ЭКОЛОГИЯ, 2020, № 4, с. 305–310

УДК 599.742.4

ВЛИЯНИЕ ПРОМЫСЛА НА РЕПРОДУКЦИЮ ПОПУЛЯЦИИ СОБОЛЯ

© 2020 г. Е. А. Дубинин[a, b, *], А. С. Валенцев[c]

[a] *Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Россия 685000 Магадан, ул. Портовая, 18*

[b] *Северо-Восточный государственный университет, Россия 685000 Магадан, ул. Портовая, 13*

[c] *Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Россия 683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Партизанская, 6*

**e-mail: edu@ibpn.ru*

Поступила в редакцию 16.12.2019 г.
После доработки 21.01.2020 г.
Принята к публикации 27.01.2020 г.

На основе анализа промысловых выборок камчатской популяции соболя за 2001–2013 гг. выявлены изменения репродуктивных показателей самок, произошедшие относительно 1967–1979 гг. Под воздействием интенсивного охотничьего промысла упростилась возрастная структура популяции и омолодилось ее репродуктивное ядро. Среди взрослых самок доля особей возрастом 1–2 года составляет 62.3%. К ним же перешла и основная функция воспроизводства популяции: 1- и 2-годовалые самки обеспечивают 44% ее потенциального прироста, 41.7% дают самки 3–5 лет. На долю самок всех остальных возрастов (от 6 до 14 лет) приходится менее 15% прироста популяции.

Ключевые слова: соболь, *Martes zibellina*, плодовитость, промысел, Камчатский полуостров

DOI: 10.31857/S0367059720040046

В настоящее время основным элиминирующим фактором для популяций охотничьих животных, в том числе и соболя (*Martes zibellina* L.), является промысел. Он оказывает прямое и косвенное влияние на процессы рождаемости и смертности, сокращая численность популяции и нарушая ее половозрастную структуру [1–4]. Последнее связано с избирательным характером изъятия отдельных внутрипопуляционных группировок разными способами и орудиями лова. Многочисленные исследования в различных частях видового ареала соболя показали [5–10], что в первой половине охотничьего сезона преимущественно добываются сеголетки, а во второй – взрослые особи, составляющие репродуктивное ядро популяции.

Именно на такой избирательности основан один из наиболее широко распространенных подходов к эксплуатации популяций соболя: сокращение сроков добычи во второй половине зимы. Это позволяет сохранить наиболее ценных для воспроизводства популяции особей и одновременно интенсифицировать данный процесс [11–13]. Вместе с тем подобный подход в случае превышения (особенно систематического) допустимого изъятия сеголеток может привести к сокращению численности репродуктивного ядра популяции, что в свою очередь повлечет за собой изменение воспроизводственных способностей и роли отдельных возрастных групп в его составе. Так, например, в популяциях соболя Урала и Зауралья в 1980–1990 гг. по сравнению с 1960-ми годами произошло повышение потенциальной плодовитости [14]. Аналогичная реакция отмечена в популяции соболя северо-западной Якутии [15].

Основная цель данной работы – выявить возможные изменения плодовитости и роли в воспроизводстве самок различного возраста камчатской популяции соболя (*M. z. kamtschadalica* Birula, 1918) в ходе ее промысловой эксплуатации за последние 30–40 лет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали промысловые выборки, поступившие с территории Камчатского полуострова за период с 2001 г. по 2013 г. Возраст зверьков определяли с точностью до года по ростовым слоям в цементе клыка [16]. В общей сложности мы располагали данными о поле и возрасте 5523 особей, среди которых было 808 взрослых (старше года) самок, 449 из них оказались беременными. Беременность устанавливали по наличию желтых тел (ЖТБ), а плодовитость – путем подсчета их количества в обоих яичниках [17]. Для статистического анализа возрастных изменений плодовитости для каждого возрастного класса вычисляли среднее значение и его ошибку ($M \pm m$), достоверность различий средних оценивали с помощью критерия Стьюдента (T_{St}) [18].

