

# SEA OTTER (*ENHYDRA LUTRIS*) MORTALITY IN THE COMMANDER ISLANDS

## STUDY IN CONJUNCTION WITH POPULATION MONITORING

©2002. D.A. Ryazanov<sup>1</sup>, V.V. Vertyankin<sup>2</sup>, V.S. Nikulin<sup>2</sup>, V.V. Fomin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Kamchatka institute of ecology and environmental management, Far East Division, Russian Academy of sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky 683021, Russia

<sup>2</sup>North-Eastern Fisheries Management Authority "Sevvostrybvod", Petropavlovsk-Kamchatsky, 683049, Russia

*From Zoologicheskii Zhurnal 81 (8):999-1007.*

*Translated from the original Russian language into English by Marina Bell, Anchorage, Alaska  
([marina@ak.net](mailto:marina@ak.net)) Phone: (907) 562-6922*

Sea otter carcasses were collected in Commander Islands from January 1984 to July 1991 (1871 carcasses on Bering Island and 179 on Medny Island). The number, spatial distribution, age and sex composition, their seasonal and annual fluctuations were analyzed. The maximum mortality occurred in the winter-spring period. The abundance and composition of carcasses in each area of the coast depended on the local concentration of living animals, sea currents and wind directions. Within a year, the number of finds correlated positively with the frequency and intensity of storms. Meanwhile from year to year, the effect of changing weather conditions on mortality appeared weak. Information from sea otter carcasses collected over many years allows one to describe annual demographic situations and determine stages and trends of population development. The history of restoring the sea otter population in the Commander Islands is briefly reviewed. Developmental phases of the Bering Island subpopulation are characterized by increasing abundance predominantly at the expense of immigrants (mostly males) from Medny Island and by subsequent predominance of reproduction over immigration. Stabilization of the sex and age structure of both parts of the population is likely to occur in the near future. An increase in mortality, particularly among males, accompanied the changes in the developmental phases.

Sea otters (*Enhydra lutris* L.) are a keystone species in North Pacific coastal ecosystems. The trophic effect of its growing abundance causes considerable structural changes to benthic communities. Developing a strategy to preserve the balance and specific biodiversity of ecosystems that contain sea otters requires understanding of self-regulating population mechanisms of this predator. Monitoring of communities and their elements is feasible only in conjunction with population monitoring of key regulator species.

It's been demonstrated for a number of marine mammal species (Woodhous, 1991) that animal carcasses may be used as an indicator of seasonal population changes, habitat conditions, and birth and mortality rates. It has also been proven (Bodkin, Jameson, 1991) that the abundance and allocation of marine bird and mammal carcasses on the shore depend on the abundance of live animals and their distribution relative to the study area and to zones where modifying factors (primarily winds and currents) are active. The quoted authors believed that with systematic coastal surveys, information collected from discovered animal carcasses will be adequate to calculate a relative mortality index which

could be used to identify long term trends in population dynamics, and sex and age structure of populations. Kenyon (1969) and Ryazanov (1990) had a similar point of view.

Using data from sea otter remains collected over several years in Commander Islands, we have attempted to describe changes in mortality that occurred in the area and then use that information to analyze population dynamics.

## MATERIALS AND METHODS

Sea otter carcasses were collected on Bering Island throughout the year, and on Medny Island in the spring and summer months. In each case the location, date and condition of the remains were recorded; an upper canine tooth was extracted to determine the age of the animal (Ryazanov, Klevezal, 1991). If the remains were badly damaged, the sex of the animal was determined by the width of the upper canines (Maminov, 1978) or by the shape of the hip bones (Morejohn et al., 1975). Data from 1,930 carcasses were collected on Bering Island between January 1984 and July 1991. For each annual cycle beginning with 1986, age and sex composition of the total annual carcass yield was determined. August 1 was chosen as the starting point of the annual mortality cycle, because mortality was at its lowest in the summer, and most of the carcasses remaining on the shore after the winter would have been picked up by then. Of the carcasses collected on Medny Island, only 179 had their sex and age identified. The data was also used to estimate spatial distribution.

**Figure 1.** Wind index dynamics (*a*): 1 – total (left vertical axis), 2 – winds with speeds over 10 m/sec. (right vertical axis). The Nikolskoye aerological station data. Wind rose (*b*) – distribution of the sum-total wind index by compass points for the last three annual mortality cycles (June-September months are excluded from the calculations).

The number of carcasses found each month beginning with March 1988 was correlated against weather conditions provided by the Nikolskoye meteorological station. The station measured wind speed and direction four times a day (i. e. every 6 hours). Wind speed was ranked by intervals 0-4, 5-9, 10-14, 15-19, 20 and more meters per second. Then the Wind Index was calculated (both total and for winds over 10 meters per second) according to the following formula:

$$Iw = \sum (vn)/d$$

Where  $v$  is the median class speed,  $n$  stands for the number of observations of wind of this class in a month,  $d$  is the number of days in the month.

To evaluate the effect of wind on the spatial distribution of carcasses, the total wind index constituent for each of the eight main compass points was calculated.

## RESULTS

### *Distribution and age and sex composition of dead sea otters on Bering Island*

The largest number of sea otter carcasses was found in the winter and spring of each year, particularly in February-April. The abundance of finds showed positive correlation with the frequency and intensity of storms (Figure 1, 2). During particularly cold and snowy periods, there was a delay in discovering the carcasses, since some of the dead animals would be buried in the hummocks or under the snow and would be found later following a thaw. Such delays were particularly pronounced in 1985 and 1989.

The curve representing changes in the abundance of sea otter carcasses collected over the entire study period shows two major peaks - in 1984/1985 and 1990/1991. During the 1984/1985 season, 236 carcasses were found. The following season (1985/1986), the number went down to 114. It remained below 200 for the three following seasons - at 190, 133 and 134 respectively. In 1989/1990, the number of finds grew to 319 and then, in the 1990/1991 - to 804 (Figure 2).

**Figure 2.** Carcass discovery dynamics on Bering Island  
Vertical axis: Number of finds in 1 month/  
Horizontal axis: Month and year

Figure 3 shows the age and sex composition of the dead animals collected in each of the last five seasons. Inter-annual differences in age and sex distribution are statistically significant in most cases (see table). The predominance of males over females among adult animals is evident in all five age pyramids, but their proportion varied from year to year. From 1986/1987 to 1988/1989 the share of females grew, as did the proportion of older age groups of both sexes. In 1989/1990 the proportion of older age groups dropped while the share of females stopped increasing. In the 1990/1991 season when the total number of carcasses was at its highest the share of males in mature sea otter group sharply increased again largely due to the increase in the number of animals at the peak of their reproductive lives. We do not have full data of the sex and age composition of the animals that died during the other high mortality season of 1984/1985, but we know that adult male predominance was not as pronounced at that time (Vertyanin et al., 1986). Data obtained from 60 carcasses whose age at death was determined (unpublished data by T.V. Ryazanova) showed the peak age that season to be 6 to 8 years.

**Figure 3.** Age and sex composition of sea otters that died during annual cycles of: *a* – 1986/1987, *б* – 1987/1988, *в* -1988/1989, *г* – 1989/1990, *д* – 1990/1991. The length of the rectangle reflects its share of the total sample size.

The relative abundance of the younger age group differed from year to year, apparently in connection with birth rates, while the proportion of males and females in it did not change significantly, remaining at about 50%. The share of 2-4 year old animals (puberty age in sea otters) (Maminov, 1979; Antrim, Cornell, 1980; Masayuki et al., 1988) was so small among the dead animals found in 1986/1987 and 1987/1988 that the age pyramids for those years show it as a very narrow band. In the following seasons, the share of this age group grew at the expense of males exclusively. In 1989/1990 the narrow band moved to the next older age group, and in the last season of high mortality, it disappeared

altogether. During the entire period of study most carcasses were found on the northern and eastern coasts of the island, as well as in the northern section of the western coast. Carcass numbers were consistently low over the years in Areas 9 and 10 (Figure 4). The abundance and composition of remains in different areas of the coast changed from year to year (Figure 5). During the high mortality season of 1984/1985 most carcasses were found on the eastern coast and near the northwestern haulout site (Area 1). There were particularly many dead animals on male haulout sites of Cape Tolsty (Area 8).

