

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ КОПЫТНЫХ В КАВКАЗСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ В 2014–2017 ГОДАХ

В настоящей работе приведены сведения о наиболее важных изменениях в популяциях копытных Кавказского заповедника за период 2014–2017 гг. Период до 2014 г. подробно освещен нами ранее (Трепет, 2014, 2016; Трепет, Ескина, 2011, 2012 а, 2012 б; Трепет и др., 2013).

ЗУБР

Численность и пространственная структура. В Кавказском заповеднике продолжается рост численности популяции зубра. Как видно из рис. 1, к 2017 г. число зубров превысило тысячу особей. По расчетам А.С. Немцева (Зубр на Кавказе, 2003), предельная емкость популяции зубра для экосистем заповедника в конце 1980-х гг. составляла 800–900 особей.

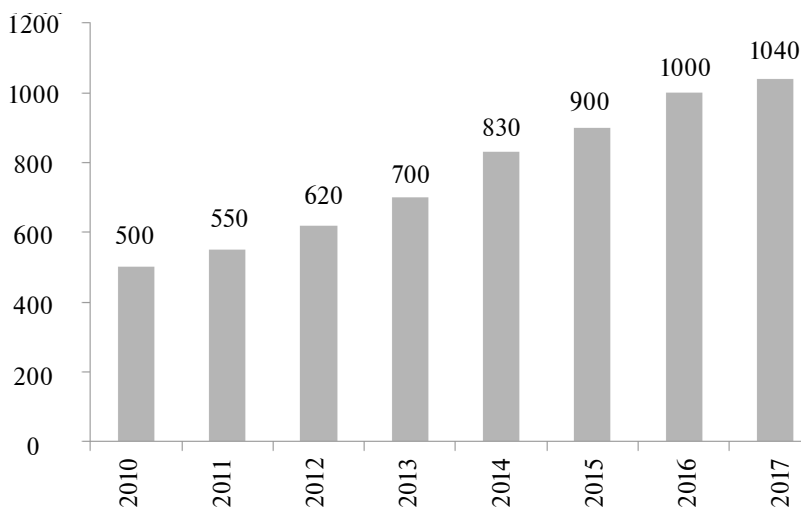


Рис. 1. Динамика численности зубра в Кавказском заповеднике

За последние два десятилетия емкость популяции зубра в пределах заповедника заметно увеличилась за счет формирования новой пространственной структуры (Трепет, 2016), освоения новых зимних и летних местообитаний.

Например, в 2015 г. группа зубров из 45 особей отмечена в пригребневой зоне хребта Кочерга. Появление летом столь крупной группировки зубров на лугах Кочерги зафиксировано впервые, хотя их нахождение в долине реки Ачипста и даже в окрестностях озера Ачипста – не новость. В 2016 г., по-видимому, эта же группа зубров на Кочерге отмечена вновь: среди 49 особей наблюдались 7 сеголеток и 5 годовалых зубров. Зубры здесь освоились и продолжают свое существование, находя условия вполне подходящими. Они зимуют в лесных массивах долины Ачипсты вплоть до самых лавинников. Зубры по долине реки проложили тропы сквозь лавинное мелколесье и ветровальные участки.

Зубры-самцы регулярно отмечаются в верховьях Холодной и на Пастбище Абаго. К сожалению, полноценному освоению этого района мешает многолюдность в летний период и беспокойство, связанное с автомобильным проездом в этот район.

Зубры вновь появились в лесных массивах долины Китайки и правобережья Киши между устьем Китайки и Сенной поляной.

Интересно, что в долине реки Веселой, наоборот, зубры, появившись в 2010 г., больше никогда не регистрировались. Каталки, разбитые там зубрами, быстро заросли. Такая же ситуация наблюдается и в окрестностях озера Западный Хаджибей.

Наблюдается увеличение численности зубров на зимовках в горно-луговом поясе. По данным авиаучета, состоявшегося в феврале 2015 г., на горных лугах зимовало 282 зубра. На массиве Трю-Ятыргварта встречено 8 групп животных общей численностью 84 особи. В 2000-х годах численность зубров здесь в зимний период не превышала 30–35 особей. В верховьях реки Бамбачка и хребте Киноэкспедиции в период авиаучета встречены 10 групп зубров общей численностью 104 особи. Число зимующих зубров достигает здесь 150 особей. Большое количество животных зимовали и на Бурьянистом хребте: 6 групп общей численностью 84 особи.