Таблица 1. Возрастная изменчивость плодовитости самок камчатского соболя (по количеству желтых тел беременности в яичниках; 2001–2013 гг.)

Возраст, лет	Количество ЖТБ, шт.	
	lim	$M \pm m$
1+ (n = 102)	1–7	3.66 ± 0.085
2+ (n = 105)	1–6	3.86 ± 0.096
3+ (n = 69)	1–6	3.93 ± 0.131
4+ (n = 60)	1–7	4.20 ± 0.121
5+ (n = 51)	1–6	4.25 ± 0.142
6+ (n = 22)	2–5	4.05 ± 0.213
7+ (n = 11)	3–6	4.45 ± 0.282
8+ (n = 7)	3–6	4.29 ± 0.522
9+ (n = 6)	2–5	4.00 ± 0.447
10+ (n = 2)	4–5	4.50
11+ (n = 6)	3–5	4.00 ± 0.365
12+ (n = 5)	1–5	3.40 ± 0.678
13+ (n = 2)	2–5	3.50
14+ (n = 1)	4	4.00

Примечание. В скобках указан объем выборки по каждому возрастному классу.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Камчатский полуостров – один из немногих регионов, где не произошло полного истребления соболя в конце XIX–начале XX вв. К 1935 г. небольшие очаги его обитания сохранялись в труднодоступных районах Срединного и Восточного хребтов полуострова [19]. После введения пятилетнего запрета и последующей лицензионной системы промысла началось восстановление ареала и численности вида, которое в основном завершилось к концу 1940-х годов.

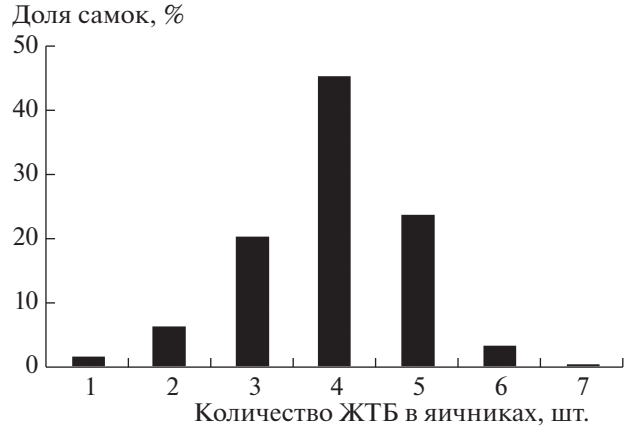

Рис. 1. Индивидуальная плодовитость самок камчатского соболя в 2001–2013 гг.

Численность основного (послепромыслового) поголовья популяции, варьируя по годам от 16 до 31 тыс. особей, в среднем оценивается в 22–23 тыс. особей [6, 19–21]. Начиная с 1950-х годов объем ежегодных заготовок шкурок камчатского соболя составляет в среднем около 8.5 тыс. шт. [22, 23]. Такой уровень эксплуатации популяции является предельно допустимым [24] и нередко приводит к перепромыслу [19], одновременно подрывая ее воспроизводственные возможности [6, 25].

Чтобы выявить вероятные структурные изменения в репродуктивном ядре популяции, произошедшие под воздействием длительной и высокой промысловой нагрузки, мы провели исследование плодовитости самок различного возраста и их вклада в воспроизводство популяции за период 2001–2013 гг. и сравнили с имеющимися аналогичными показателями за 1967–1979 гг. [26].

Как известно, камчатский соболь по сравнению с материковыми популяциями характеризуется высокой потенциальной плодовитостью и одновременно малой долей взрослых самок, принимающих участие в размножении [23, 27, 28]. В 1940–1950 гг. в яичниках самок встречалось от 1 до 9 ЖТБ, а в выводках – до 8 соболят [23, 29, 30]. 9 ЖТБ – это крайне редкий случай, иногда отмечаемый и в материковых популяциях [31]. В среднем на каждую беременную самку в этот период приходилось 4.0 ЖТБ. В 1970–1980 гг. средняя потенциальная плодовитость сохранялась примерно на том же уровне (3.94–4.0 ЖТБ), а пределы варьирования индивидуальной плодовитости составляли 1–8 [26].