Comparison of dead otter sex and age distributions on Bering Island in different years.

Time period under comparison	$\lambda^1$	Significance level
1986/87 – 1989/88	2.39	$p < 0.001$
1987/88 – 1988/89	1.44	$p < 0.01$
1988/89 – 1989/90	0.82	$p > 0.05$
1989/90 – 1990/91	2.72	$p < 0.001$
1986/87 – 1990/91	3.26	$p < 0.001$

In the two following years, the finds were distributed throughout the coastal areas more evenly, but the majority of carcasses still occurred on the eastern coast. Beginning with the 1987/1988 season, the number of remains showing up in the northern part of the island started growing. Though up to 1988/1989, a considerable abundance of finds near the haulout site on Cape Tolstoy persisted, the share of northern haulout (area 3) discoveries rapidly increased. When in the last two years the overall quantity of collected remains began growing, a greater part of them came from the northwestern haulout site. Just like in the 1984/1985 season, most carcasses were those of adult males.

To establish connections between territorial distribution of remains and specifics of winds and currents for all three coasts with different geographic exposure, total wind index was correlated against the number of carcass found each month. It turned out that the abundance of finds was positively correlated with the winds, which in conjunction with currents, created a resultant force directed towards the coast and negatively correlated with those that caused the remains to be washed off the beach and carried away by high tide (Figure 4).

**Figure 4.** Diagram of the main currents near Bering Island (after Leonov, 1960) and correlation of winds with the abundance of carcasses found on the western, northern and eastern coasts of the island. Vector length in circular diagrams represents the value of the correlation coefficient of the total index of winds of this direction with abundance of finds. A dotted line represents negative values. The radius of the circumference corresponds to  $r = |0.5|$ . The numbers define different areas of the coast.

These connections can be seen clearly for the northern and, particularly, for the eastern coasts. On the western coast the picture is somewhat controversial: an “onshore” westerly wind shows a weak negative correlation with the number of carcasses found, while the side northerly and southerly winds a weak positive correlation. The reason for such

<sup>1</sup> The Kolmogorov-Smirnov criterion

differences lies in the fact that Bering Island's western coast is in the lee of the main currents (Figure 4). Weaker reversely directed currents are known to form in such places due to the turbulence effect. Bering Sea pilot charts (1969), indeed, indicate the presence of such northward directed currents near the western coast of Bering Island. When "onshore" storm winds blow, wave action forces sea otters to seek shelter in more protected areas of the coast or swim away from the shore into the sea. In the latter case carcasses of dead animals would be carried by the main current into the ocean. With a side wind blowing, animals would find shelter near the shore where they would haul out, protected from the wind by the capes. Consequently, they would die either on shore or near the shore where their carcasses would be picked up by the secondary current.

Therefore the abundance of sea otter remains on Bering Island's coasts and stability of their distribution are indeed linked to the effect of winds and currents. But comparison of predominant wind directions (wind rose)(Figure 1) for the three last seasons showed that interannual differences in wind index distribution by horizon points were not significant, unlike changes in the abundance and composition of the remains, as well as their distribution on the coasts. Thus, the wind index distribution in the 1989/1990 season differed more (but statistically not significantly) from those of adjacent seasons. At the same time the age and sex composition of the sea otters whose carcasses were found in the preceding season was statistically not significantly different, while that of those found in the following season was reliably different (see table). Contrariwise, the distribution of finds through the areas of the coast differed more in the preceding season, and was similar in the following one. One can conclude that changes in remains distribution along the coast were linked to changes in the spatial structure of the population, while significant changes in the distribution of finds by age and sex groups reflected the changes in natural mortality. Apparently, interannual changes in the effect of meteorological and hydrological factors did not affect in any significant way the composition of material collected in different years, while the actual number of carcasses did depend on the weather conditions.

#### *Finds on Medny Island*

As has been mentioned before, remains were collected on Medny Island only during spring and summer. Therefore, we limited our research to the study of spatial distribution of the carcasses and sex and age composition of the dead animals. Since the sex and age composition of animals who died during each year between 1986 and 1990 showed no significant differences, and the sample area was rather small (Ryazanov, 1990), we decided to consolidate the data for the entire period.

Most carcasses were found on the Bering Sea shore and on the southeastern tip of the Island (Figure 6a, 6б, areas 3-7). The same areas yielded the highest number of cubs of the year. (Figure 6в).

**Figure 5.** Distribution of sea otter carcasses by coastal areas on Bering Island: for each coastal area the first and second columns represent males and females over one year of age; the third column is cubs of the year. The vertical access shows the percentage of the

total number of finds for the annual mortality cycle.
Horizontal axis: Areas of the coast.

Compared to Bering Island, the share of the youngest age group among the finds on Medny Island was typically very high. Animals of puberty age were few just like on Bering Island. The narrow band (Figure 6*б*) can be seen in the age pyramid for 1990/1991 as well. Females were persistently predominant among the remains of adult animals over the entire 1986-1990 period. In 1990/1991, the ratio changed drastically (Figure 6*б*). It is possible, that during that particular annual cycle there was increased mortality in both sex groups, and the overall number of carcasses found on Medny island was the same as in the previous years simply because the island was surveyed and searched only once during that annual period.

<p><b>Figure 6.</b> Distribution of finds (<i>б</i>) - see the legend for Figure 5, (<i>б</i>) age and sex composition of dead sea otters by coastal areas of Medny Island (<i>а</i>).</p>
--

## DISCUSSION

Seasonal changes in sea otter mortality recorded in Commander Islands are typical for most of northern populations of the species. The sole winter-spring peak in mortality was also observed in the Kuril Islands (Shitikov, 1973), in Kamchatka (Bednikh et al., 1986) and in the Aleutians (Kenyon, 1969).

In northern populations where most young are born in spring (Barabash-Nokoforov et al., 1968; Kenyon, 1969), the cubs usually reach the critical for survival age of independence during the winter-spring season. Although this age is strictly individual (Garshelis, Garshelis, 1987), one peak in mortality is typical. The positive link between sea otter mortality during winter-spring season (with storm frequency and intensity described above) is also evident in the California population (Morejohn et al., 1975) and in the Aleutian Islands (Kenyon, 1969).

During the study period, over one half of all sea otters concentrated around the northern part of Bering Island (Vertyanin et al., 1990) while most of the others kept near the eastern coast, i. e. in areas regularly surveyed for carcasses. Those are also the areas exposed to the cumulative effect of dominant winds and currents. Consequently, that gives us firm ground to presume that the age and sex structure of collected remains was not significantly affected by modifying factors. Changes in the spatial distribution of both total finds and specific age-and-sex groups were evidently linked to changes in the spatial structure of the population. Therefore, sea otter remains found on the coast provide a sufficiently representative source of information reflecting not only long-term population trends (Bodkin, Jameson, 1991), but annual fluctuations caused by contemporaneous demographic processes.

The following is a brief history of the Commander Islands population. At the turn of the twentieth century following decades of indiscriminate harvests, only a very small population of sea otters remained near Medny Island. Later, due to the species' protected status and resulting population growth, the otters spread through all near-shore waters around Medny Island, and by the end of 1960s, signs of overpopulation appeared in the area (Marakov, 1975; Khromovskaya, Marakov, 1972). The spreading otter population re-colonized Bering Island where the first winter haulout was recorded in 1971/1972 (Mymrin et al., 1972). That was the beginning of the contemporary Bering population group, which according to Burdin (1988) belongs to a single Commander Islands sea otter population.

Re-colonization of the island started with the areas closest to Medny Island and proceeded northwards. By 1983, the otters were found throughout the entire island (Vertyanin et al., 1990). At that time, changes in the coastal ecosystems became apparent. In particular, the biomass and size of sea urchins (*Strongylocentrotus polyacanthus*) decreased under trophic pressure from the predator, while the proliferation and biomass of brown algae increased (Oshurkov et al., 1989, 1991; Bazhin, 1990). Only the area near the port and village of Nikolskoye in the northwestern part of the island remained relatively intact until 1986. At the time, the highest numbers of sea otters concentrated along the eastern coast (Sevostyanov, Burdin, 1987).