Таким образом, процесс освоения зубрами местообитаний в заповеднике продолжается. Вопреки ожиданиям, зубры пока не проявляют склонности к расселению за пределы границ локальных группировок внутри заповедника. Зубры в небольшом количестве зимуют в долинах Бугунжи и Сахрая, однако



Рис. 2. Группа зубров на г. Порт-Артур включает 1 самца и 8 самок. Июль 2017 г.

более или менее крупных группировок зубров, постоянно живущих за пределами заповедника, не отмечено.

Половая и возрастная структура. Соотношение полов, наблюдаемое в популяции зубров с конца 2000-х гг., не меняется и соответствует 1:1,2: самок несколько больше, чем самцов. Вероятно, этим и объясняется устойчивая тенденция роста численности популяции на уровне около 10% в год. Однако в последние годы наблюдается снижение в популяции доли сеголетков и годовалых зубрят. По данным учета 2014 г., 14,4% популяции составляли сеголетки (всего в этот год было насчитано 80 (!) зубрят) и 11,3% – зубрята прошлого года. В 2016 г. эти показатели составляли, соответственно, 11% и 9%, а в 2017 – 10,6% и 7,3%. Интересно, что в 2017 г. из 16 групп зубров, идентифицированных по полу и возрасту общей численностью 357 особей, в восьми группах не было ни сеголетков, ни годовалых зубрят (рис. 2).

Вероятно, в популяции зубров происходят демографические изменения, приводящие к сокращению рождаемости и, следовательно, стабилизации численности. Это может происходить за счет того, что уменьшилась доля репродуктивных самок – часть из них перешли в старшие возрастные группы и уже не приносят потомства. При такой высокой численности популяции увеличивается вероятность того, что часть самок просто не будет покрыта самцами. По наблюдениям последних лет, в период гона зубры не образуют крупные брачные скопления, включающие практически всю локальную группировку, а разбиваются на более мелкие группы. Аналогичные процессы наблюдались в конце 1980-х гг., когда численность популяции зубров в заповеднике достигла емкости среды (800–900 особей), и мы можем предполагать, что в настоящее время ситуация повторяется на несколько более высоком уровне емкости (1000–1100 особей).

БЛАГОРОДНЫЙ ОЛЕНЬ

Динамика численности. По данным учета 2017 г., численность ревущих оленей в заповеднике составила 622 особи, а общая численность популяции (при использовании коэффициента 2,74) – 1704 особи. Как видно из рис. 3, это результат тенденции роста численности популяции оленя в заповеднике, наметившейся в начале 2000-х гг. В 2017 г. получены довольно полные данные по численности, по крайней мере, ревущих самцов, в большинстве локальных группировок оленя. Последний раз такие полные данные были получены в 2012 г., однако тогда рекордно большое число оленей также и наблюдалось: и самцов, и самок. В 2013 г. учет по погодным условиям не состоялся вовсе, а в 2016 г. был явно не полным (учтено всего 360 ревущих самцов). Понижение численности популяции, наблюдавшееся в 2009, 2010, 2014 и в 2015 годах, вероятно, было связано с недоучетом тех или иных локальных группировок в популяции оленя. На динамику популяции оленя после 2012 г., кроме того, могло оказать влияние хищничество волка, для которого олень после почти полного повсеместного и скоротечного вымирания кабана в результате эпизоотии АЧС стал основным объектом охоты.

К 2017 г. установился новый баланс в соотношении в системе волк–олень: вероятно, численность волка несколько уменьшилась, поскольку значительно снизилась его общая кормовая база, и именно численность оленя стала определять численность волка в заповеднике (Трепет, Ескина, 2011).

Половую и возрастную структуру популяции оленя по учетным данным оп-ределить удается не всегда. Но в 2015 г. удалось получить на редкость полные