С 2001 г. по 2013 г. у самок в яичниках встречалось от 1 до 7 ЖТБ (табл. 1, рис. 1). Большинство (45.2%) беременных самок имели по 4, около четверти (24.1%) – по 5 и 19.2% – по 3 ЖТБ. Среднегодовая плодовитость самок за данный период составляла 3.95, варьируя по отдельным сезонам от 3.42 до 4.34 ЖТБ [32].

Практически в таких же пределах (от 3.40 до 4.50) изменяется средняя плодовитость (число ЖТБ, приходящееся на 1 беременную самку) в различных возрастных классах. Как видно из табл. 1, она постепенно возрастает от 3.66 у годовалых до 4.20 у четырехлетних самок. Примерно на этом уровне (4.00–4.50) средняя плодовитость сохраняется до 10–11-летнего возраста, затем у самок старше 12 лет снижается до 3.4–3.5 шт. По показателю средней плодовитости самки 4 лет и старше (кроме престарелых) достоверно (T_{St} = = 2.04–3.67; $p < 0.05$–0.001) отличаются от одно- и двухгодовалых особей.

Сопоставление плодовитости самок разных поколений, родившихся с 2000 г. по 2007 г., не выявило статистически значимых отличий между ними. Наименьшая продуктивность (в среднем за пять лет 3.67 ЖТБ) наблюдалась у поколения 2004 г. рожде-

ния, а наибольшая (4.22 ЖТБ) – у родившихся в 2000 и 2002 гг. Как правило, средние показатели плодовитости несколько варьируют от года к году – то снижаясь, то повышаясь (рис. 2). При этом наиболее распространенной является тенденция увеличения плодовитости с возрастом при относительно низких ее показателях во время первой беременности (см. рис. 2а). Наоборот, при высоких значениях плодовитости в годовалом возрасте в последующие несколько лет она снижается (см. рис. 2б). У самок 2004 и 2007 гг. рождения каких-либо устойчивых тенденций динамики средней плодовитости не наблюдалось.

Доля самок, участвующих в размножении, является одной из важнейших популяционных характеристик. В нашей выборке беременные самки отмечались до 14-летнего возраста (табл. 1, 2). По достижению года к размножению приступает около трети самок, в два года доля особей, участвующих в размножении, повышается до 56%, а в три она возрастает до двух третей. С 4+ до 9+ лет уже около 85% самок приносят потомство. Практически все особи старше 10 лет были беременны.

Сопоставление текущих параметров плодовитости с аналогичными данными за 1970-е годы (см. табл. 2) выявило ряд существенных отличий. За прошедший период практически в каждом возрастном классе доля самок, принимающих участие в размножении, возросла на 20–40%, что привело и к общему росту доли беременных среди взрослых самок. В 1970-е годы в размножении участвовало около четверти (24.6%) взрослых самок. Их доля оставалась практически без изменения (24.4%) и в первой половине 1980-х годов [26], а в 2000-е поднялась до 55.6%.

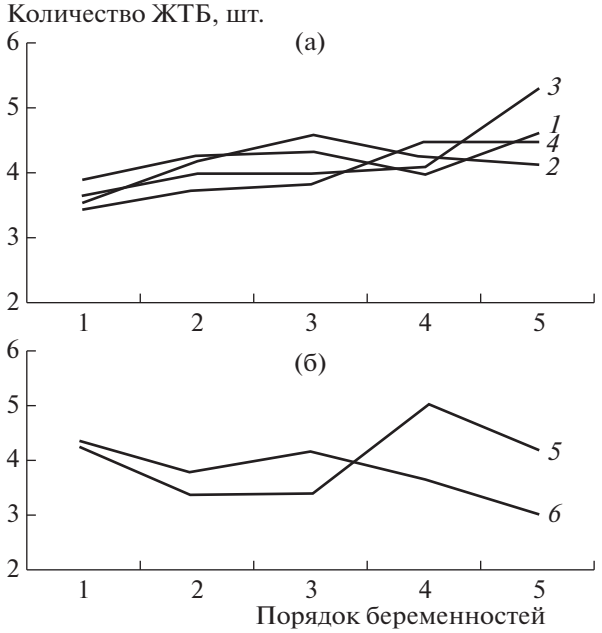

Рис. 2. Динамика средней потенциальной плодовитости самок, родившихся в 2000 (*1*), 2001 (*2*), 2002 (*3*), 2005 (*4*), 2003 (*5*), 2006 (*6*) годах.