In sea otters, adult males are known to occupy peripheral areas of the population range. They are also the ones to explore and occupy new areas (Garshelia et al., 1984; Jameson, 1989). Thus, during the initial stage of population growth on Bering Island through territorial expansion, males predominated in the population. Gradually, with the increase of the role of reproduction, the subpopulation began functioning as a self-reproducing system dependent on the condition of the ecosystem (Golubets, 1987) attaining homeostasis through structural changes regulated by birthrate and mortality (Victoroc, 1975).

Prior to 1985, despite the fact that all the waters around Bering Island had been occupied, the shaping of the population's spatial structure was far from over. The relative density of males reflected in their mortality (Figure 5) was extremely high both in area of initial colonization closest to Medny Island, and in the farthest point from it. Evidently, population growth through immigration had played a significant part up to that moment. Later the relative abundance of males on the western coast gradually decreased, while the most significant changes occurred at the island's northern shores. The same tendency can be observed in all areas – males predominate at first with the numbers of females and cubs of the year beginning to grow later. The slight discrepancies in areas 11 and 12 (Figure 5) can be explained by the fact that at the time we began our research, occupation of those segments had just been completed.

Such developmental sequence is typical for colonization of new territories by a growing sea otter population with stable sex-specific groups forming in areas that are already occupied (Riedman, Estes, 1990). The northwestern part of Bering Island was the last

area where the shaping of the spatial and social structure of the Bering subpopulation was completed.

Abundance of resident females has been shown to regulate the density and migratory activity of males in other species of mammals (Galloway, Boonstra, 1989; Galindo, Krebs, 1987). Apparently, that is true for sea otters as well, since accumulation of resident females in any area indicates emergence of population structure which is typical for peripheral areas of the species' range. Therefore, high mortality in males during the 1984/1985 season with consistent reduction of their numbers in areas of Bering Island initial colonization was caused by the emergence of spatial and social structure and ensuing territorialism that prevented any further immigration. From that moment, self-reproduction apparently became dominant.

Concurrently with redistribution of the Bering subpopulation during the period when its social and spatial structure took shape, mortality rates got stabilized with increasing elimination of animals from older age groups until 1988/1989. The latter circumstance testifies to the decreasing average age of the population segment participating in reproduction. Perhaps that in turn led to a drop in specific birth rate similar to what Monkhov (1974) observed in a sable population. A simultaneous increase in the share of females among the carcasses was probably linked to population stabilization within the emerged population structure. At that time "redundant" males still had the opportunity to migrate to the remaining peripheral areas at the northwestern extremity of the island.

Changes in the structure of the remains in the following years show that the age and sex composition of the entire Bering subpopulation of sea otters was approaching the state of equilibrium. According to Kenyon (1969), the male to female ratio in the reproductive part of a stable population is 1 : 3. Beginning with 1988/1989, the removal of "redundant" males on Bering Island proceeded not only through direct elimination of males of reproductive age, but also through "advance" elimination, i. e. increased mortality of immature males. The disproportion of sexes in the mortality rate of this age group grew from year to year. The process continued even during the 1990/1991 season of overall high mortality when elimination of males of reproductive age jumped again. That was the time when population structure began to emerge at the northwestern tip of the island, which meant that the range periphery as an area of population expansion with its absolute male predominance began to disappear. From that time, the waters around the islands were divided into male and female areas. Here, we believe, lies the principal difference between isolated island populations and continental populations where peripheral areas do not disappear due to either unlimited expansion or geographic distribution of the population to its optimal limits.

The emergence of a rigid population structure is supported by mortality data from Medny Island. There, the percentage of pubescent and young adult animals among the carcasses was persistently low for a considerably long period of time (1986-1990), while mortality in the youngest age group was quite high with a predominance of females among the dead. Obviously, in conditions of established social and spatial structure, there is acute competition for space and food especially among females.



The high mortality of 1990/1991 was very likely caused by other factors, unconnected to population density, as it happened in California in 1982-1983 under the influence of the El Nino phenomenon (Bodkin, Jameson, 1991). The winter of 1990-1991 was very warm in Kamchatka and in the Commander Islands with a stable snow cover forming only by early spring. A contemporaneous increase in the number of sea otter carcasses found at the southern extremity of Kamchatka (S. I. Korneev, oral report) and in the northern Kuril Islands (V. N. Gaydukov, oral report) is another testimony to the possible presence of a common external factor. One way or another, the increased elimination of males during that year helped stabilize the sex and age structure of the population.

It is noteworthy that both periods of high mortality – 1984/1985 and 1990/1991 – coincided with pivotal stages in the development of the Bering subpopulation of sea otters: during the first period the exploration and settlement of new areas by immigrants from Medny Island was completed, and during the second the social and spatial structure of a self-reproducing population was formed.

One can, therefore, single out the following main stages in the development of the Commander Islands sea otter population.

The period from the beginning of the twentieth century to the end of 1960s saw the restoration of the remaining Medny Island population and its growth to the state of overcrowding accompanied by cardinal reshaping of Medny Island's near-shore communities.

From early 1970s to mid-1980s, sea otters expanded their range re-colonizing and resettling Bering Island. The growth in abundance on Bering Island occurred mostly at the expense of immigrants from the Medny Island population whose age and sex structure was stabilizing, but which was still geared to producing more males. This period also saw a growth in the role of self-reproduction in the Bering subpopulation, and the changes in local ecosystems as they were being colonized by sea otters.

Between 1984/1985 and the 1990s, the Bering subpopulation's spatial and social structure developed with self-reproduction becoming dominant and gradually stopping immigration from Medny Island. The subpopulation developed relatively autonomous mechanisms of self-regulating; age and sex structure became more complex giving more stability to the system and gearing it towards producing fewer females. Major ecosystem restructuring occurred in all areas.

Beginning with 1991, the spatial and social structure has largely been formed. A balanced sex and age composition and abundance has been gradually emerging in both subpopulations through a series of fluctuations (probably, waning). Ecosystems are gradually becoming stabilized under a new equilibrium.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank all those who helped in material collection. They also thank A. N. Belikovskiy for assistance in assembling references.

УДК 599.742.4

## ИЗУЧЕНИЕ СМЕРТНОСТИ КАЛАНОВ (*ENHYDRA LUTRIS*) НА КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВАХ ПРИ ПРОВЕДЕНИИ ПОПУЛЯЦИОННОГО МОНИТОРИНГА

© 2002 г. **Д. А. Рязанов**<sup>1</sup>, **В. В. Вертянкин**<sup>2</sup>, **В. С. Никулин**<sup>2</sup>, **В. В. Фомин**<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Камчатский институт экологии и природопользования ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский 683021

<sup>2</sup>Северо-восточное управление по охране и воспроизводству рыбных запасов и регулированию рыбоводства (Севвострыбвод), Петропавловск-Камчатский 683049

Поступила в редакцию 09.08.2001 г.

С января 1984 по июль 1991 г. на Командорских островах собирали останки павших каланов (1930 экземпляров на о-ве Беринга и 179 на о-ве Медном). Проанализированы число и территориальное распределение останков, возрастной и половой состав, их сезонные и межгодовые различия. Максимум ежегодной смертности приходился на зимне-весенний период. Обилие и состав найденных на каждом участке побережья трупов зависели от локальной концентрации животных, а также от направления ветров и течений. В течение года число находок было положительно связано с частотой и интенсивностью штормов, при межгодовых сравнениях влияние годовых изменений метеоусловий было слабым. Показано, что информация, получаемая от сбора павших каланов, при многолетнем ее накоплении позволяет характеризовать ежегодную демографическую ситуацию, определять стадию и тенденции развития популяции. Кратко рассмотрена история восстановления командорской популяции каланов. Качественные фазы развития субпопуляции на о-ве Беринга характеризуются численным ростом преимущественно за счет вселения особей (главным образом самцов) из субпопуляции о-ва Медного, преобладанием собственного воспроизводства над вселением. В ближайшей перспективе вероятна стабилизация возрастной и половой структуры обеих частей популяции. Смена фаз развития сопровождалась увеличением смертности, особенно среди самцов.

