Известия ТИНРО

2014 **Том 179**

УДК 599.745.3(265.51)

С.В. Загребельный*
Чукотский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра, 689000, г. Анадырь, ул. Отке, 56

КОМАНДОРСКАЯ ГРУППИРОВКА КАЛАНА *ENHYDRA LUTRIS*: ИСТОРИЯ ЭКСПЛУАТАЦИИ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ, ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ

Рассмотрены демографические процессы в группировках калана на Командорских островах (о-ва Беринга и Медный) с начала реколонизации о. Беринга в 1970-х гг. Выявлено, что показатели ежегодной смертности вполне могут являться критерием оценки благополучия командорской группировки каланов; начиная с 1999 г. популяция каланов о. Беринга находится в фазе стабилизации пространственной и возрастно-половой структуры; в этом состоянии популяции отмечается высокий уровень смертности у животных старших возрастных групп (от 8 лет и старше). Исходя из данных регулярных сборов останков павших животных на различных участках острова можно судить о плотности распределения каланов в прибрежных водах, но нельзя судить о возрастно-половой структуре популяции в целом, так как по сезонам она разная на различных участках акватории. На основе анализа данных подводных съемок, проведенных американскими исследователями в 2008–2009 гг., предполагается, что в настоящее время каланы на о. Беринга могут испытывать пищевой стресс из-за оскудения кормовой базы. Исходя из этого предложено три пути развития командорских группировок каланов.

Ключевые слова: калан, *Enhydra lutris*, Командорские острова, демографические параметры, возрастно-половой состав популяции.

Zagrebelniy S.V. The Commander population of sea otter *Enhydra lutris*: history of exploitation and recovery, evaluation of modern state // Izv. TINRO. — 2014. — Vol. 179. — P. 91–102.

Demographic processes within the groups of sea otter on Commander Islands (Bering and Medny Islands) are described for the period from the beginning of its recovery on Bering Island in the late 1970s. Mortality rate is proposed as an indicator of this population condition. Stable spatial and age-sex structure of sea otter on Bering Island is observed since 1999 that is accompanied by high mortality among mature animals (8 years old and elder). Density of the sea otter distribution in the coastal waters is estimated from the data on findings of dead animals. Age-sex structure of the population varies between the sites and has seasonal variation. Strained feeding conditions for the sea otter on Bering Island are defined on the materials of underwater survey conducted by the USA researchers in 2008–2009. Three ways of development are proposed for the Commander population of sea otter.

Key words: sea otter, *Enhydra lutris*, Commander Islands, demographic parameters, age structure, sex structure.

* *Загребельный Сергей Владимирович, кандидат биологических наук, заместитель директора, e-mail: bering_afox@mail.kamchatka.ru.*

Zagrebelniy Sergej V., Ph.D, deputy director, e-mail: bering_afox@mail.kamchatka.ru.

Введение

Общепризнанно, что калан *Enhydra lutris* L. — один из ключевых видов млекопитающих прибрежных сообществ Северной Пацифики (Бурдин, Севостьянов, 1987; Kvitek, Oliver, 1988; Laur et al., 1988; Riedman, Estes, 1988; Van Blaricom, 1988; Рязанов др., 2002). Это животное может быть очень удобной моделью при изучении процессов, происходящих в популяциях позвоночных, восстанавливающих свою численность, возрастно-половую и пространственную структуру после периода глубокой депрессии. Зная законы демографических процессов в изолированной популяции, можно в определенной мере предсказывать дальнейшие пути её развития, а также определенным образом управлять этими процессами.

После открытия Командорских островов экспедицией Витуса Беринга в ходе Второй Камчатской экспедиции в 1741 г. пушные богатства архипелага подвергались жестокой эксплуатации русских и иностранных промышленников, поэтому каланы на о-вах Медный и Беринга были быстро практически полностью уничтожены. Последние сведения о промысле каланов на о. Беринга, по данным Е.К. Суворова (1912), поступили в 1757 г., однако этот же исследователь приводит сведения, что в 1827 г. на месте будущего с. Никольского в районе Входного рифа было добыто около 200 животных, т.е. островная группировка за прошедший период смогла некоторым образом восстановить свою подорванную численность. На о. Медном каланы исчезли в 1762 г., однако уже с 1870 г. они вновь стали отмечаться в акватории острова. По мнению некоторых исследователей (Суворов, 1912; Арсеньев, 1923; Барабаш-Никифоров, 1947), появление животных на острове совпадает с их истреблением на Курильских и Алеутских островах. Однако позднее И.И. Барабаш-Никифоров с соавторами (1968) признают существование статистически значимых различий в строении черепов командорских и курильских каланов, а между животными на Командорских и Алеутских островах подобных различий не обнаружено. Факт отсутствия различий в краниологии между животными Командорского и Алеутского архипелагов подтверждает и А.М. Бурдин (1987). Современный генетический анализ также показывает близкое родство алеутских и командорских каланов (Scriber et al., 1997). Однако нам представляется маловероятной миграция в конце 1860-х гг. группы животных в количестве, достаточном для восстановления, как считалось ранее, исчезнувшей популяции с ближайшего к Командорским островам острова Алеутской гряды — Атту (дистанция — 370 км), так как миграционная активность даже между островами Командорского архипелага (дистанция — 45 км) стала проявляться только в конце 1960 — начале 1970-х гг. после восстановления их численности на о. Медном (рис. 1).

Считается, что восстановление группировки каланов на о. Беринга происходило с начала 1970-х гг. путем заселения с соседнего острова архипелага — Медного. Численность медновской группировки к тому времени на протяжении ряда лет оставалась относительно стабильной, т.е. достигла той величины, при которой возникли предпосылки к расселению животных (Мымрин, 1975; Севостьянов, Бурдин, 1987; Годовые отчеты …, 1990–2010*). Еще ранее, в 1969–1970-гг., сотрудником Камчатского отделения ТИНРО (г. Петропавловск-Камчатский) Б.В. Хромовских была предпринята попытка переселения 25 каланов с о. Медного на южную часть о. Беринга, однако дальнейшая судьба этих животных неизвестна.