А.А. Вершинин [24] отмечал, что в популяции камчатского соболя доля беременных самок варьирует по годам значительно сильнее, чем их потенциальная плодовитость, оказывая тем самым

Таблица 2. Возрастная изменчивость репродуктивных показателей самок камчатского соболя в 1967–1979 гг. (по [26]; в числителе) и 2001–2013 гг. (наши данные; в знаменателе)

Возраст, годы	Доля беременных, %	Среднее число ЖТБ на 1 беременную самку, шт.	Среднее число ЖТБ на 1 взрослую самку, шт.	Доля ЖТБ от их общего количества, %
1+ (n = 320; 311)*	2.3/32.8	2.4/3.66	0.06/1.20	1.68/21.03
2+ (n = 284; 188)	16.7/56.4	3.4/3.89	0.57/2.17	15.84/23.00
3+ (n = 167; 107)	33.6/64.5	4.2/3.93	1.42/2.52	22.87/15.28
4+ (n = 93; 70)	55.1/85.7	4.0/4.20	2.19/3.60	20.20/14.21
5+ (n = 38; 60)	60.5/85.0	4.5/4.25	2.71/3.62	10.30/12.23
6+ (n = 33; 26)	63.8/84.6	4.4/4.05	2.81/3.42	9.11/5.02
7+ (n = 17; 13)	65.9/84.6	4.5/4.45	2.95/3.77	4.95/2.76
8+ (n = 76; 9)**	49.0/77.8	4.1/4.29	1.99/3.33	15.05/1.69
9+ (n = 7)	–/85.7	–/4.00	–/3.43	–/1.35
10+ (n = 2)	–/100.0	–/4.50	–/4.50	–/0.51
11+ (n = 6)	–/100.0	–/4.00	–/4.00	–/1.35
12+ (n = 5)	–/100.0	–/3.40	–/3.40	–/0.96
13+ (n =2)	–/100.0	–/3.50	–/3.50	–/0.39
14+ (n = 2)	–/50.0	–/4.00	–/2.00	–/0.23

* Указаны объемы выборок (экз.) за 1967–1979 гг. и 2001–2013 гг.; ** – за 1967–1979 гг. приводятся объединенные данные для всех особей ≥ 8+.

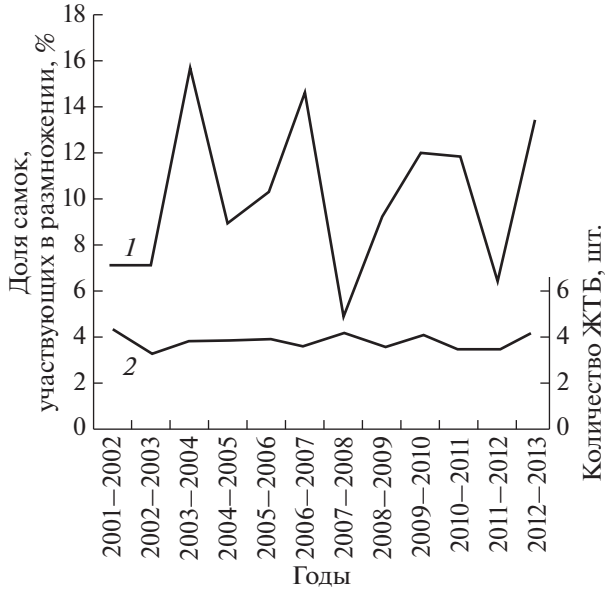

Рис. 3. Межгодовая изменчивость доли самок, участвующих в размножении (*1*), и их средней плодовитости (*2*) в популяции камчатского соболя (2001–2013 гг.).