Калан (*Enhydra lutris* L.) является ключевым видом в прибрежных экосистемах Северной Пацифики. Под его трофическим воздействием в условиях растущей численности происходят существенные структурные перестройки донных сообществ. Определить стратегию, обеспечивающую поддержание в равновесном состоянии экосистем, включающих калана, при сохранении в них видового разнообразия невозможно без понимания механизмов авторегуляции популяций хищника. Слежение за состоянием сообществ и отдельных их компонентов осуществимо лишь при организации популяционного мониторинга ключевого вида-регулятора.

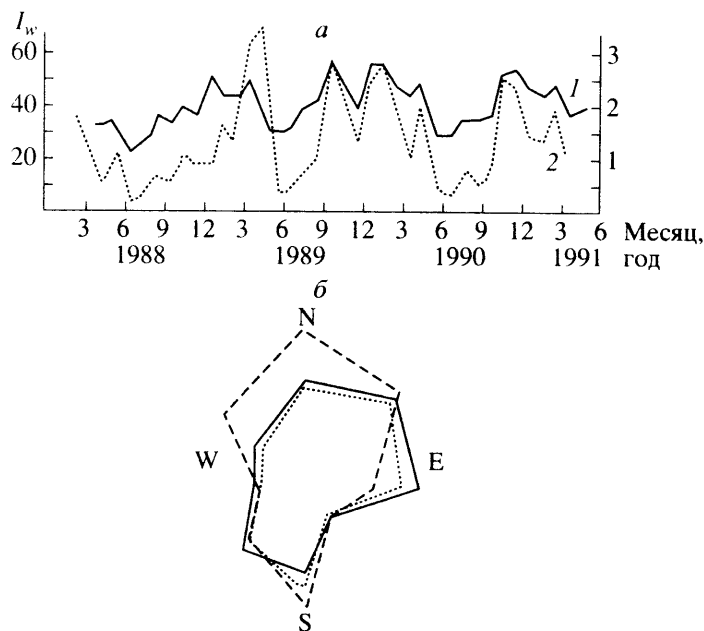
Для ряда морских млекопитающих показано (Woodhous, 1991), что трупы обсохших животных могут быть использованы как индикаторы сезонных популяционных изменений, местообитаний, уровней рождаемости и смертности. Показано также (Bodkin, Jameson, 1991), что обилие и локализация трупов морских птиц и млекопитающих на берегу зависят от обилия живых животных, их распределения относительно обследуемого участка и относительно зон действия модифицирующих факторов, в первую очередь – от особенностей ветров и течений. Цитируемые авторы полагают, что при систематических обследованиях

побережья информация, получаемая от обнаруживаемых трупов животных, позволяют рассчитать относительный индекс смертности, который пригоден для определения долгопериодных трендов в динамике, возрастной и половой структуре популяций. Сходной точки зрения придерживались Кеньон (Kenyon, 1969) и Рязанов (1990).

Мы попытались на основе данных об останках погибших каланов, собранных в течение ряда лет на Командорских о-вах, осветить изменения, происходившие в характере смертности, и использовать эту информацию для анализа происходящих в популяции процессов.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Трупы каланов собирали на о-ве Беринга в течение всего года, на о-ве Медном – в весенне-летние периоды. В каждом случае регистрировали место и дату обнаружения, состояние останков; для определения возраста извлекали верхний клык (Рязанов, Клевезаль, 1991). У сильно поврежденных останков пол определяли по ширине верхних клыков (Маминов, 1978) или по форме тазовых костей (Morejohn et al., 1975). Получены данные от 1930 экз., обнаруженных на о-ве Беринга в период с января 1984 по июль 1991 г.



**Рис. 1.** Динамика индекса ветра (а): 1 – общего, левая ось ординат, 2 – ветров со скоростью более 10 м/с, правая ось ординат (по данным аэрологической станции “Никольское”); “роза ветров” (б) – распределение по румбам суммарного общего индекса ветра для трех последних годовых циклов смертности (см. рис. 5), из расчетов исключены месяцы июнь–сентябрь.

С 1986 г. для каждого годового периода определяли возрастной и половой состав павших животных. За начало годового цикла смертности приняли 1 августа, так как в летние месяцы смертность минимальна, а большинство находящихся на берегу останков к этому сроку уже обнаружены. Из найденных на о-ве Медном останков пол и возраст установили лишь для 179 экз. Эти данные использовали также для оценки пространственного распределения.

Число обнаруживаемых ежемесячно трупов, начиная с марта 1988 г., сопоставляли с погодными условиями по данным гидрометеостанции “Никольское”. Измерения направления и скорости ветра на метеостанции проводились 4 раза в сутки через каждые 6 ч. Скорость ветра предварительно ранжировали по интервалам 0–4, 5–9, 10–14, 15–19, 20 и более метров в секунду. Затем вычисляли показатель “индекс ветра” – как общий, так и отдельный для ветров со скоростью не менее 10 м/с:

$$I_w = \text{сумма } (vn)/d,$$

где  $v$  – среднеклассовая скорость,  $n$  – число наблюдений ветров данного класса в месяц,  $d$  – число дней в месяце.

Для оценки влияния ветра на пространственное распределение находок трупов животных вычисляли составляющую общего индекса ветра для каждого из восьми основных румбов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Распределение и состав павших каланов на о-ве Беринга*

Наибольшее число трупов каланов ежегодно находили в зимне-весенний период с пиком в феврале–апреле. Число находок было положительно связано с частотой и интенсивностью штормов (рис. 1, 2). В наиболее снежные и морозные периоды обнаружение трупов несколько запаздывало, так как часть погибших животных была погребена в торосах и обнаружена позже во время оттепелей. Особенно заметное запаздывание было весной 1985 г. и 1989 г.

Кривая изменения числа найденных останков каланов за все время исследований имеет два больших пика – в 1984/1985 и 1990/1991 гг. В сезон 1984/1985 г. было найдено 236 трупов. Это число в 1985/1986 г. уменьшилось до 114, в последующие 3 сезона составило 190, 133, 134, соответственно. В 1989/1990 г. число находок возросло до 319, в сезон 1990/1991 г. – до 804 (рис. 2).

Возрастной и половой состав останков в каждый из последних пяти сезонов представлен на рис. 3. Межгодовые различия распределений по полу и возрасту в большинстве случаев значимы (таблица). Во всех пяти возрастных пирамидах заметно преобладание самцов над самками среди взрослых животных, но их соотношение из года в год не было постоянным. С 1986/1987 по 1988/1989 гг. доля самок увеличивалась, увеличивалась и доля стар-

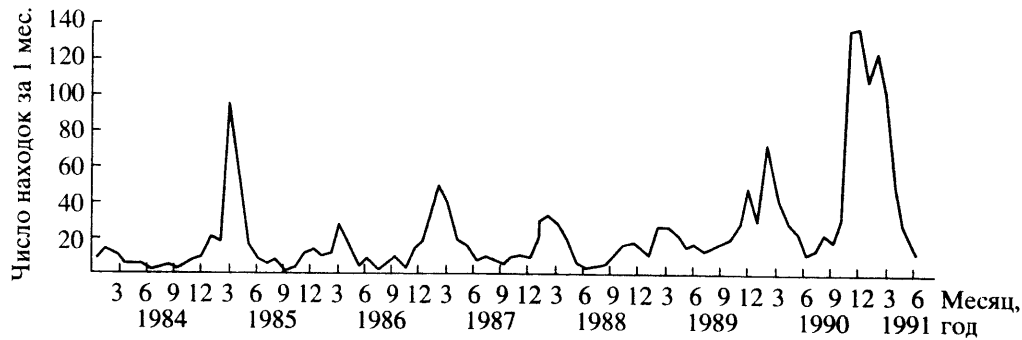


Рис. 2. Динамика обнаружения павших каланов на о-ве Беринга.