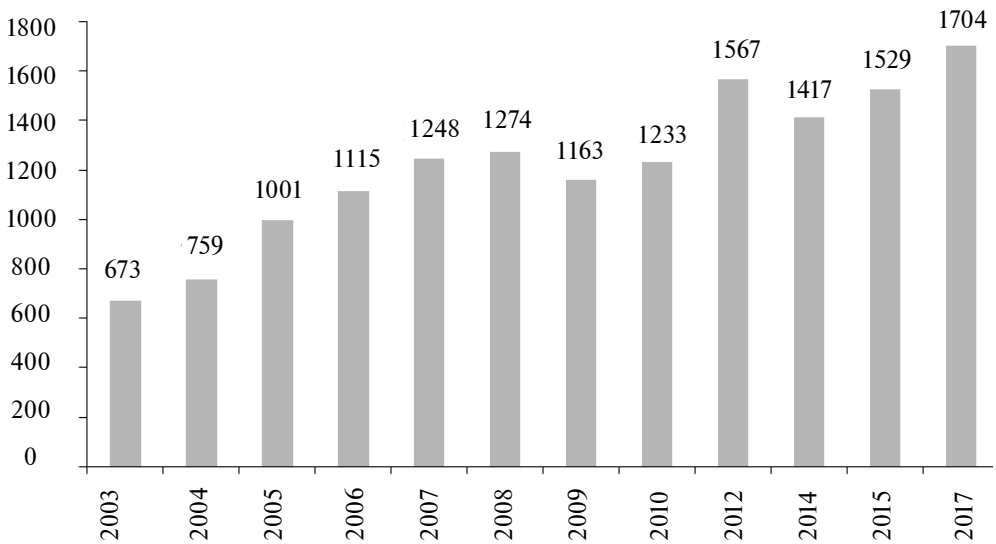


Рис. 3. Динамика численности благородного оленя в заповеднике

данные: наблюдалось 339 ревуших самцов, 450 самок, а всего 926 оленей. С учетом оленей-молчунов (33 особи), соотношение полов в группе визуально обнаруженных оленей составляет 1:1,21 в пользу самок. По-видимому, такое соотношение полов в популяции оленя близко к реальному. Хотя, возможно, преобладание самок характерно лишь для центральных районов заповедника, где обитают относительно многочисленные локальные группировки оленя.

Оленят-сеголетков наблюдали 70 особей, а годовалых оленей-спичаков – 34. Доля этой нерепродуктивной части популяции от всех наблюдаемых оленей составила чуть больше 11%. Однако почти все они учтены всего на двух участках (массиве Трю-Ятыргварта и в долине Умпырки). В группе наблюдаемых оленей этих двух участков доля оленят-сеголетков составила 11,5%, спичаков – 6,8%. По-видимому, этот показатель можно распространить на всю популяцию оленя, поскольку на остальных участках был явный недоучет этой группы оленей.

Среди наблюдаемых оленей-самцов стали встречаться особи с большими ветвистыми рогами, иногда с короной, с 9-ю и более отростками. Это говорит о том, что в возрастной структуре популяции появились «старые» олени. Животные стали доживать до 12–15-и лет и более, что характерно именно для неэксплуатируемых популяций.

Пространственная структура. В изменении локальных группировок происходят две противоположные тенденции. С одной стороны, в рассматриваемый период произошло восстановление нескольких брачных токов оленя, иногда в тех местах, где они не наблюдались последние два десятилетия. Причем, речь идет не о концентрации разрозненных ревунов в определенном районе, а о классическом оленьем токе, где на ограниченном пространстве собираются до нескольких десятков самцов, происходят турнирные бои, где возбуждение оленей достигает крайнего предела, где они настолько агрессивны, что распугивают даже самок и совершенно не боятся людей (рис. 4). В 2014 г. такие олени тока появились на Орлиной поляне, горе Большой Бамбак, отроге горы Грустной.

В 2015 г. сформировались олени тока на северо-восточном отроге Ятыргварта в истоках Армовки и Трю, а также в урочище Мешок. Первый насчитывал



Рис. 4. Турнирный поединок оленей. Отрог горы Грустной. Сентябрь 2014 г.

более 140 особей и включал 32 взрослых оленей-самцов, около 70 самок, 20 сеголетков и 15–20 молодых 2–3-летних оленей; второй объединял не менее 30 самцов и более 50 самок с сеголетками. В 2016 г. олений ток появился в верховьях Глубокой балки на склонах Ахцархвы. Все эти тока наблюдались и в 2017 г.

С другой стороны, в верховьях Малой Лабы и Мзымты, в долинах Ажу и Шахе, в верховьях Уруштена, на хребте Пастбище Абаго локальные группировки оленя постепенно разрушаются. На протяжении последних лет здесь наблюдается минимальная численность оленей-самцов, а самки и молодые особи отсутствуют вовсе. По всей видимости, эти локальные группировки утратили свое самостоятельное значение в метапопуляционной структуре оленя (Трепет, Ескина, 2017), а занимаемые ими участки стали местообитаниями-«приемниками» (sinks) для оленей-самцов, расселяющихся из соседних районов – местообитаний-«источников» (sources) (Pulliam, 1988; Pulliam, Danielson, 1991).