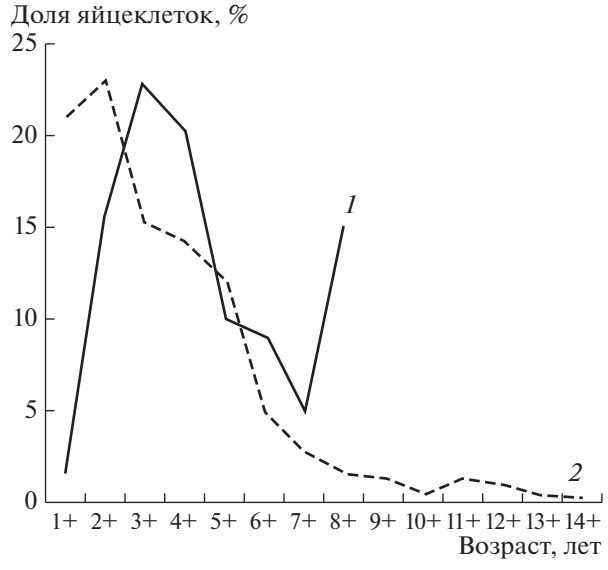

Рис. 4. Доля яйцеклеток, продуцируемых самками разного возраста, в популяции камчатского соболя в 1967–1979 гг. (*1*) и 2001–2013 гг. (*2*).

решающее влияние на прирост поголовья. Так, в 1950-е годы количество беременных самок в популяции изменялось от 4.1 до 31.4%, составляя в среднем 15.3%. С 1967 г. по 1979 г. ежегодная доля размножающихся самок в среднем не превышала 8.4%, а в первой половине 1980-х годов – 8.2% [26]. В 2000-х годах она еще незначительно сократилась (8.1%). В этот период ее минимальный показатель (4.9%) отмечался в 2007 г., а максимальный (15.8%) – в 2003 г. (рис. 3). Средняя плодовитость в популяции камчатского соболя за длительные периоды наблюдений, как было показано выше, остается в пределах 3.94–4.0 ЖТБ. Вместе с тем потенциальная плодовитость молодых самок (возраст 1+ и 2+) в 2000-е годы оказалась достоверно выше ($T_{St} = 7.41$, $p < 0.001$ и $T_{St} = 2.55$, $p < 0.05$ соответственно), чем в 1970-е.

Значительно изменился вклад самок разного возраста в репродукцию популяции (рис. 4). Если в 1970-е годы основная роль в размножении принадлежала особям 3–4 лет, которые обеспечивали около 43% потенциального прироста популяции, то теперь их вклад не превышает 30%. Основная масса яйцеклеток (44%) продуцируется самками возрастом 1+ и 2+, у которых потенциальная плодовитость увеличилась в среднем в 1.2–1.5 раза. Вклад самок 6 лет и старше снизился с 30 до 12%.

Несомненно, выявленные изменения произошли под влиянием длительного промыслового воздействия, которое привело к структурной перестройке популяции и перераспределению воспроизводственных функций внутри нее. Прежде всего сократилась продолжительность жизни и упростилась возрастная структура популяции камчатского соболя. В 2000-х годах зверьков старше 16 лет в анализируемых выборках не отмечено, т.е. возрастная структура, представленная соотношением групп особей различного абсолютного возраста (“возрастной пирамидой”) [33], состояла из 17 классов, а в 1960–1970-е годы она насчитывала их более 20 [34]. Уже тогда начавшийся под воздействием интенсивного промысла процесс снижения продолжительности жизни соболей, прежде всего самок, был хорошо заметен [25].

Используя данные табл. 2, мы могли рассчитать [35] удельную выживаемость самок лишь в интервале 1–7 лет. В 1970-е годы она составляла 0.61, а в 2000-е – 0.59. Несмотря на, казалось бы, незначительное снижение выживаемости молодых и средневозрастных особей, структура возрастной пирамиды претерпела существенное ($\chi^2 = 75.1$; $p < 0.01$) изменение. Среди взрослых самок доля особей возрастом 8+ и старше сократилась с 7.4 до 4.1%, а годовалых возросла с 31.1 до 38.5%. При этом необходимо учитывать, что в 1970-х годах доля взрослых самок в популяции составляла в среднем 33.7%, а в 2000-х – только 16.3%.