Реколонизация о. Беринга происходила с южной части острова и осуществлялась преимущественно самцами, а сам процесс заселения продолжался до конца 1980-х гг. По приведенным расчётам, ежегодный прирост популяции в этот период составлял от 20 до 50 % (рис. 2). Однако начиная с 1992 г. темпы восстановления значительно сократились, а численность популяции осталась более-менее стабильной. Новая, беринговская, группировка калана достигла фазы стабилизации возрастного и полового состава к 1999 г., а её общая среднегодовая численность на этот период изменялась

* Годовые отчеты Командорской инспекции Севвострыбвода. С. Никольское, Командорские о-ва, Камчатская обл. (Камчатский край). 1990–2010.

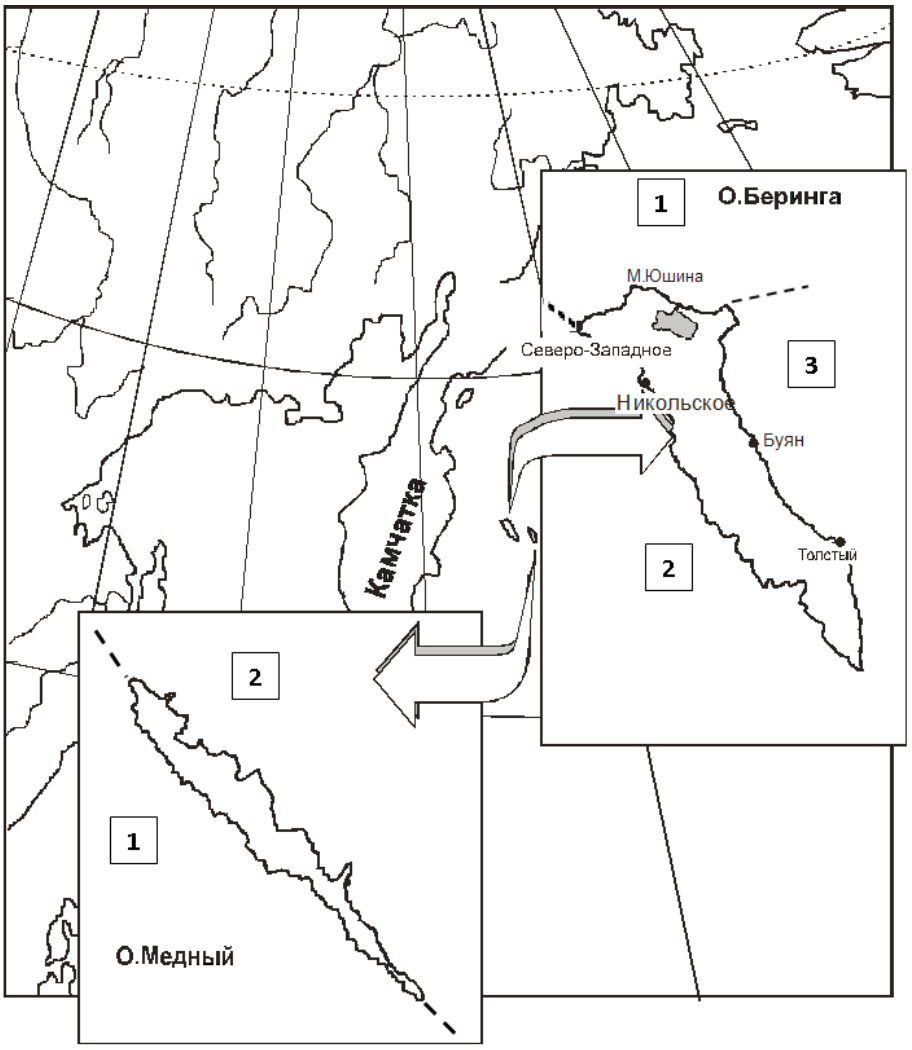

Рис. 1. Командорские острова, месторасположение основных залежек калана и выбранных учётных участков на о. Беринга (*1* — северный; *2* — западный; *3* — восточный), о. Медном (*1* — западное; *2* — восточное побережья)

Fig. 1. Scheme of the main rookeries of sea otter on Commander Islands and sectors for the animals accounting on Bering Island (*1* — northern; *2* — western; *3* — eastern) and Medny Island (*1* — western; *2* — eastern)

от 3000 до 3500 особей. Эти процессы, подробно рассмотренные в ряде работ (Севостьянов, Бурдин, 1987; Загребельный, Фомин, 2001; Рязанов и др., 2002; Загребельный, 2004, 2009), продолжались около 20 лет.

Ранее, при исследовании популяционной структуры командорской группировки каланов, мы исходили из предпосылки Вудхауза (Woodhouse, 1991), что останки животных, которые отмечаются на берегу, являются индикатором, с помощью которого можно судить о колебаниях численности вида в течение годового цикла, репродуктивном статусе и уровне сезонной смертности. В основном проверялись гипотезы о существовании взаимосвязи между данными по регистрации павших животных и учётными данными по пространственному распределению каланов в акватории о. Беринга, а также о возможности использования данных по сезонной смертности в виде критерия, по которому можно оценить пространственное распределение животных различного социального статуса и возраста (Загребельный, 2004).

Основная цель настоящего исследования — оценка состояния командорской группировки каланов на современном этапе, обсуждение путей дальнейшего её развития.

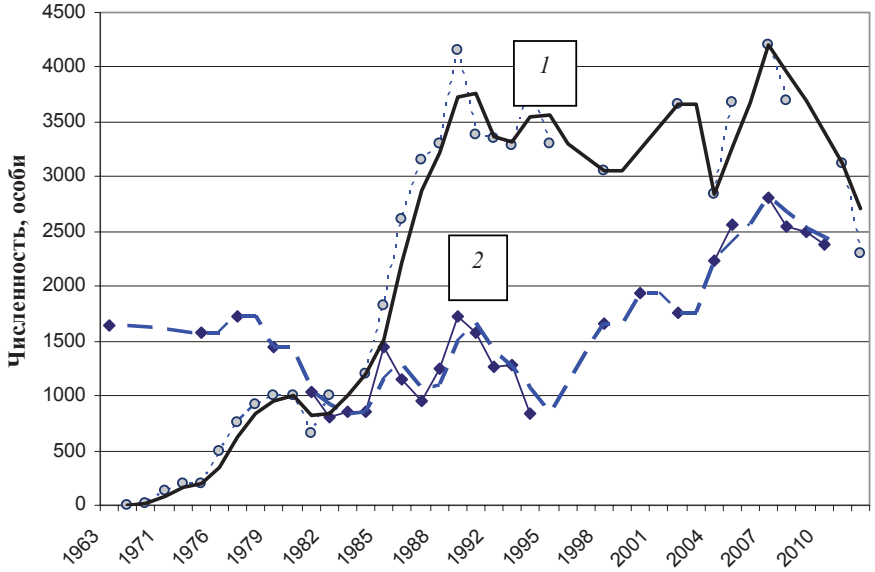

Рис. 2. Тренды общей численности беринговской (*1*) и медновской (*2*) группировок каланов с 1963 по 2012 г.