Безусловно, причина такой ситуации – антропогенная деятельность, в том числе на территории самого заповедника. Невозможность восстановления локальной группировки оленя на Пастбище Абаго связана с регулярным автомобильным проездом в этот район, в верховьях Уруштена и Малой Лабы – с растущим числом туристов как в самом заповеднике, так и на прилегающих территориях, где строится горнолыжный курорт, в долине Шахе – со строительством дороги к Бабук-Аулу и вертолетным обслуживанием курорта на Лунной поляне.

Как видно из рис. 5, в 2012 г. соотношение разных по численности локальных группировок оленя (Трепет, Ескина, 2007, 2011, 2017) было близко к

оптимальному (1980-е гг.). Впервые за последние 20 лет появились многочисленные участки, где количество ревущих оленей в период гона превышает 100 особей. Правда, сразу 6 участков имели самый низкий ранг – девятнадцатый (количество ревущих оленей < 14 особей). Однако это положение изменилось к 2015 г. В 2017 г. вновь увеличилось число малочисленных локальных группировок оленя (количество ревущих оленей менее 50 особей), а многочисленные участки перешли в категорию средних по численности (количество ревущих оленей находится в пределах 50–100 особей).

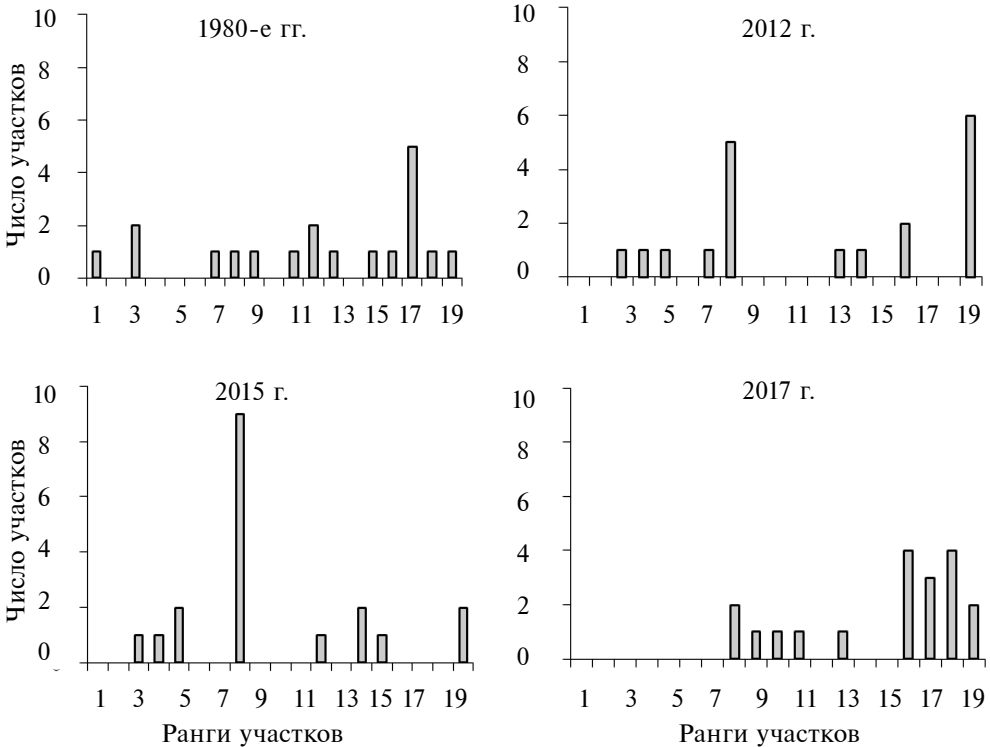


Рис. 5. Соотношение разных по численности локальных группировок благородного оленя

Таким образом, все это говорит о том, что положительные изменения в популяции оленя затронули не весь ареал, а лишь часть локальных группировок, занимающих центральные наиболее труднодоступные районы Кавказского заповедника: массивы Джуга, Алоус, Аспидный, Трю-Ятыргварта. Эти же локальные группировки оленя определяли динамику популяции на протяжении всей 90-летней истории заповедника (Трепет, Ескина, 2011). Локальные группировки оленя, занимающие периферийные районы заповедника, наоборот, продолжают разрушаться.

КАБАН

Встреча кабанов стала редкостью за последние четыре года не только в сопредельных с Кавказским заповедником лесных массивах, но и на территории самого заповедника. Связано это с распространением эпизоотии африканской

чумы свиней, начавшейся в 2012 году. Прежде обычные и многочисленные животные, населяющие все леса Западного Кавказа, практически полностью исчезли уже к 2013 году. Не помогли ни их высокая плодовитость, ни комплекс ветеринарных мероприятий, направленных на ограничение распространения инфекции, ни отстрел кабанов в охотничьих угодьях с целью снижения плотности.