Это свидетельствует о значительном уменьшении численности самок старших возрастов, которые, несмотря на возросшую интенсивность размножения (доля беременных среди самок в возрастных классах ≥4+ поднялась с 49–66 до 78–100%), обеспечить необходимый уровень воспроизводства уже оказались не в состоянии. Однако биологическая задача поддержания плотности популяции на оптимальном для нее уровне сохранилась. В этих условиях основная функция воспроизводства перешла к молодым самкам прежде всего в си-

лу их многочисленности. Среди взрослых самок 38.5% принадлежит особям возрастом 1+ и 23.3% – возрастом 2+, совместно они обеспечивают 44% всех производимых в популяции яйцеклеток. Существенный вклад в воспроизводство вносят и самки 3–5 лет: занимая долю в 29.3% от общей численности взрослых самок, они обеспечивают 41.7% прироста популяции.

Вместе с тем были выявлены и некоторые другие особенности участия самок разного возраста в процессе размножения. В частности, в 2001–2013 гг. доля беременных самок годовалого возраста в отличие от более взрослых особей проявляла вполне отчетливую зависимость ($r = -0.66$; $p < 0.05$) от плотности популяции [21]: она повышалась до 50.0–68.7% в годы низкой численности и снижалась до 0.0–26.2% в годы высокой.

Вероятно, относительно низкой плотностью населения объясняется высокий вклад молодых самок в репродукцию популяции камчатского соболя в 1950-е годы. В этот период доля беременных среди годовалых самок составляла 28%, двухлеток – 42.5%, а самок трех лет и старше – 58.2%. Всего в размножении принимали участие 46.7% взрослых самок, а из общего количества произведенных ими яйцеклеток 24% дали самки возрастом 1+, 30% – 2+, все остальные – 46% [24].

Таким образом, в ходе промысловой эксплуатации популяции камчатского соболя снизилась выживаемость особей, произошло упрощение ее возрастной структуры и омоложение репродуктивного ядра. Репродуктивная активность самок во всех возрастных классах возросла на 20–40%. У особей старше 4 лет она достигает 85–100%, однако из-за малочисленности они не могут обеспечить необходимый уровень воспроизводства популяции. Очевидно, поэтому основная роль в данном процессе перешла к молодым самкам возраста 1 и 2 года, которые продуцируют 44% от общего количества яйцеклеток в популяции. В этой группе не только увеличилась доля особей, принимающих участие в размножении, но и в 1.2–1.5 раза выросла средняя плодовитость, достигнув 3.66 (у самок возрастом 1+) и 3.89 (2+) ЖТБ. В настоящее время это позволяет поддерживать численность популяции на относительно стабильном уровне [36].

С нашей точки зрения, предполагаемые последствия промыслового воздействия на воспроизводство популяции камчатского соболя в дальнейшем будут зависеть от степени его интенсивности, в соответствии с которой и будут развиваться события. Наиболее негативный сценарий связан с усилением охотничьего пресса. При этом будут продолжаться омоложение популяции и возрастание участия молодых самок в размножении. Обладая пониженными по сравнению с самками старшего возраста фертильностью и плодовитостью, они не смогут в полной мере обеспечить пополнение популяции, необходимое для поддержания ее численности, которая начнет сокращаться. Подобные опасения высказывались и ранее [25].

Вместе с тем выявленный полиморфизм молодых самок по плодовитости (см. рис. 2) может служить основой для естественного отбора более плодовитых особей в условиях пониженной плотности населения, что при умеренной интенсивности промысла, вероятно, позволит обеспечить в популяции баланс между смертностью и рождаемостью. Как известно, в западносаянской популяции соболя почти три четверти ее прироста обеспечивается именно молодыми самками возрастом 1+ и 3+, при этом на долю годовалых особей в отдельные сезоны приходится от 40 до 60% [37].