Fig. 2. Trends of total number for the sea otter groups on Bering (*1*) and Medny (*2*) Islands in 1963–2012

Материалы и методы

Материалом для работы послужили данные учётов численности беринговской и медновской группировок каланов с начала 1970-х гг., проводимых сотрудниками Командорской инспекции Севвострыбвода и Командорского заповедника, а также данные по сезонной смертности каланов. Ввиду того что основной падёж каланов о. Беринга приходится на зимне-весенний период (рис. 3), за начало годового цикла приняли начало октября, т.е. месяц, когда основная масса погибших за этот период животных собрана и начинают поступать сведения о свежепавших животных. Всего за период с октября 1995 по сентябрь 2012 г. включительно обработаны останки от 4400 каланов. Убитых браконьерами особей в анализ не включали.

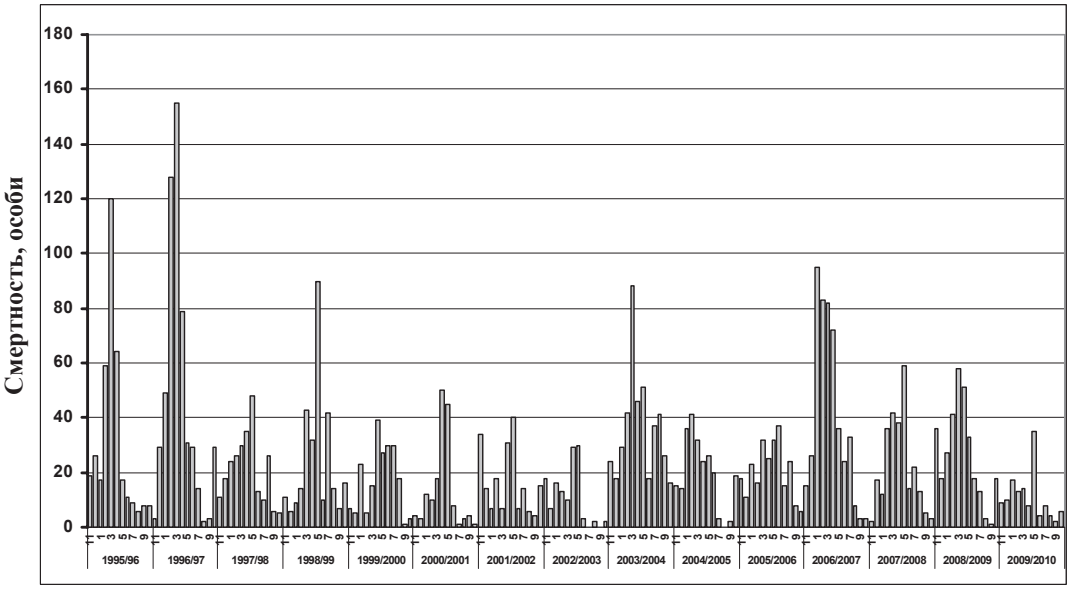

Рис. 3. Уровень сезонной смертности каланов с 1995 по 2011 г.

Fig. 3. Seasonal mortality of sea otter in 1995–2011

Оценивали также плотность распределения каланов вдоль северного, восточного и западного побережий о. Беринга, восточного и западного побережий о. Медного. При сравнении наших данных с данными предыдущих исследователей (Bodkin et al., 2000) для оценки изменений в пространственном распределении животных на акватории о. Беринга были использованы данные по плотности распределения каланов в акватории северного, восточного, западного побережий по изобате 50 м (площадь участков соответственно 155,6, 482,0, 390,5 км²). При этом всю прибрежную полосу о. Беринга разделили на три участка — северный, западный, восточный (см. рис. 1). Данные участки были приурочены к основным залёжкам животных (на мысах Северо-Западный, Вакселя, Монати). Для о. Медного площадь акватории западного побережья по изобате 50 м составляла 149 км², восточного — 134 км².

Возрастной и половой состав павших животных определяли с помощью общепринятых методик применительно к местной популяции: пол с определённой долей достоверности устанавливали по ширине верхнего клыка, строению тазовых костей (Schneider, 1973; Рязанов, Маминов, 1996); возраст оценивали по кольцевым структурам цемента зубов (верхних клыков или резцов — Клевезаль, 1988).

Результаты и их обсуждение

Численность и возрастно-половой состав павших каланов командорской группировки

Установлено, что численность островных субпопуляций калана за последние 20 лет на о. Медном изменялась от 845 до 2813 животных, на о. Беринга — от 2305 до 4197 (см. рис. 2). В результате проведённых исследований не отмечено какой-либо зависимости в периодичности таких колебаний. В основном сокращение численности происходит вследствие повышения уровня сезонной смертности в зимне-весенний период. Периодически снижение численности животных на одном из островов сопровождается заметным повышением численности животных на другом (2002 г.) без существенного увеличения уровня общей смертности (см. рис. 3), что может свидетельствовать о существовании некоторой миграционной активности животных между островами. Однако начиная с 2007 г. отмечается заметное снижение численности каланов на о. Беринга, которое за 5 лет составило до 1900 животных в год (более 40 % общей численности 2007 г.) Данное уменьшение численности популяции объяснить затруднительно, так как при одинаковых условиях обитания и значительно большей продолжительности существования медновской группировки вполне вероятно предположить, что именно медновская субпопуляция должна испытывать кормовой стресс. Дальнейшие исследования могли бы пролить свет на судьбу беринговской группировки.