Тем не менее наблюдения 2015–2017 гг. показывают, что кабаны постепенно восстанавливаются в заповеднике и его окрестностях. Происходит это неравномерно. В тех районах, где наблюдается восстановление кабана, численность еще остается слишком низкой для ее оценки методом зимнего маршрутного учета, поэтому мы использовали данные фотомониторинга сети камер фото- и видеонаблюдения, а также опросные данные инспекторов охраны заповедника и охотоведов охотничьих хозяйств.

Очевидные признаки восстановления группировки кабана имеются в восточной части Кавказского заповедника: в Умпырской котловине, в нижней части долины Уруштена, в долинах Армовки, Трю. Об этом свидетельствуют многочисленные лежки, купалки, порою кабанов. Кабаны стали регулярно попадаться в камеры фотоловушек. Появление кабана именно в Восточном отделе может быть связано с тем, что, во-первых, эпизоотия АЧС почти не затронула сопредельные с этой частью заповедника районы Карачаево-Черкесии; во-вторых, на границе с заповедником функционирует Соленовское охотничье хозяйство, активно занимающееся восстановлением кабана на своей территории. Это, конечно, благоприятно сказывается и на ситуации с кабаном в заповеднике.

При обследовании долины Умпырки, предпринятом в январе 2016 г., на склоне Сергиевого Гая в одном месте были разбиты сразу десять купалок, еще с десятков были обнаружены в пойме Малой Лабы, и столько же на склоне Ахцархвы. Тропа вдоль Лабы начиная от Ачипсты на протяжении двух километров была взрыта кабанями. Согласно экспертной оценке общая численность кабана в Умпырской котловине может достигать 40 особей. Еще столько же кабана может быть в нижнем течении Уруштена, где на снимках фотоловушек отмечаются гурты, включающие по 16–18 особей. Совокупная же численность кабана в Восточном отделе Кавказского заповедника может достигать 100–120 особей.

В Южном отделе заповедника – в долинах Мзымты, Ачипсе, Пслуха – кабаны также стали регулярно отмечаться наблюдателями и туристами. Численность кабана в этом районе нами оценивается также в несколько десятков особей, возможно, около 100 особей. Следует также сказать, что кабаны хорошо себя чувствуют и в вольерном комплексе заповедника на кордоне Лаура. В период первой вспышки АЧС в 2012 г. все они вымерли в один день.

В Западном отделе Кавказского заповедника, в долине Шахе кабаны появились в небольшом числе в районе урочища Шахе-Гузай. Небольшой гурт – 6–8 разновозрастных зверей кормился под каштанами 04 октября 2016 года. Следы небольших гуртов по 4–5 особей, среди которых было по 2–3 сеголетка, отмечены по реке Ажу. Дикие кабаны (три гурта общим числом 15–20 особей) отмечены на учете оленя в конце сентября на территории бывшего Сочинского заказника в долине реки Бзных, урочищах Три дуба и Кокорино.

В Северном отделе заповедника ситуация иная. Восстановление кабана здесь происходит медленнее. Вероятно, это связано с тем, что здесь был основной

очаг распространения вируса АЧС. Тем не менее если в 2015 г. в долине Киши были встречены лишь единичные следы кабана, то через год, в декабре 2016 г., были отмечены несколько действующих кабаньих купалок, многочисленные следы жизнедеятельности животных, а также сами кабаны разного возраста. Наиболее высокая частота встреч кабана была на склонах хребта Сосняки к рекам Киша и Шиша. Это всегда были традиционные местообитания кабана, и здесь наблюдались наиболее высокие показатели плотности популяции кабана. В окрестностях Гузерипля все еще очень редки.

Что касается данных о распространении кабана за пределами заповедника, мы располагаем информацией по окрестностям пос. Мезмай. 21 мая 2016 г. по дороге на КПП Лагонаки встречены 2 гурта кабанов: 2 самки с молодым потомством этого года. Восемь поросят вместе с самками перебежали автотрассу чуть ниже пещеры Нежная и далее двинулись по обочине, всем своим видом показывая, что ситуация для них обычная. Животные не испугались машин, среди которых был автобус с туристами, и продолжили свой путь вдоль дороги. Общая численность кабана в долине Курджипса нами оценивается в 50–60 особей.

Таким образом, совокупная численность популяции кабана в Кавказском заповеднике и сопредельных с ним лесных массивах может достигать 300 особей. Это примерно в 7 раз меньше численности кабана в период до распространения эпизоотии АЧС.

