной постоянных колебаний служит колеблющаяся величина смертности от охоты. С большим основанием можно сказать, что эффективность добычи определялась численностью, т. е. интенсивностью миграций.

Версия 2. *Минусовая скорость роста определяется большой весенней откочёвкой, превышающей количество иммигрантов.* Эта версия, кажущаяся на первый взгляд реалистичной, на самом деле не имеет под собой основания, поскольку ЗМУ проводятся до конца марта, а весенняя миграция начинается позднее (в апреле – мае), и поэтому её интенсивность не отражается данными учёта.

Версия 3. *Минусовая скорость роста определяется полным отсутствием лосей-иммигрантов.* Если следовать логике доказательств существования миграций лося на Южном Урале и учитывать синхронность изменений погодных факторов на всей территории, охваченной миграционным процессом, можно допустить, что минимальный прирост или, что более конкретно, точки максимальной отрицательной скорости роста численности характеризуют уровень численности собственного поголовья лося Челябинской области. Эта версия верна на столько, на сколько корректны данные ЗМУ, на которых основан расчёт параметра скорость роста.

Заключение

Первоначально в задачу данного исследования ставился поиск главного фактора, ли-

митирующего численность лосей в регионе. В процессе работы мнение о статусе исследуемой темы, как частном случае, изменилось. По данным о состоянии ресурсов лося, оленя, косули, зайца, беляка и русака, и других видов животных, выяснилось существование одной общей проблемы, той же, что и по лосю в Челябинской области – необходимости восстановления численности с последующей организацией устойчивого использования ресурсов. В связи с актуальностью проблемы статус «решение частной задачи» сменился на другой – «разработка методологических подходов определения и количественной оценки факторов, лимитирующих рост популяций лося на локальных участках». Выполненное исследование является начальным этапом в намеченном направлении. Отсутствие дифференцированных, по природным зонам области, исходных данных, характеризующих численность, добычу и долю сеголетков в зимнем стаде, затруднили проведение анализа и ухудшили качество исследования. Подтвердилось мнение, ранее считавшееся аксиоматичным, а в настоящее время забытое, о необходимости систематического сбора полевых материалов, служащих основой охотоведческих исследований.

Выводы

1. В последние 40 лет численность и добыча лося на территории области увеличивались до 1991 г., после которого произошли спад численности и вынужденное закрытие охоты. Подобное изменение численности наблюдалось в соседних и удаленных регионах.

2. Большая величина сокращения поголовья лося в Челябинской области вызвана превышением зимней смертности над величиной прироста, совпавшим с периодом снизившихся под давлением среды репродуктивных свойств популяции.

3. Внезапность снижения численности объясняется непрофессиональным управлением ресурсами, выразившемся в ошибочном определении численности и добычи.

4. Изменения численности на обширной территории, совпавшие по точке начала кризиса численности (1991 г.) с кардинальным социально-экономическим изменением общества, указывают на увеличение негативного антропогенного влияния, в частности браконьерства, как основного фактора снижения численности лося в России в конце XX в.

5. Определение величины зимней смертности лося состоит из расчёта фактического прироста поголовья к сезону охоты и фактического прироста к весне. Параметром, уточняющим

величину смертности от браконьерства, служит интенсивность законной охоты.

6. Ключевым показателем для расчёта фактической скорости роста и прироста на начало зимы, служит доля сеголетков в популяции в начале зимы, определяемая в природе по визуальным наблюдениям и следам.

7. Скорость роста весенней численности лося модифицируется интенсивностью осенних миграций, почти ежегодно изменяющих численность зимнего стада лосей в Челябинской области на 1–3 тыс. особей. Фактором интенсивности миграций служит дата установления снежного покрова.

8. На данном этапе исследования модифицирующая роль скорости роста численности в паре «интенсивность законной добычи – скорость роста численности» установлена предположительно, по косвенным признакам.

9. Максимальные отрицательные оценки роста весенней численности, превышающие значения скорости роста в начале зимы, характеризуют уровень численности собственного поголовья лося, не трансформированный миграциями.