Проведенный регрессионный анализ показал, что численность популяции каланов о. Медного имеет слабую тенденцию к увеличению ($R = 0,594$; $R^2 = 0,353$; $F (1, 22) = 11,978$; $Sx = 467,97$; $p < 0,002$; рис. 4). Для о. Беринга рассчитаны два уравнения регрессии. Для первого периода (рост популяции до 1991 г.; рис. 5) коэффициент регрессии достаточно высок и статистически достоверен ($R = 0,893$; $R^2 = 0,798$; $F (1, 17) = 67,143$; $p < 0,0001$; $Sx = 604,0$), для второго периода (стабилизация численности; рис. 6) регрессия менее выражена и недостоверна ($R = 0,360$; $R^2 = 0,129$; $F (1, 8) = 1,193$; $p < 0,306$; $Sx = 396,12$).

Плотность распределения каланов по акватории

Рассматривая плотность распределения каланов по акватории, отметим, что на о. Беринга наибольшая плотность распределения животных различных социальных групп вдоль северного побережья на различных участках изменяется в разные годы от 4,1 до 7,7 особи на 1 км^2 (рис. 7, 8). Отмечается несколько периодов сокращения плотности распределения животных по акватории — в 1998 г., в 2004, с 2008 г. и по настоящее время. Если спад численности в 1998 г. отразился в основном на независимых каланах (рис. 7), то в 2004 г. сокращение плотности распределения по акватории в основном

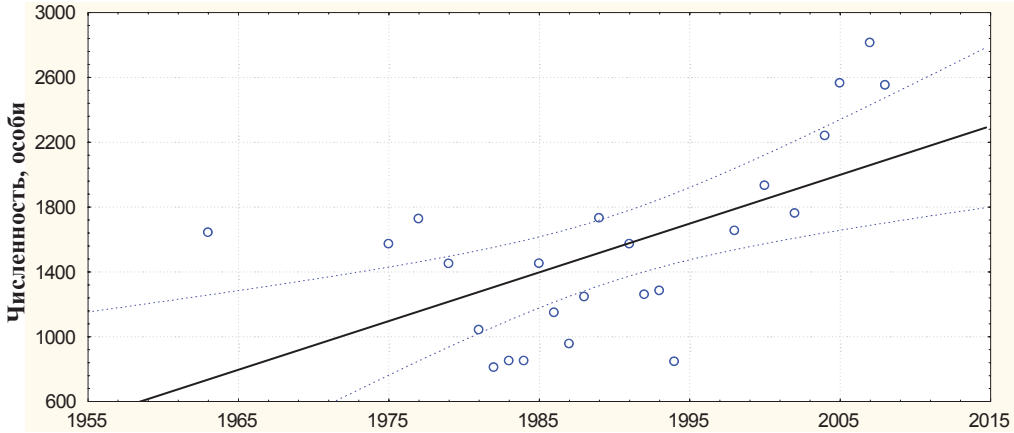

Рис. 4. Линия регрессии, доверительный интервал (95 %) уровня численности каланов о. Медного за период с 1963 по 2008 г.

Fig. 4. Linear approximation of the sea otter abundance change on Medny Island in 1963–2008 with 95 % confidence interval

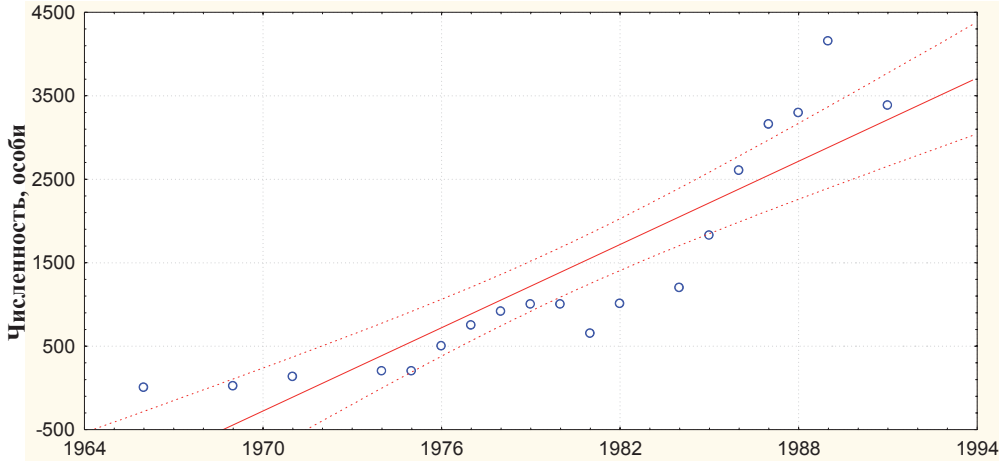

Рис. 5. Линия регрессии, доверительный интервал (95 %) уровня численности каланов о. Беринга на начальном этапе развития островной группировки (с 1965 по 1991 г. включительно)

Fig. 5. Linear approximation of the sea otter abundance change on Bering Island in the initial stage of the group development (1965–1991) with 95 % confidence interval

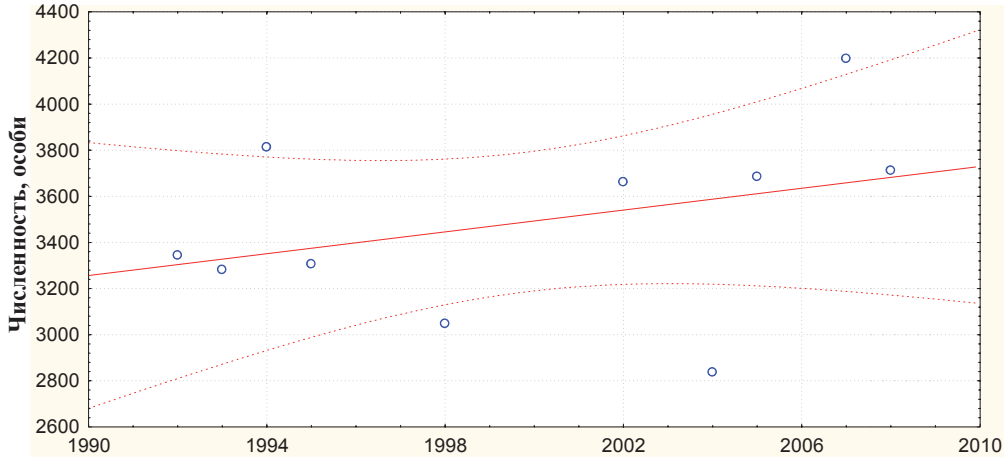

Рис. 6. Линия регрессии, доверительный интервал (95 %) уровня численности каланов о. Беринга за период с 1991 по 2008 г. включительно