Сохранение кабана в Кавказском заповеднике крайне важно не только само по себе – кабан всегда был непременным элементом горнолесных экосистем, важнейшей частью пищевой сети. Теперь это стало важно и для программы реинтродукции переднеазиатского леопарда в экосистемах Западного Кавказа. Исследования показывают, что кабан уже является жертвой для выпущенных в июле 2016 г. на территории заповедника леопардов: в июле 2016 г. кабан стал жертвой самки Виктории, Кили же в течение зимы 2016–2017 гг. добыл 3-х кабанов. По-видимому, роль кабана в питании крупных хищников – леопарда и волка – с ростом численности популяции будет возрастать.

ЗАПАДНОКАВКАЗСКИЙ ТУР

Динамика численности и плотность. В 2017 г. численность популяции тура в заповеднике составила 3177 особей. Как видно из рисунка 6, в заповеднике продолжается рост численности тура, который наметился в начале 2000-х годов. Численность популяции тура постепенно приближается к уровню 1980-х гг. Из всех копытных, обитающих в заповеднике, туры из-за своей биотопической приуроченности наименее чувствительны к фактору беспокойства со стороны человека (Трепет и др., 2013). В последние годы браконьерская добыча тура на территории заповедника – основная причина смертности популяции тура в 1990-е гг. (Данилкин, 2005, Бибина, 2008) – практически прекратилась.

Пространственная структура популяции тура в заповеднике включает 14 более или менее изолированных локальных группировок. Вклад каждой группировки в общую динамику численности популяции можно оценить, сравнив их плотность с учетом разной площади участков обитания. В табл. 1 показана плотность локальных группировок в 2014–2017 гг. в сравнении с периодом 1971–1987 гг., когда минимальное вмешательство человека сочеталось с высоким качеством охраны территории (Трепет и др., 2013). Как видно из табл. 1, группировки с максимальной и минимальной плотностью оказались одина-

ковы — это массивы Абаго-Атамажи и Цахвоа: первая группировка занимает наиболее благоприятное место обитания, вторая — наименее благоприятное.

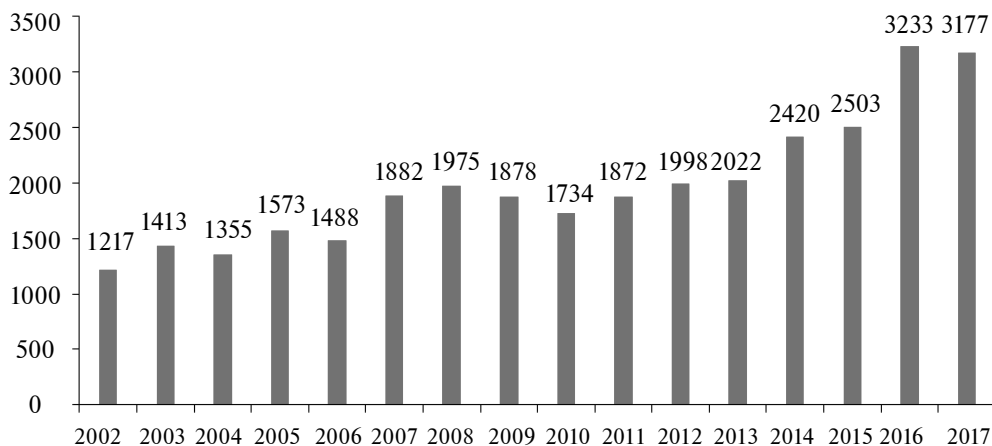


Рис. 6. Динамика численности тура в Кавказском заповеднике

Изменилось соотношение между числом группировок с высокой (выше 100 особей/1000 га), средней (от 50 до 100 особей/1000 га) и низкой (менее 50 особей/1000 га) плотностью. В 1971–1987 гг. это соотношение было 3:4:7, а в 2014–2017 гг. стало 1:4:9. Из трех группировок с высокой плотностью к настоящему времени осталась только одна. Важно также отметить, что две группировки со средней плотностью (массивы Чугуш и Аишха), возможно, в ближайшее время перейдут в группу участков с низкой плотностью, так как расположены вдоль южной границы заповедника под прессом разрастающихся объектов туристической инфраструктуры в окрестностях Красной Поляны.