Литература

1. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: «МИР», 1979. 362 с.
2. Макфедьен Э. Экология животных. М.: «МИР», 1965. 375 с.
3. Матвеев А.С., Бакунин В.А. Промысловые звери и птицы Челябинской области. Челябинск. 1994. 383 с.
4. Борисов С.С., Глушков В.М., Гревцев В.И., Думнов А.Д., Козловский И.С., Колесников В.В., Сафонов В.Г., Шиляева Л.М. Охотничьи ресурсы России : аналитический доклад // Природные ресурсы / Под ред. В.Г. Сафонова, Н.Г. Рыбальского. М.: НИИ-Природа, 2004. 104 с.
5. Глушков В.М., Граков Н.Н., Гревцев В.И., Зарубин Б.Е., Карпухин В.И., Колесников В.В., Козловский И.С., Шиляева Л.М. Учёты и ресурсы охотничьих животных России. Киров. 2007. 231 с.
6. Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Олени. М.: ГЕОС, 1999. 552 с.
7. Состояние ресурсов охотничьих копытных животных и их добыча в Российской Федерации в 2003–2008 гг. ФГУ КИАЦ, 2009. 99 с.
8. http://thermo.karelia.ru/weather/w_history.php?wn=kir&month=10&year=1971-1995.
9. Глушков В.М. Восстановление численности лося на территории Челябинской области и перспективы его

использования. Отчёт о результатах НИР. Рукопись из фондов ГНУ ВНИИОЗ. РАСХН РФ. Киров. 2010. 105 с.

10. Глушков В.М. Оценка величины зимней смертности лося // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова. 2012. С. 83–84.

11. Skalski John R., Ryding Kristen E., Millsbaugh Ioshua J. Wildlife Demography. Analysis of Sex, Age, and Count Data. N.Y. Academic Press. 2005. 639 p.

12. Amarasekare P. Allee effects in metapopulation dynamics // American Naturalist. 1998. V. 152. P. 298–302.

13. Глушков В.М. Теория управления популяциями охотничьих животных и принципы планирования добычи // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах: Материалы международной конференции, посвящённой 100-летию академика А.А. Слудского. Алматы. 2012. С. 303–304.

14. Глушков В.М. Лось. Экология и управление популяциями: ВНИИОЗ, РАСХН. Киров, 2001. 317 с.

15. Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. М. Высшая школа, 1961. 776 с.

16. Данилкин А.А. Что имеем – не храним... // Охотник. 1996. № 3. С. 6–7.

17. Банников А.Г., Жирнов Л.В. Некоторые вопросы охраны лося в РСФСР // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967. № 3. С. 130–141.

18. Глушков В.М., Пиминов В. Н., Пономарёв В.П. Зимняя смертность и резервы промысла диких копытных // Управление популяциями диких копытных животных: сб. научных трудов: Центросоюз СССР – ВНИИОЗ – Кировское отделение ВТО АН СССР. Киров. 1989. С. 81–92.

19. Насимович А.А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 401 с.

20. Семенов-Тянь-Шанский О. И. Лось на Кольском полуострове // Труды Лапландского заповедника. 1948. Вып. 2. С. 91–162.

21. Кнорре Е.П. Экология лося // Труды Печоро-Илычского заповедника. 1959. Вып. 7. С. 5–122.

22. Язан Ю.П. Охотничьи звери печорской тайги. Киров: Кировск. отд. Волго-Вятск. книжн. изд-ва, 1972. 383 с.

23. Гордиук Н.М. Миграции южноуральских лосей // Охота и охотничье хозяйство. 1982. № 4. С. 12–14.

24. Заблоцкая Л.В. Опыт регулирования численности лося в Приокско-Террасном заповеднике и на окружающей его территории // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1964. Сб. 1. С. 156–173.

25. Язан Ю.П., Глушков В.М. Поведение лосей в снежный период // Охота – пушнина – дичь // Сборник НТИ ВНИИОЗ. Вып. 40-41. Киров. 1973. С. 67–72.