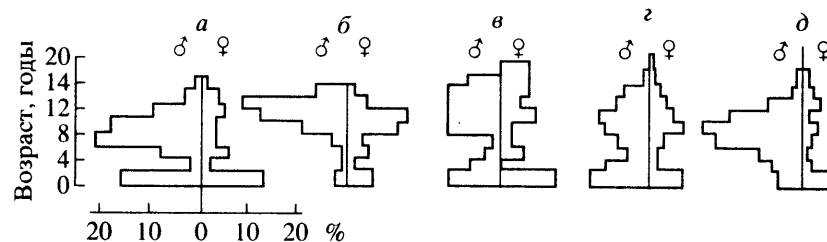


Рис. 3. Возрастной и половой состав каланов, павших в течение годовых циклов: а — 1986/1987, б — 1987/1988, в — 1988/1989, г — 1989/1990 и д — 1990/1991 гг. (длина прямоугольника каждой возрастной и половой группы отражает ее долю от всего объема выборки).

ших возрастных групп обоих полов. В 1989/1990 г. доля старших возрастов резко снизилась, а доля самок перестала увеличиваться. В сезон 1990/1991 г., когда общее число погибших было велико, доля самцов среди половозрелых каланов вновь резко увеличилась, причем большая их часть приходилась на возраст наибольших репродуктивных возможностей. У нас нет полных данных по возрастному и половому составу животных, павших в другой сезон с высокой смертностью — 1984/1985 г., но известно, что общее преобладание взрослых самцов тогда было не менее значительным (Вертянкин и др., 1986). Определение возраста 60 экземпляров (неопубликованные данные Т.В. Рязановой) за тот сезон свидетельствует, что пик приходился на возраст 6–8 лет.

Относительный объем младшей возрастной группы год от года менялся, что вероятно связано с уровнем рождаемости, а соотношение полов в ней изменялось несущественно, было примерно равным. Возрастная группа 2–4 года, которую составляют особи, находящиеся в стадии полового созревания (Маминов, 1979; Antrim, Cornell, 1980; Masayuki et al., 1988;), в 1986/1987 и 1987/1988 гг. была настолько незначительна среди найденных павших каланов, что на возрастных пирамидах представлена в виде очень узкой перетяжки. В последующие сезоны доля этой группы стала возрастать, причем исключительно за счет сам-

цов. В 1989/1990 г. “перетяжка” уже переместилась на соседнюю, старшую возрастную группу, а в последний сезон, когда смертность была высока — исчезла.

В течение всего периода исследований наибольшее число павших животных находили на северном и восточном побережьях острова, а также в северной части западного побережья. На участках 9 и 10 (рис. 4) из года в год останков было крайне мало. Число и состав трупов на разных участках побережья изменялись год от года (рис. 5). В сезон высокой смертности 1984/1985 г. наибольшее их число находили на восточном побережье и в районе северо-западного лежбища (участок 1), причем особенно много животных погибало

Сравнение распределений возрастного и полового состава павших каланов на о-ве Беринга в разные периоды

Сравниваемый период, г.	$\lambda$	Уровень значимости различий
1986/87–1987/88	2.39	$p < 0.001$
1987/88–1988/89	1.44	$p < 0.01$
1988/89–1989/90	0.82	$p > 0.05$
1989/90–1990/91	2.72	$p < 0.001$
1986/87–1990/91	3.26	$p < 0.001$

$\lambda$  — Критерий Колмогорова-Смирнова.

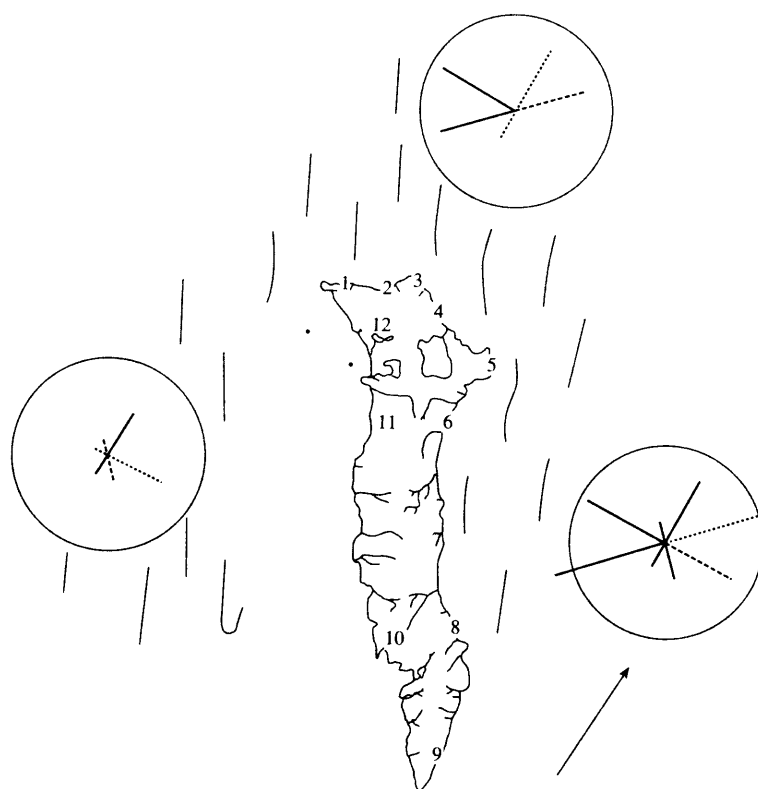


Рис. 4. Схема основных течений в районе о-ва Беринга (по: Леонов, 1960) и связь ветров с обилием находок павших каланов на западном, северном и восточном побережьях острова. Длина векторов в круговых диаграммах отражает значение коэффициента корреляции общего индекса ветра данного направления с обилием находок, пунктир – отрицательные значения. Радиус окружности соответствует  $r = |0.5|$ . Цифрами обозначены номера участков побережья.

ло на самцовых залежках мыса Толстый (уч. 8). В последующие два года распределение находок по участкам побережья было равномернее, но основное их число приходилось по-прежнему на восточное побережье. Начиная с 1987/1988 г. все большая доля трупов стала приходиться на северную часть острова. Хотя до 1988/1989 г. существенная доля обнаружений у залежки мыса Толстый сохранялась, резко возросла доля находок на северном лежбище (уч. 3). В последние два года, когда стало увеличиваться общее число собираемых останков, большинство из них приходилось на северо-западное лежбище. Как и в сезон 1984/1985 г., это были главным образом взрослые самцы.

Для выяснения связи территориального распределения останков с особенностями ветров и течений, для трех побережий, по-разному экспонированных к сторонам горизонта, сопоставили составляющие общего индекса ветра с числом трупов, найденных ежемесячно. Оказалось, что число находок положительно коррелирует с ветрами, создающими при взаимодействии с течениями равнодействующую, направленную на данное побережье, и отрицательно – с теми, которые

способствуют смыванию останков во время прилива и перемещению их прочь от берега (рис. 4).

Для северного и, особенно, восточного побережий эти зависимости выражены четко. Для западного же наблюдается несколько противоречивая картина: “прижимной” западный ветер обнаруживает слабую отрицательную корреляцию с числом павших, а боковые северный и южный – слабую положительную. Причина таких различий в том, что западное побережье о. Беринга является “теневым” для течений (рис. 4). Как известно, в таких местах за счет турбулентности существуют противоположно направленные более слабые течения. Действительно, в Лоции Берингова моря (1969) указывается на наличие такого течения, направленного к северу, у западного побережья о-ва Беринга. Во время “прижимных” штормовых ветров каланы из-за сильного волнового воздействия вынуждены перемещаться в защищенные места побережья или уходить дальше в море. В последнем случае трупы погибших животных будут уноситься в океан основным течением. При боковых ветрах звери находят укрытие в прибрежье под защитой мысов и выходят для отдыха на береговые залежки. Следовательно