Необходимо также отметить, что в последние 10–15 лет промысловая нагрузка по территории охотничьих угодий полуострова распределяется крайне неравномерно. Она высока в легкодоступных угодьях, особенно вблизи населенных пунктов, и низка в удаленных и труднодоступных. Поэтому в последних создаются условия для восстановления нормальной структуры популяции и ее воспроизводства. Расселяющийся из этих естественных резерватов молодняк служит источником пополнения населения соболя на участках его интенсивного вылова.

К сожалению, в связи с резким сокращением после 2013 г. объемов промысловых выборок, поступающих для анализа текущего состояния популяции соболя, с уверенностью говорить о том, какой из упомянутых выше сценариев в настоящее время преобладает, не представляется возможным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ларин Б.А.* Влияние промысла на состояние популяций охотничьих животных // Труды ВНИИОЗ. 1972. Вып. 24. С. 73–84.
2. *Шварц С.С., Михеева К.В.* Теоретические основы использования охотничье-промысловых животных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ, 1976. Т. 8. С. 8–67.
3. *Коли Г.* Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
4. *Монахов В.Г.* Избирательность добычи и ее влияние на структуру популяций соболя в Приуралье // Экология. 2018. № 5. С. 382–390.
5. *Зырянов В.Н., Зырянов А.Н.* Влияние промысла на популяцию соболя (р. Орленга, бассейн верхнего течения реки Лены) // Производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. Киров: ВНИИЖП, 1969. Ч. 2. С. 147–154.
6. *Белов Г.А.* Особенности воспроизводства и использования запасов камчатского соболя // Материалы к Всесоюз. науч.-произв. совещ. по соболю. Киров: ВНИИОЗ, 1971. С. 65–72.