Таблица 1

Средняя плотность локальных группировок тура

Локальная группировка	Средняя плотность в 2014–2017 гг., особей/1000 га	Локальная группировка	Средняя плотность в 1971–1987 гг., особей/1000 га
Абаго-Атамажи	131	Абаго-Атамажи	174
Чугуш	60	Алоус	116
Джемарук	52	Джуга-Бамбаки	102
Тыбга	51	Чугуш	74
Аишха	50	Тыбга	73
Алоус	47	Джемарук	63
Джуга-Бамбаки	47	Уруштен	53
Трю-Ятыргварта	43	Трю-Ятыргварта	47
Ассара	36	Ассара	42
Дамхурц	34	Магишо-Луган	36
Магишо-Луган	28	Псеашха	28

Псеашха	27	Дамхурц	27
Уруштен	14	Аишха	26
Цахвоа	3	Цахвоа	7

Изменения в поведении. Известно, что туры, в отличие, например, от благородного оленя, или серны, или даже зубра, быстро привыкают к постоянному присутствию человека и охотно посещают альплагеря, пограничные заставы, туристические стоянки, расположенные в альпийской зоне. Животных сюда привлекает главным образом соль, чаще всего специально оставленная людьми. Интересно, что в Кавказском заповеднике даже в периоды массового туристического использования в XX веке такие случаи не наблюдались, поскольку стоянок в альпийской зоне просто не было. В 2013 г. такое поведение туров впервые на территории заповедника отмечено в окрестностях озера Безмолвия, а в 2015 г. – в районе горы Псеашха у перевала Строителей. Связано это, безусловно, с массовостью посещения этих мест туристами.

Несмотря на кажущуюся безобидность этого феномена – это прямое нарушение этологической структуры популяции тура. Одним из возможных последствий этого является изменение естественных, исторически сложившихся мест пастбы и солонцевания. Это, в свою очередь, повышает уязвимость животных к волку, т.к. места концентрации туров около туристических стоянок часто не имеют необходимых защитных укрытий поблизости, и туры становятся здесь легкой добычей. Кроме того, при таком тесном контакте с человеком увеличивается вероятность переноса различных заболеваний.



Рис. 7. Туры на туристической стоянке в окрестностях озера Безмолвия (фото Е. Плешкова)

КАВКАЗСКАЯ СЕРНА

В 2017 г. численность популяции серны составила 1157 особей. Как видно из рис. 8, численность серны в заповеднике с начала 2000-х гг. выросла в 1,5 раза и стабилизировалась на уровне около 1200 особей. Характер графика, по сравнению с динамикой численности туров, объясняется большей погрешностью при учете серны: во-первых, часть популяции постоянно обитает в лесной зоне и практически полностью выпадает из данных учета и, во-вторых, время для учета — июль, более благоприятно для учета тура, тогда как серна в это время года держится небольшими разрозненными группами и их идентификация затруднена.

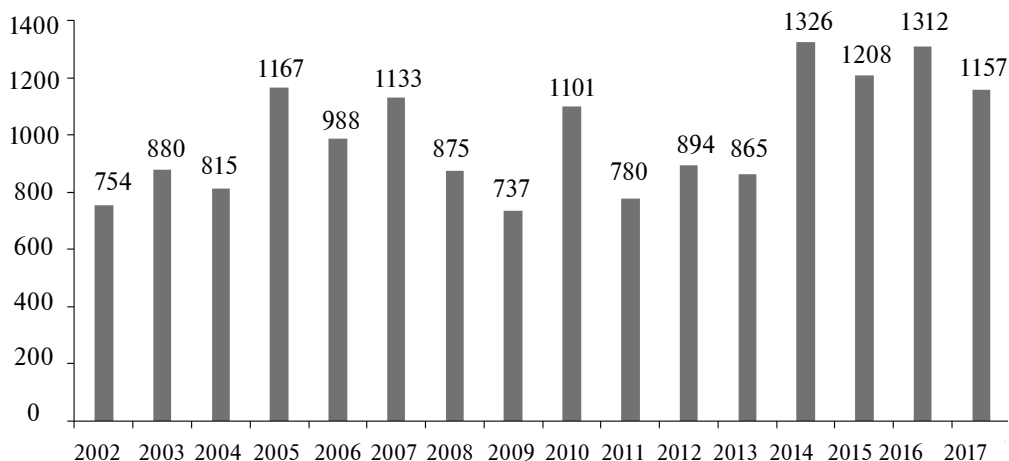


Рис. 8. Динамика численности серны в Кавказском заповеднике

Сравнение плотности локальных группировок серны в 2014–2017 гг. и в 1971–1987 гг. показано в табл. 2. Здесь так же, как и у тура, группировки с максимальной и минимальной плотностью оказались те же — массивы Абаго-Атамажи и Цахвоа.