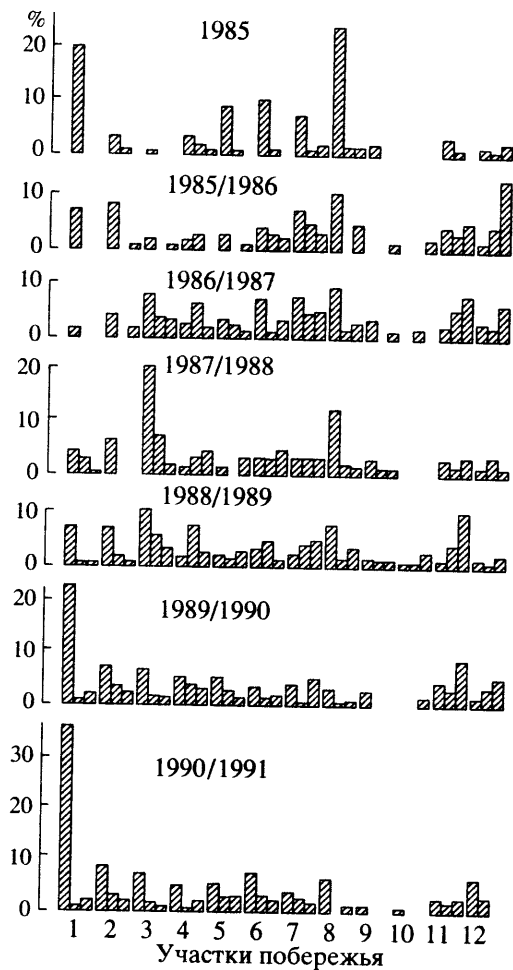


Рис. 5. Распределение находок павших каланов по участкам побережья о-ва Беринга: Для каждого участка 1-й и 2-й столбцы – самцы и самки старше года, соответственно; 3-й столбец – сеголетки. По осям ординат – доля (%) общего числа находок за годовой цикл смертности.

но, каланы погибают либо на берегу, либо в прибрежье, и тогда их трупы оказываются под воздействием вторичного течения.

Таким образом, обилие останков погибших каланов на берегах о-ва Беринга и устойчивость их локализации действительно связаны с воздействием ветров и течений. Но сопоставление “розы ветров” (рис. 1) для трех последних сезонов показало, что межгодовые различия распределения индекса ветра по румбам невелики, тогда как изменения в числе и составе находимых останков, в их распределении по участкам побережья существенны. Так, сезон 1989/1990 г. в большей степени (незначимо) отличался распределением индекса ветра от смежных сезонов. В то же время возрастной и половой состав найденных в предыдущий сезон каланов отличался незначимо, а найденных в последующий – высоко достоверно (таблица). Распределение же находок по участкам побере-

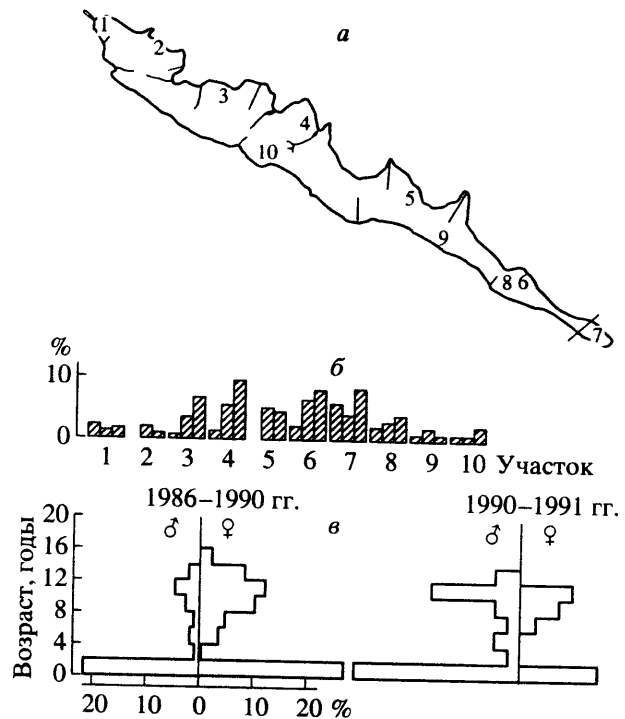


Рис. 6. Распределение находок (б; обозначения как на рис. 5), возрастной и половой состав павших каланов (в) по участкам побережья (а) о-ва Медного.

жья, наоборот, сильнее отличалось в предыдущий сезон и было сходным в последующий. Можно заключить, что изменения в распределении останков вдоль побережья были связаны с переменами в пространственной структуре популяции, а существенные различия распределений находок по возрастно-половым группам соответствуют изменениям естественной смертности. Видимо, межгодовые различия действия метеорологических факторов не вызывали существенных искажений состава материала, собранного в разные годы, хотя само число трупов при этом зависело от погодных условий.

#### Находки на о-ве Медном

Как упоминалось выше, материал здесь был собран только в весенне-летний период, поэтому мы ограничились рассмотрением лишь пространственного распределения останков и их возрастного и полового состава. Так как состав павших за каждый годовой цикл смертности в период с 1986 по 1990 г. значимо не различался, а объемы выборок были невелики (Рязанов, 1990), мы сочли возможным объединить данные за весь этот период.

Наибольшее число трупов было обнаружено на берингоморской стороне и юго-восточной оконечности острова (уч. 3–7; рис. 6а, 6б); здесь же наиболее значительной была доля сеголетков (рис. 6в).

Для о-ва Медного в целом характерна очень высокая по сравнению с о. Беринга доля младшей возрастной группы среди павших животных. Особи в возрасте полового созревания, как и на о-ве Беринга, очень слабо представлены среди найденных останков. "Перетяжка" (рис. 6в) сохраняется и в возрастной пирамиде 1990/1991 г. Среди останков взрослых животных за весь период 1986–1990 гг. устойчиво преобладали самки. В 1990/1991 г. соотношение резко изменилось (рис. 6в). Возможно, что повышенная смертность в этот годовой цикл имела место в обеих частях командорской популяции, а общее число обнаруженных на о-ве Медном останков было не выше, чем в предыдущие годы, потому что в этот год поиск был практически одноразовым.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонные изменения смертности каланов на Командорских о-вах типичны для большинства северных популяций этого вида. Единственный зимне-весенний пик наблюдается и на Курильских о-вах (Шитиков, 1973), и на Камчатке (Бедных и др., 1986), и на Алеутских о-вах (Kenyon, 1969).

В северных популяциях, где пик рождений приходится на весну (Барабаш-Никифоров и др., 1968; Kenyon, 1969), детеныши достигают критического для выживания возраста независимости, как правило, в зимне-весенний период. Хотя этот возраст индивидуален (Garshelis, Garshelis, 1987), типичен один пик смертности. Отмеченная здесь позитивная связь смертности каланов в зимне-весенний период с интенсивностью штормов имеет место также и в калифорнийской популяции (Morejohn et al., 1975), и на Алеутских о-вах (Kenyon, 1969).

В период наших исследований более половины всех каланов были сосредоточены у северной части о-ва Беринга (Вертянкин и др., 1990), а большая часть остальных – вдоль восточного побережья, т.е. в районах регулярного поиска останков. Именно эти участки экспонированы к совокупному действию доминирующих направлений ветра и течений. Следовательно, имеются веские основания полагать, что возрастной и половой состав найденных останков не был значительно искажен модифицирующими факторами. Изменения в пространственном распределении общего числа находок и конкретных возрастно-половых групп, очевидно, связаны с переменами в пространственной структуре популяции. Исходя из сказанного, найденные на берегу останки павших каланов в данном случае являются достаточно представительным источником информации, отражающей не только долгопериодные тенденции в популяции (Bodkin, Jameson, 1991), но и ежегодную ситу-

ацию, связанную с происходящими в ней демографическими процессами.

Кратко история развития популяции такова. К началу XX в., после периода хищнического промысла, на Командорских о-вах сохранялась лишь небольшая остаточная популяция у о-ва Медного. Затем, в результате ее роста в условиях охраны, каланы освоили всю акваторию острова, а к концу 1960-х гг. появились признаки перенаселенности (Мараков, 1975; Хромовских, Мараков, 1972). В результате последовавшего расселения произошла реколонизация о-ва Беринга, где первая зимняя залежка была зарегистрирована в зиму 1971/1972 г. (Мырнин и др., 1972). Так возникла современная беринговская группировка единой, по мнению Бурдина (1988), командорской популяции каланов.