7. *Мельников В.К.* Избирательность промысла соболей // Бюл. МОИП. Отд. биолог. 1975. Т. 80. Вып. 6. С. 36–41.
8. *Даренский А.А.* Биологические основы планирования добычи соболей на юге Дальнего Востока // Численность животных и ее прогнозирование: Тез. докл. науч. конф., посвящ. памяти докт. биол. наук И.Д. Кириса. Киров: ВНИИОЗ, 1976. С. 94–96.
9. *Монахов В.Г.* Избирательность промысла соболя в Северном Зауралье // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 29–37.
10. *Катков П.В.* Избирательность промысла соболей в Эвенкии // Ресурсы, экология и охрана млекопитающих и птиц на Енисейском Севере / Научно-технич. бюл. Новосибирск: НИИСХКС, 1989. Вып. 1/2. С. 12–16.
11. *Монахов В.Г.* Состояние популяций соболя в Северном Зауралье, их использование и пути рационализации промысла // Охрана и рациональное использование ресурсов соболя. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1983. С. 51–64.
12. *Валенцев А.С.* Мониторинг, прогнозирование численности и управление структурой популяции камчатского соболя // Рациональное использование ресурсов соболя: Мат-лы III Всеросс. науч.-произв. совещ. Красноярск: Комиссия по соболю териологич. общ-ва РАН, 1992. С. 10–13.
13. *Синицын А.А., Граков Н.Н.* Соболь // Управление популяциями охотничьих животных. Киров: ВНИИОЗ, 1999. С. 59–80.
14. *Монахов В.Г.* Об изменениях в репродуктивном цикле популяций соболя в Зауралье в конце XX века // Сибирский экологич. журн. 2007. № 4. С. 635–637.
15. *Zakharov E.S., Safronov V.M.* Ecology of sable of North-Western Yakutian native population // Rus. J. of Theriology. 2017. V. 16. № 1. P. 74–85.
16. *Клевезаль Г.А.* Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 288 с.
17. *Баевский Ю.Б.* Изменчивость плодовитости баргузинских соболей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61. Вып. 6. С. 15–26.
18. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 294 с.
19. *Вершинин А.А., Белов А.Г.* Камчатка и о. Карагинский // Соболь, куницы, харза. М.: Наука, 1973. С. 118–131.
20. *Валенцев А.С., Лебедько А.В., Транбенкова Н.А.* Мониторинг, состояние численности и использование ресурсов соболя на Камчатке // Проблемы соболиного хозяйства России: Мат-лы V Всеросс. науч.-практич. интернет-конф. Киров: ВНИИОЗ, 2006. С. 22–24.
21. *Валенцев А.С., Дубинин Е.А.* Динамика численности и демография популяции камчатского соболя *Martes zibellina kamtschadalica* Birula, 1918 // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Мат-лы XIX междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2018. С. 48–51.
22. *Останин М.А., Писковецкий А.А.* Ресурсы соболя в госпромхозах Камчатки и их использование // Рациональное использование ресурсов соболя: Мат-лы III Всеросс. науч.-производ. совещ. Красноярск: Комиссия по соболю териологич. общ-ва РАН, 1992. С. 43–44.
23. *Валенцев А.С., Вагнер Б.А., Писковецкий А.А.* Современное состояние численности, охрана и использование ресурсов соболя на Камчатке: Мат-лы IV Всеросс. науч.-производ. конф. Красноярск: КГУ, 2001. С. 8–10.
24. *Вершинин А.А.* Динамика воспроизводства и регулирование запасов камчатских соболей // Тр. ВНИИЖП. 1963. Вып. 20. С. 8–33.
25. *Белов Г.А.* Изменение экологической структуры и репродуктивных способностей популяций камчатского соболя под воздействием интенсивного опромышления ресурсов // Влияние хозяйственной деятельности человека на популяции охотничьих животных и среду их обитания: Мат-лы к науч. конф. 14-16 мая 1980 г. Киров: ВНИИОЗ, 1980. Т. 2. С. 8–9.
26. *Валенцев А.С., Филь В.И.* Соболь Камчатки. Петропавловск-Камчатский: ИПК “Дальпресс”, 2012. 248 с.
27. *Бакеев Н.Н.* Географическая изменчивость соболей и структура населения // Соболь, куницы, харза. М.: Наука, 1973. С. 39–49.
28. *Монахов Г.И.* Репродуктивный процесс в популяциях соболя // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1973. Т. 78. Вып. 6. С. 53–64.
29. *Залекер В.Л.* Материалы по плодовитости соболя в природе // Труды ВНИО. 1953. Вып. 12. С. 119–131.
30. *Залекер В.Л.* Материалы по размножению и возрасту соболей в природе // Труды ВНИО. 1956. Вып. 16. С. 123–144.
31. *Соколов Г.А.* Млекопитающие кедровых лесов Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 256 с.
32. *Валенцев А.С., Дубинин Е.А.* Репродуктивный процесс в популяции камчатского соболя (*Martes zibellina kamtschadalica* Birula, 1918) // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии. Секция: Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: Мат-лы VII междунар. науч.-практич. конф. Иркутск: Изд-во ИГАУ им. А.А. Ежевского, 2018. С. 64–67.
33. *Яблоков А.В.* Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.
34. *Бакеев Н.Н., Синицын А.А.* Основы прогнозирования численности соболя и проблема использования его ресурсов // Методические основы прогнозирования численности и возможностей добычи пушных зверей. Киров: ВНИИОЗ, 1994. С. 5–23.
35. *Смирнов В.С.* Принципы анализа возрастной структуры популяций по выборочным данным // Экология. 1983. № 1. С. 69–76.
36. *Дубинин Е.А., Валенцев А.С.* Демография камчатского соболя *Martes zibellina kamtschadalica* Birula, 1918 // Биологические проблемы Севера: Мат-лы междунар. науч. конф., посвящ. памяти В.Л. Контримавичуса / Отв. ред. Хаменкова Е.В. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2018. С. 294–296.
37. *Соколов Г.А.* Экологические основы управления репродуктивным потенциалом соболя // Рациональное использование ресурсов соболя: Мат-лы III Всеросс. науч.-практич. совещ. Красноярск: Комиссия по соболю ТО РАН, 1992. С. 62–67.