Таблица 2

Средняя плотность локальных группировок серны

Локальная группировка	Средняя плотность в 2014–2017 гг., особей/1000 га	Локальная группировка	Средняя плотность в 1971–1987 гг., особей/1000 га
Абаго-Атамажи	75	Абаго-Атамажи	60
Тыбга	43	Алоус	53
Джемарук	29	Магишо-Луган	31
Джуга-Бамбаки	23	Ассара	30
Уруштен	20	Джуга-Бамбаки	25
Чура	17	Чура	23
Алоус	16	Трю-Ятыргварта	20
Оштен	15	Джемарук	17
Чугуш	13	Тыбга	17

Ассара	10	Чугуш	16
Магишо-Луган	9	Оштен	16
Аишха	8	Дамхурц	9
Трю-Ятыргварта	7	Уруштен	7
Псеашха	6	Аишха	4
Дамхурц	5	Псеашха	3
Цахвоа	1	Цахвоа	3

Состав популяции. В начале 2000-х гг., когда наблюдался активный рост численности, доля сеголетков в популяции серны составляла в среднем около 20%. В 2014–2017 гг. доля сеголетков варьировала от 9,4% до 14,1% и в среднем составляла 11,6%. По данным А.В. Дубеня (1985), уровень сеголетков более 20% свидетельствует о росте численности популяции, 16–19% – о ее стабильном состоянии, менее 15% – о неблагоприятии популяции. Вероятно, численность популяции серны в Кавказском заповеднике достигла своей емкости, существенно снизившейся по сравнению с 1980-ми гг., и в ближайшие годы сохранится на уровне 1200–1300 особей.

Заключение

Изменение численности и структуры популяций копытных Кавказского заповедника происходит по-разному. Численность зубра в пределах заповедника, вероятно, близка к емкости среды, но в то же время процесс освоения новых местообитаний продолжается. Группировки оленя, обитающие в центральных районах заповедника, продолжают активно восстанавливаться; расположенные же на периферии, наоборот, разрушаются. Популяция тура продолжает расти, и эта тенденция, скорее всего, сохранится в ближайшие годы. Популяция серны, вероятно, достигла своей емкости: ее численность в последние годы стабильна. Наблюдается процесс восстановления популяции кабана.

ЛИТЕРАТУРА

- Бибина К. В. Состояние популяций тура (*Capra caucasica*) и серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 18. Майкоп: ООО «Качество», 2008. С. 129–135.
- Данилкин А. А. Полорогие (Vovidae). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 550 с.
- Дубень А. В. Численность и структура популяции серн во взаимосвязи с некоторыми экологическими факторами // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов н/Д, 1985. С. 31–49.
- Трепет С. А., 2014. Копытные Северо-Западного Кавказа: современное состояние и механизмы устойчивости популяций. Краснодар: Кубанское книжное издательство (издатель И.А. Богров), 2014. 152 с.
- Трепет С. А. Зубр в Кавказском заповеднике. Майкоп: ООО «Качество», 2016. 152 с.
- Трепет С. А., Ескина Т. Г. К вопросу о механизме изменения численности популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) на Северо-Западном Кавказе // Экология. 2007. № 4. С. 283–292.
- Трепет С. А., Ескина Т. Г. Влияние средовых факторов на динамику численности и пространственную структуру популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) в Кавказском заповеднике // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 6. С. 1–13.
- Трепет С. А., Ескина Т. Г. Влияние факторов среды на динамику численности и пространственную структуру популяции серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Зоол. журн. 2012 а. Т. 91, № 9. С. 1–10.

Трепет С.А., Ескина Т.Г. Механизмы устойчивости популяций благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) и горного зубра (*Bison bonasus montanus*) на Северо-Западном Кавказе // Зоол. журн. 2012 б. Т. 91. № 1. С. 1–8.

Трепет С.А., Ескина Т.Г. Особенности современной динамики популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) в Кавказском заповеднике // Зоол. журн. 2017. Т. 92. № 1. С. 17.

Трепет С.А., Ескина Т.Г., Бибина К.В. Влияние факторов среды на динамику численности и пространственную структуру популяции тура (*Capra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Зоол. журн. 2013. Т. 91, № 9. С. 1–10.

Pulliam H. R. Sources, sinks, and population regulation // American Naturalist. 1988. V. 132. P. 652–661.

Pulliam H. R., Danielson B. J. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics // Am. Nat. 1991. V. 137. P. 50–66.