Освоение вновь заселенного острова началось с ближайших к о-ву Медный районов и шло далее с юга на север. К 1983 г. каланы распространились уже повсеместно (Вертянкин и др., 1990). К этому времени проявились заметные изменения прибрежных экосистем. Под трофическим влиянием хищника, в частности, уменьшились биомасса и размеры морских ежей (*Strongylocentrotus polyacanthus*), увеличилось распространение и биомасса бурых водорослей (Ошурков и др., 1989, 1991; Бажин, 1990). Относительно ненарушенной оставалась до 1986 г. лишь акватория вблизи портового пункта и села Никольского в северо-западной части острова. Наибольшая численность каланов тогда была сосредоточена вдоль восточного побережья (Севостьянов, Бурдин, 1987).

Известно, что периферийные участки популяционной области распространения у калана занимают преимущественно взрослые самцы, они же осуществляют разведывание и оккупацию новых акваторий (Garshelis et al., 1984; Jameson, 1989). Таким образом, первоначальный рост беринговской группировки за счет территориальной экспансии происходил при доминировании самцов в составе населения. Постепенно, по мере увеличения роли собственного воспроизводства, субпопуляция начинает функционировать как самовоспроизводящаяся система в соответствии с состоянием экосистемы (Голубец, 1987). Ее гомеостаз достигается посредством изменения структуры через рождаемость и смертность (Викторов, 1975).

До 1985 г., несмотря на то, что вся акватория о-ва Беринга была уже оккупирована, оформление пространственной структуры было далеко от завершения. Относительная плотность самцов, отраженная смертностью (рис. 5), была чрезвычайно высока как в наиболее близком к о-ву Медному районе первоначального освоения, так и в наиболее удаленной от него точке. Вероятно, до этого момента пополнение за счет вселенцев иг-

рало еще существенную роль. Впоследствии относительное обилие самцов у западного побережья постепенно уменьшалось, в то время как наиболее существенные изменения происходили возле северной части острова. На каждом участке прослеживается одна и та же тенденция: вначале доминируют самцы, затем постепенно возрастает роль сеголетков и самок. Некоторое несоответствие на участках 11, 12 (рис. 5) можно объяснить завершением их оккупации к началу периода наших исследований.

Такая последовательность типична при освоении расширяющейся популяцией каланов новых территорий. На уже освоенных площадях формируются устойчивые специфические половые сегрегации особей (Riedman, Estes, 1990). Район северо-западной части о-ва Беринга – последний, где процесс возникновения пространственной и социальной структурированности беринговской субпопуляции находит свое завершение.

Для других видов млекопитающих показано, что именно число резидентных самок является регулятором плотности и миграционной активности самцов (Galloway, Boonstra, 1989; Galindo, Krebs, 1987). По-видимому, это справедливо и для калана, поскольку накопление резидентных самок на какой-либо акватории свидетельствует о возникновении нехарактерной для популяционной периферии структурированности населения. Высокая смертность в 1984/1985 г. и последовавшее сокращение обилия самцов в местах первоначального заселения о-ва Беринга явились таким образом следствием возникновения там пространственно-социальной структуры и связанной с ней территориальности, из-за которой началось блокирование вселения. С этого момента, видимо, собственное воспроизводство окончательно стало доминирующим.

Наряду с перераспределением населения беринговской группировки в период становления пространственной и социальной структуры, происходила стабилизация объема смертности и до 1988/1989 г. увеличивалась элиминация животных старших возрастных групп. Последнее обстоятельство свидетельствует о снижении среднего возраста в репродуктивной части населения. Возможно, такое омоложение привело к снижению удельной рождаемости, как это наблюдалось Монаховым (1974) в популяциях соболей. Одновременное увеличение доли самок среди погибших, вероятно, связано со стабилизацией населения в условиях возникшей структурированности. “Лишние” самцы в этот период еще могли выселяться в оставшуюся периферийную область в районе северо-западной оконечности острова.

Изменения состава погибших в последующие годы демонстрируют, что возрастная и половая структура всей беринговской группировки кала-

нов стремится к состоянию, свойственному равновесным популяциям. По мнению Кеньона (Kenyon, 1969), отношение числа самцов к числу самок в репродуктивной части стабильной популяции составляет 1 : 3. У о-ва Беринга, начиная с 1988/1989 г., устранение “лишних” самцов происходило уже не только путем прямой их элиминации, но и заблаговременно – за счет повышенной их смертности до достижения половой зрелости, причем диспропорция полов в смертности этой возрастной группы год от года возрастала. Процесс продолжался даже во время высокой смертности 1990/1991, когда вновь резко увеличилась элиминация самцов репродуктивного возраста. К этому времени стала возникать структурированность населения у северо-западной оконечности острова, то есть периферия популяции как фронт ее расселения с безраздельным доминированием самцов исчезает. Отныне вся акватория островов подразделяется на самцовые и самочьи площади. В этом, на наш взгляд, отличие хорошо изолированных островных популяций от материковых, где периферия существует либо из-за неограниченного расселения, либо в силу географического распространения популяции до пределов зоны оптимума.

Возникновение тотальной структурированности популяции подтверждается особенностями смертности у о-ва Медного. Там в течение довольно длительного периода 1986–1990 гг. доля созревающих и молодых половозрелых животных среди павших была устойчиво низкая, а смертность самой младшей возрастной группы очень значительна, причем в последней преобладали самки. Очевидно, в условиях устойчивой пространственной и социальной структуры высок уровень конкуренции за пространство и пищу, особенно среди самок.

Весьма вероятно, что высокая смертность 1990/1991 г. была вызвана действием иных, не зависящих от популяционной плотности причин, как это имело место в Калифорнии в 1982–1983 гг. при изменении течения Эль-Ниньо (Bodkin, Jameson, 1991). На Камчатке и Командорах в сезон 1990/1991 г. была очень теплая зима, устойчивый снеговой покров образовался лишь к весне. Одновременное увеличение находок павших каланов на южной оконечности Камчатки (сообщение С.И. Корнева) и северных Курилах (сообщение В.Н. Гайдукова) также свидетельствует о возможности действия общего внешнего фактора. Так или иначе, но повышенная элиминация самцов в этот год способствовала стабилизации возрастно-половой структуры популяции.

Примечательно, что оба периода высокой смертности, 1984/1985 и 1990/1991 гг., совпали с ключевыми моментами в развитии беринговской группировки: завершение освоения новой аквато-



рии вселенцами и завершение формирования пространственной и социальной структуры при доминировании самовоспроизводства.

Таким образом, можно выделить следующие основные стадии развития командорской популяции калана.

Начало XX в.—конец 1960-х гг. характеризуется восстановлением остаточной популяции у о-ва Медного до состояния переуплотнения и кардинальными перестройками прибрежных сообществ в акватории о-ва Медного.

С начала 1970-х до середины 1980-х гг. происходит реколонизация и последовавшее освоение прибрежий о-ва Беринга вследствие территориальной экспансии. Численный рост происходит главным образом за счет вселенцев из медновской субпопуляции, возрастная и половая структура которой стабилизируется, но настроена на повышенное производство самцов. В этот период постепенно увеличивается роль собственного воспроизводства в беринговской субпопуляции, по мере освоения акватории последовательно изменяются экосистемы.

С 1984–1985 гг. по 1990 гг. в беринговской субпопуляции формируется пространственная и социальная структура, которая при доминировании собственного воспроизводства постепенно блокирует процесс вселения. В субпопуляции устанавливаются относительно автономные механизмы саморегуляции, усложняется возрастная и половая структура, придающая большую устойчивость системе и постепенно настраивающаяся на уменьшение производства самок. Основные перестройки экосистем происходят повсеместно.