Fig. 6. Linear approximation of the sea otter abundance change on Bering Island in 1991–2008 with 95 % confidence interval

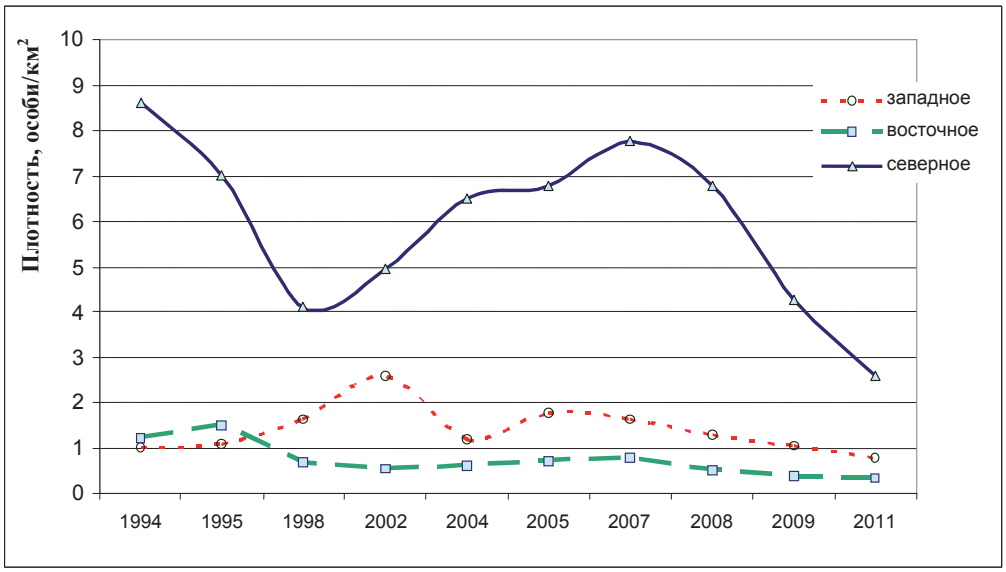

Рис 7. Распределение независимых животных по побережьям о. Беринга с 1994 по 2011 г.
Fig. 7. Distribution of independent sea otter individuals around Bering Island in 1994–2011

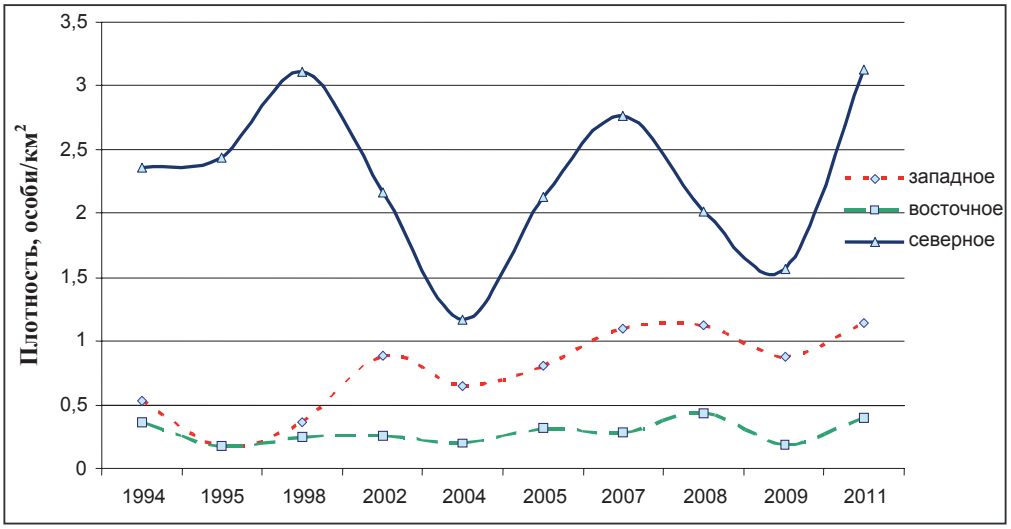

Рис. 8. Распределение самок с детенышами по побережьям о. Беринга с 1994 по 2011 г.
Fig. 8. Distribution of sea otter females with pups around Bering Island in 1994–2011

коснулось самок со щенками (рис. 8). Изменение плотности распределения животных разных социальных групп с 2008 г. и по настоящее время идёт разнонаправленно: плотность распределения независимых животных вдоль всех побережий сокращается (примерно в 4 раза), в то время как плотность распределения самок, наоборот, увеличивается примерно в 2 раза.

Для о. Медного не отмечено таких резких колебаний в распределении животных, за исключением резкого увеличения плотности распределения независимых каланов вдоль одного из побережий в 1998–2000 гг. (примерно в 1,5 раза, в период спада численности этой группы животных у побережья о. Беринга; рис. 9, 10), что, вполне вероятно, является свидетельством миграции из южной части о. Беринга на о. Медный некоторой части группировки независимых животных как наиболее мобильной части популяции. В отличие от о. Беринга, на о. Медном с 2004 г. плотность распределения (и численность) каланов на обоих побережьях продолжала увеличиваться вплоть до 2008 г., когда произошло резкое снижение численности и плотности распределения

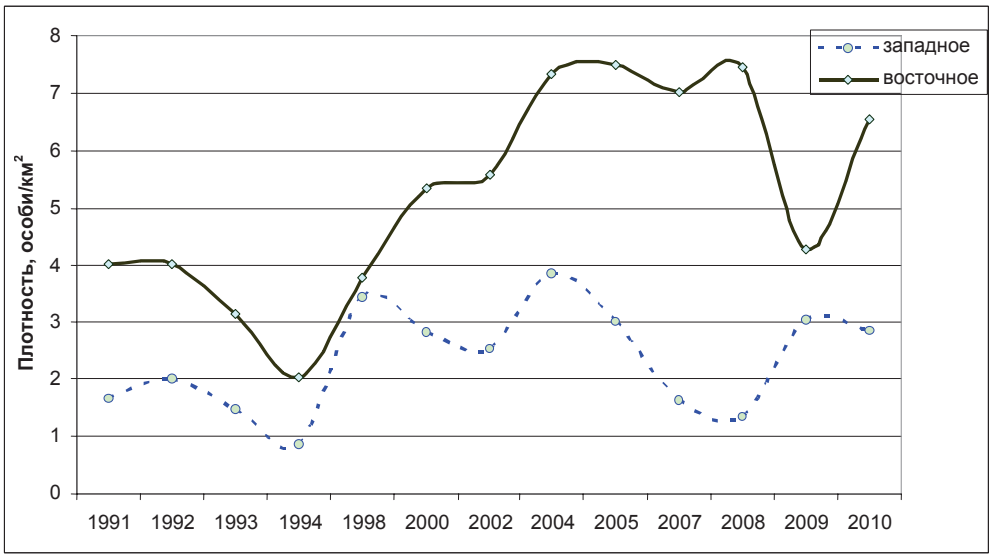

Рис. 9. Распределение независимых животных по побережьям о. Медного с 1991 по 2010 г.
Fig. 9. Distribution of independent sea otter individuals around Medny Island in 1991–2010