В период с 1991 г. пространственная и социальная структуры практически повсеместно сформированы. Через ряд флуктуаций (вероятно, затухающих) постепенно формируется равновесная численность и возрастная и половая структура в обеих субпопуляциях. Экосистемы постепенно стабилизируются в соответствии с новым равновесным состоянием.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны всем лицам, помогавшим в сборе материала, А.Н. Белковскому – за содействие в подборе литературы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бажин А.Г., 1990. Роль калана в прибрежных сообществах прикамчатских вод Тихого океана // Морские млекопитающие. Тез. докл. X Всесоюзн. совещан. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2–5 октября 1990 г.). М.: Минрыбхоз СССР. С. 11–13.
- Барабаш-Никифоров И.И., Мараков С.В., Николаев А.М., 1968. Калан (Морская выдра). Л.: Наука. 184 с.
- Бедных А.М., Бурканов В.Н., Корнев С.И., Криволапов И.И., 1986. О причинах и размерах смертности каланов Камчатки // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. Тез. докл. IX Всес. совещан. (Архангельск, 9–11 сентября 1986 г.). Архангельск. С. 22–23.
- Бурдин А.М., 1988. Популяционная структура каланов (*Enhydra lutris*) Камчатки и Командорских островов // Научно-исслед. работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1986–1987 г. М.: ВНИРО. С. 162–173.
- Вертянкин В.В., Никулин В.С., Фомин В.В., 1986. Смертность каланов на о. Беринга в 1985 г // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. Тез. докл. IX Всесоюзн. совещан. (Архангельск, 9–11 сентября 1986 г.). Архангельск. С. 92–94. – 1990. Численность и перспективы использования командорских каланов // Морские млекопитающие. Тез. докл. X Всесоюзн. совещания по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл. 2–5 октября 1990 г.). М.: Минрыбхоз СССР. С. 54–56.
- Викторов Г.А., 1975. Динамика численности животных и управление ею // Зоол. журн. Т. 54. Вып. 6. С. 804–821.
- Голубец М.А., 1987. Надежность и гомеостаз экосистем // Надежность и гомеостаз биологических систем. Киев: Наукова думка. С. 181–184.
- Леонов А.К., 1960. Региональная океанография. Ч. 1. Л.: Гидрометеиздат. 765 с.
- Лоция Берингова моря. 1969. Ч. 1. Западная часть моря. М.: МО СССР.
- Маминов М.К., 1978. Определение половой принадлежности павших каланов (по зубам) и их половой состав // Морские млекопитающие. Тез. докл. VII Всес. совещан. М.: ВНИРО. С. 212–213. – 1979. Наступление половой зрелости у калана Курильских островов // XIV Тихоокеанский конгресс. Хабаровск. Секция III. М.: ВНИРО. С. 160.
- Мараков С.В., 1975. Изменения в питании каланов острова Медного // Морские млекопитающие. Киев: Наукова думка. Ч. 1. С. 203–205.
- Монахов Г.И., 1974. Стабильность и изменчивость возрастной структуры популяции соболя // Зоол. журн. Т. 53. Вып. 9. С. 1376–1384.
- Мысрин Н.И., Муляр Ю.Ф., Томатов Е.П., Мараков С.В., 1972. Каланы на о. Беринга // НТИ ВНИИОЗ. Вып. 37–39. С. 47–50.
- Ошурков В.В., Бажин А.Г., Лукин В.И., 1991. Изменение структуры бентоса Командорских островов под влиянием хищничества калана // Природные ресурсы Командорских островов (запасы, состояние, вопросы охраны и использования). М.: Изд-во МГУ. С. 171–185.
- Ошурков В.В., Бажин Ф.Г., Лукин В.И., Севостьянов В.Ф., 1989. Хищничество калана и структура сообществ бентоса Командорских островов // Биология моря. № 6. С. 50–60.

- Рязанов Д.А., 1990. Возрастно-половой состав павших каланов на Командорских островах // Вопросы рационального использования морских млекопитающих Дальневосточных морей: Известия ТИНРО. Т. 112. Владивосток. С. 88–91.
- Рязанов Д.А., Клевезаль Г.А., 1991. Развитие верхних клыков калана *Enhydra lutris* и некоторые замечания относительно определения возраста особей // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 1. С. 121–128.
- Севостьянов В.Ф., Бурдин А.М., 1987. Перспективы роста беринговской группы командорской популяции калана // Каланы и котики Командорских островов. Петропавловск-Камчатский: Дальгиз. С. 15–22.
- Хромовских Б.В., Мараков С.В., 1972. О причинах некоторой перегруппировки каланов на о. Медном и возможных путях заселения о. Беринга // Тез. Докл. V Всесоюзн. совещания по изучению морских млекопитающих. Махачкала. Ч. 1. С. 140–143.
- Шутиков А.М., 1973. К вопросу о врагах, конкурентах и причинах смертности курильского калана // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Вып. 4. С. 192–199.
- Antrim J.I., Cornell L.H., 1980. Reproduction of the sea otter *Enhydra lutris* in captivity // International Zoo Yearbook. V. 20. P. 76–80.
- Bodkin J.L., Jameson R.J., 1991. Patterns of seabird and marine mammal carcass deposition along the central California coast, 1980–1986 // Can. J. Zool. V. 69. P. 1149–1155.
- Galindo C., Krebs C.J., 1987. Population regulation in deer mice: the role of females // J. Anim. Ecol. V. 56. P. 11–23.
- Galloway M., Boonstra R., 1989. Response of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*, to sex ratio manipulations // Oikos. V. 55. P. 3–10.
- Garshelis D.L., Garshelis D.A., 1987. Atypical pup rearing strategies by sea otters // Mar. Mammal Sci. V. 3. P. 263–270.
- Garshelis D.L., Johnson A.M., Garshelis J.A., 1984. Social organization of sea otters in Prince William Sound, Alaska // Can. J. Zool. V. 62. P. 2648–2658.
- Jameson R.J., 1989. Movements, home range, and territories of male sea otters off Central California // Mar. Mammal Sci. V. 5. P. 159–172.
- Kenyon K.W., 1969. The sea otter in the eastern Pacific ocean // North American Fauna. № 68. Washington. 352 p.
- Masayuki N., Akira F., Yasutoshi F., Jiro Y., 1988. Breeding of the sea otters in the Tzuzi Mito aquarium "Sea Paradise" // J. Japan Assoc. Zool. Gard. and Aquariums. V. 30. № 2. P. 48–63.
- Morejohn G.V., Ames J.A., Levis D.B., 1975. Postmortem studies of Sea otter, *Enhydra lutris*, in California // Marine Resources Technical Report № 30.
- Riedman M.L., Estes J.A., 1990. The sea otter (*Enhydra lutris*): Behavior, ecology, and natural history. U.S. Fish Wildl. Serv. Rep. V. 90. № 14. 126 p.
- Woodhous C.D., 1991. Marine mammal beaching as indicators of population events // NOAA Techn. Rept. NMFS. № 98. P. 111–115.

## STUDY OF MORTALITY IN SEA OTTER (*ENHYDRA LUTRIS*) ON THE COMMANDER ISLANDS IN POPULATION MONITORING

D. A. Ryzanov<sup>1</sup>, V. V. Vertyankin<sup>2</sup>, V. S. Nikulin<sup>2</sup>, V. V. Fomin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Kamchatka Institute of Ecology and Environmental Management, Far East Division, Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatskii 683021, Russia

<sup>2</sup>SevVostRybVod, Petropavlovsk-Kamchatskii 683049, Russia

Carcasses of sea otters (1871 on Bering Island and 179 on Mednyi Island) were collected from January 1984 to July 1991. The number, spatial distribution, age and sex composition of the carcasses, their seasonal and annual differences were analyzed. The maximum mortality occurred in the winter-spring period. The abundance and composition of the beached carcasses depend on the concentration of living animals, sea currents, and general wind directions. Within a year, the number of the findings correlated positively with weather conditions. Meanwhile, from year to year weather conditions differed weakly and affected insignificantly the mortality of the animals. The information from the sea otter carcasses collected for many years allows one to characterize the annual demographic situation and determine trends of developing populations. The history of restoring sea otter population on the Commander Islands is briefly reviewed. The developmental phases of the subpopulation on Bering Island are characterized by increasing the number predominantly at the expense of immigrants (mainly males) from Mednyi Island and by the predominance of reproduction over immigration. The stabilization of the age and sex structure of both parts population is possible in the nearest future. The changes in the developmental phases were accompanied by an increase in mortality, especially among males.