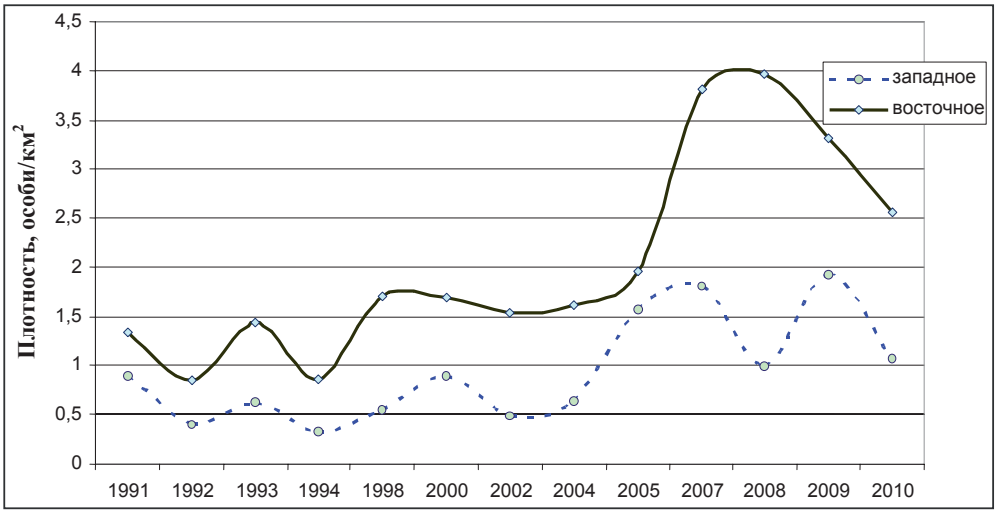

Рис. 10. Распределение самок с детенышами по побережьям о. Медного с 1991 по 2010 г.
Fig. 10. Distribution of sea otter females with pups around Medny Island in 1991–2010

животных по акватории обоих островов (на восточном побережье о. Медного плотность распределения независимых животных несколько возросла, но общая тенденция к сокращению численности сохранилась).

Уровень сезонной смертности

Уровень сезонной смертности командорской группировки каланов по причине отсутствия регулярных наблюдений на о. Медном в основном оценивается по смертности животных на о. Беринга. Основной падёж приходится на зимне-весенний период — с января по май. Максимальная смертность отмечалась в зимний сезон 1990/91 г. (рис. 11), когда погибло в общей сложности более 900 каланов, что составляло примерно 25 % от численности всей популяции.

В более поздний период (в сезоны 1996/97, 2003/2004, 2006/2007 гг.) отмечались случаи массовой гибели животных, доходящие до 500 погибших особей за сезон, но они не превышали 15–16 % от численности популяции, и такая высокая смертность компенсировалась высоким приростом (до 20–25 %) популяции.

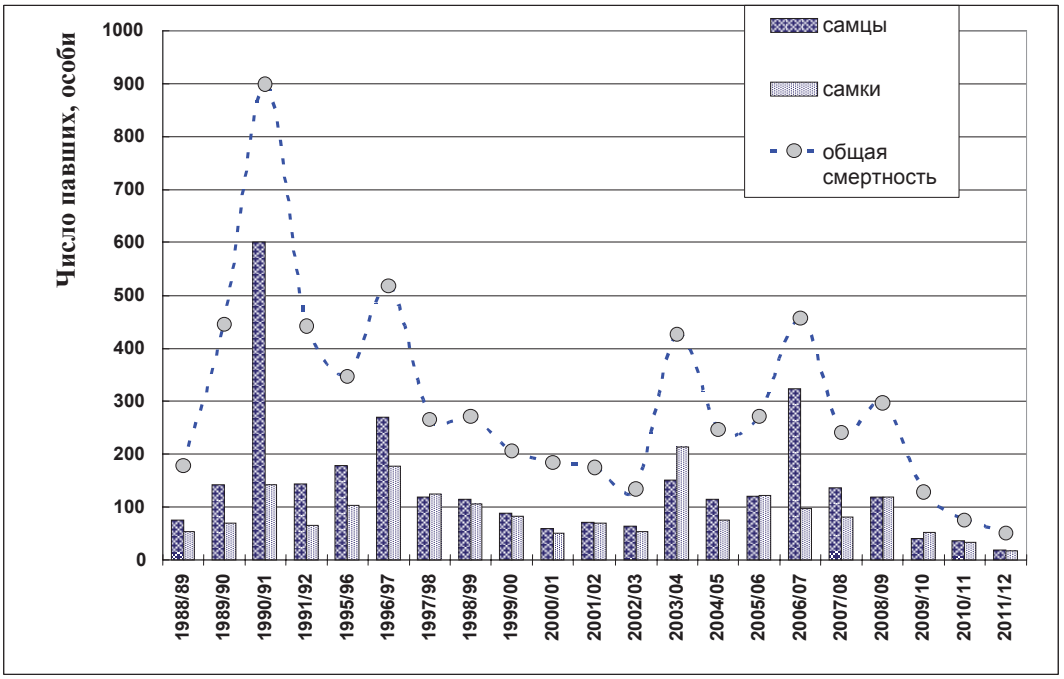

Рис. 11. Колебания уровня половой и сезонной смертности беринговской группировки каланов за период с 1988 по 2012 г.

Fig. 11. Year-to-year changes of seasonal mortality for sea otters on Bering Island in 1988–2012, by gender

Анализируя возрастной и половой состав павших животных, отметим, что в начальный период (до 1991 г.), при заселении о. Беринга, в основном гибли самцы среднего репродуктивного возраста и молодые особи после отлучения от матери (в возрасте 5–6 мес). В период стабилизации состояния популяции смертность животных разного пола была примерно одинакова и гораздо ниже, чем в период её роста (рис. 11). Основная нагрузка при этом приходилась на животных старших возрастных классов и молодых особей в возрасте до года. В сезон 2006/2007 г. вновь отмечалось значительное увеличение смертности самцов старших возрастов и общего уровня смертности, что, вполне вероятно, проявилось в дальнейшем снижением общей численности всей местной субпопуляции и плотности распределения животных по акватории острова.

Взаимосвязь возрастно-половой структуры популяции и сезонной смертности каланов

Ранее нами установлено, что в командорской группировке каланов в период значительного увеличения уровня годовой смертности происходит существенная перестройка возрастно-половой и пространственной сегрегации внутри островной группировки (Загребельный, 2004). Данные, полученные в этот период путем сбора останков от павших животных на различных участках острова, не отражают картину пространственного распределения каланов на этих участках в летний период. Однако в период относительной стабилизации уровня ежегодной смертности отмечается обратная тенденция: останки павших на различных участках острова достаточно хорошо описывают плотность распределения каланов в акватории. Хочется отметить, что данное правило применимо в случае, когда сбор данных по павшим животным проводится регулярно и интенсивно на всех участках побережья.

В целом необходимо констатировать, что по полученной в ходе сбора павших животных демографической информации нельзя судить о возрастно-половой структуре популяции на выбранных нами участках, так как она меняется в течение года из-за сезонных миграций животных. Постоянной в летний (сезон учётных работ) и

зимне-весенний (сезон основной смертности) периоды остается только плотность распределения животных по акватории.

Говоря о причинах изменения плотности распределения каланов вдоль различных участков акватории о-вов Беринга и Медный, можно отметить несколько тенденций: в некоторые сезоны резкие изменения численности можно объяснить только за счёт миграционной активности животных с одного острова на другой (в основном за счёт независимых животных как наиболее мобильной части популяции), и это перемещение также взаимосвязано со значительным увеличением общего уровня сезонной смертности животных на о. Беринга (примерно в 1,5 раза для самок и самцов в 1996–1997 гг.). Вполне вероятно, что в этот период происходит значительное сокращение кормовой базы, и животные вынуждены перемещаться на другой остров. В другом случае сокращение численности и плотности распределения животных не приводило к значительному увеличению их миграционной активности между островами, так как падёж коснулся в основном самок как менее мобильной части популяции (в 2003–2004 гг.).

Сокращение численности, наблюдаемое в зимний сезон 2006/2007 г., более трагично отразилось на обеих группировках. Численность каланов на о. Беринга с 2008 по 2011 г. сократилась немногим более чем на 1000 животных (около 25 % общей численности), в 2012 г. — ещё на 700 каланов, и это сокращение коснулось в основном независимых животных. Вероятно, часть из общей убыли (более чем 1700 животных) вновь мигрировала на о. Медный, но эту версию не удалось проверить, так как с 2010 г. учётные работы на острове не проводили. Значительное сокращение численности беринговской группировки каланов с 2007 г., которая достигала за последние 5 лет более 40 % общей численности, может являться результатом кормового стресса, когда животные тратят на добычу пропитания значительно больше времени, чем требуется при благоприятном состоянии кормовых ресурсов. Как следствие этого — уменьшение их упитанности, понижение иммунитета и общей устойчивости организма к неблагоприятным условиям. Однако нами не зафиксировано резкого увеличения смертности внутри группировки. В любом случае эта ситуация требует изучения, так как столь высокая численность животных не может поддерживаться бесконечно долго из-за ограниченности кормовых ресурсов островного шельфа.

Сравнивая сезонную смертность на Командорских островах, Аляске, некоторых других участках северных частей ареала вида, отметим, что смертность каланов резко повышается в период отлучения щенков от матери и перехода их на самостоятельное питание. Пик рождаемости щенков на Командорском архипелаге в основном приходится на зимне-весенний период (Барабаш-Никифоров и др., 1968; Kenyon, 1969), в отличие от поздне-зимнего и ранне-осеннего пиков рождаемости в калифорнийской популяции каланов (Riedman et al., 1994). Критического возраста независимости (5,5 мес; Riedman et al., 1994) рожденные весной командорские каланы достигают к осени. В суровый зимний период значительная часть из них гибнет, что отчётливо видно при оценке возраста павших животных. Отметим, что на Командорских островах зачастую останки павших молодых животных полностью съедаются хищниками (песцы, вороны, чайки), поэтому реальная смертность этой группы животных значительно выше.

Наша интерпретация процессов в островной группировке каланов о. Беринга подтверждается данными по другим популяциям этого вида (Аляска, Алеутские острова): при возрастании уровня сезонной смертности увеличивается смертность молодых животных и животных в возрасте 6–8 лет, при стабилизации уровня смертности падеж в основном приходится на животных старших возрастных классов (от 8 лет и старше; Kenyon, 1969; Ballachey et al., 1994). Можно отметить, что исследуемые нами процессы в изолированной группировке каланов о. Беринга подчиняются общим демографическим законам.

Заключение

В результате проведенных исследований установлено:

а) показатели ежегодной смертности могут быть критерием оценки благополучия командорской группировки каланов;

б) начиная с 1999 г. популяция каланов о. Беринга находится в фазе стабилизации пространственной и возрастно-половой структуры;

в) при стабилизации возрастно-половой и пространственной структуры популяции выявлен высокий уровень смертности у животных старших возрастных групп (от 8 лет и старше); смертность животных среднего репродуктивного возраста незначительна;

г) о плотности распределения каланов в акватории острова можно судить исходя из данных сборов останков павших животных на различных участках острова, так как в течение года она изменяется незначительно, при условии регулярного выполнения сборов павших животных и их останков;

д) по данным, полученным на основе анализа останков павших животных (погибших в основном в зимне-весенний период), нельзя судить о возрастно-половой структуре популяции в целом, так как она изменяется на различных участках акватории по сезонам.

По результатам работы американских исследователей, которые с помощью подводной съёмки в 2008–2009 гг. исследовали кормовую базу командорских каланов, животные на о. Беринга испытывают пищевой стресс из-за оскудения кормовой базы (Tim Tinker, устное сообщение). Действительно, численность каланов на Командорских островах до последнего времени была максимальной за последние 100 лет (данные по численности за предыдущий исторический период отсутствуют). На основе уже имеющихся данных можно предположить три пути развития местных группировок калана:

— незначительное сокращение численности до нового оптимального состояния, которое сможет прокормить кормовая база (за счёт увеличения уровня смертности или сокращения уровня рождаемости);

— маловероятный сценарий — неконтролируемое сокращение численности (по примеру Алеутских или Курильских островов). Причины сокращения численности в этом случае будут неясными (вполне возможно, от болезней, протекающих в переполненных популяциях; от хищничества косаток, как предполагают американские исследователи; в результате нефтяного разлива и резкого сокращения кормовой базы, накопления в организме тяжелых металлов и поллютантов в результате загрязнения акватории);

— сохранение текущего статуса популяции.

Вполне вероятно, что в настоящее время мы видим реализацию первого сценария развития командорских островных популяций. Необходимы дальнейшие исследования с привлечением современных методов учёта численности и проведением оценки емкости кормовой базы.

Список литературы

Арсеньев В.К. Командорские острова в 1923 году // Рыбные и пушные богатства Дальнего Востока. — Владивосток : Научпромбюро Дальрыбохоты, 1923. — С. 421–465.

Барабаш-Никифоров И.И. Калан : монография. — М. : Совет Министров РСФСР, 1947. — 267 с.

Барабаш-Никифоров И.И., Мараков С.В., Николаев А.М. Калан (морская выдра) : монография. — Л. : Наука, 1968. — 184 с.

Бурдин А.М. Положение рода *Enhydra* в системе мустелид и дифференциация его популяций в северо-западной части Тихого океана : автореф. дис. … канд. биол. наук. — М. : ИЭМЭЖ АН СССР, 1987. — 25 с.

Бурдин А.М., Севостьянов В.Ф. Изменение питания каланов на о. Медном // Каланы и котики Командорских островов. — Петропавловск-Камчатский, 1987. — С. 8–10.

Загребельный С.В. Возрастно-половой состав павших и пространственное распределение каланов *Enhydra lutris* L. острова Беринга (Командорский архипелаг) // Экология. — 2004. — № 6. — С. 1–8.

Загребельный С.В. Новые данные по численности командорской группировки калана // Актуальные вопросы в области охраны природной среды. Информационный сборник ФГУ «ВНИИ природы». — М. : ВНИИ природы, 2009. — С. 108–110.

Загребельный С.В., Фомин В.В. Некоторые показатели смертности каланов на острове Беринга в 1995–1999 гг. и основные тенденции развития их популяции в 1980–99 гг. // Резуль-

таты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока в 1991–2000 гг. — М. : ВНИРО, 2001. — С. 186–190.

Клевезаль Г.А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях : монография. — М. : Наука, 1988. — 284 с.

Мымрин Н.И. К экологии калана о. Беринга // Морские млекопитающие : мат-лы 6-го Всесоюз. совещ. — Киев : Наук. думка, 1975. — Ч. 2. — С. 23–25.

Рязанов Д.А., Вертянкин В.В., Никулин В.С., Фомин В.В. Изучение смертности каланов (*Enhydra lutris*) на Командорских островах при проведении популяционного мониторинга // Зоол. журн. — 2002. — Т. 81, вып. 8. — С. 999–1007.

Рязанов Д.А., Маминов М.К. Определение пола и возраста по клыкам у калана (*Enhydra lutris*) // Зоол. журн. — 1996. — Т. 75, № 4. — С. 593–601.

Севостьянов В.Ф., Бурдин А.М. Перспективы роста беринговской группы командорской популяции калана // Каланы и котики Командорских островов. — Петропавловск-Камчатский, 1987. — С. 15–18.

Суворов Е.К. Командорские острова и пушной промысел на них : монография. — СПб., 1912. — 324 с.

Ballachey B.E., Bodkin J.L., DeGange A.R. An overview of sea otter studies // Marine mammals and the Exxon Valdez. — San Diego : Acad. Press, 1994. — P. 47–59.

Bodkin J.L., Burdin A.M., Ryazanov D.A. Age- and sex-specific mortality and population structure in sea otters // Marine Mammal Science. — 2000. — Vol. 16, № 1. — P. 201–219.

Kenyon K.W. The sea otter in the eastern Pacific Ocean : North American Fauna. — 1969. — № 68. — 352 p.

Kvitek R.G., Oliver J.S. Sea otter foraging habits and effects on prey populations and communities in soft-bottom environments // The community ecology of sea otters. — Berlin : Springer-Verlag, 1988. — P. 22–47.

Laur D.R., Ebeling A.W., Coon D.A. Effects of sea otter foraging on subtidal reef communities off Central California // The community ecology of sea otters. — Berlin : Springer-Verlag, 1988. — P. 151–168.

Riedman M.L., Estes J.A. A review of the history, distribution and foraging ecology of sea otters // The community ecology of sea otters. — Berlin : Springer-Verlag, 1988. — P. 4–21.

Riedman M.L., Estes J.A., Staedler M.M. et al. Breeding patterns and reproductive success of California sea otters // J. Wildl. Manage. — 1994. — Vol. 58, № 3. — P. 391–399.

Schneider K.B. Age determination of sea otter // Final report research Feder. Aid in Wild. Resterat. Proj. W-17-4 and W-17-5. — 1973. — Job 8.1 OR. — P. 1–22.

Scriber K.T., Bodkin J.L., Ballachey B. Population genetic studies of the sea otter (*Enhydra lutris*): a review and interpretation of available date // Molecular genetics of Marine Mammals. Spec. Publ. — 1997. — № 3. — P. 197–208.

Van Blaricom G.R. Effects of foraging by sea otters on mussel-dominated intertidal communities // The community ecology of sea otters. — Berlin : Springer-Verlag, 1988. — P. 48–91.

Woodhouse C.D. Marine mammal beachings as indicators of population events // Marine mammal strandings in the United States: Proceedings of the Second Marine Mammal Stranding Workshop: NOAA Technical Report NMFS № 98. — 1991. — P. 111–115.

Поступила в редакцию 21.08.14 г.