

УДК 599.539:591.552

СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БЕЛУХ *DELPHINAPTERUS LEUCAS*, ОБИТАЮЩИХ У СОЛОВЕЦКИХ ОСТРОВОВ (БЕЛОЕ МОРЕ, РОССИЯ), НА ОСНОВЕ ДАННЫХ ФОТОИДЕНТИФИКАЦИИ: ВЫЯВЛЕНИЕ СОЦИАЛЬНЫХ КЛАСТЕРОВ

© 2025 г. Е. М. Панова*, В. В. Краснова, А. Д. Чернецкий

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

* e-mail: ye.panova@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.03.2024 г.

После доработки 18.06.2024 г.

Принята к публикации 03.10.2024 г.

Белухи *Delphinapterus leucas* ведут стадный образ жизни и формируют разные типы социальных групп, в состав которых могут входить как родственные, так и неродственные особи. За исключением пар мать–детеныш, сведения об индивидуальных ассоциациях в группах белух практически отсутствуют. Используя данные фотоидентификации, мы исследовали социальную организацию белух, обитающих в летний период у Соловецких островов в Белом море, на основании встреч 122 особей в репродуктивном скоплении у м. Белужий о. Соловецкий в июле–августе 2022 г. Обработку данных проводили в программе SOCPROG 2.9. Мы не выявили в скоплении социальных кластеров со стабильным индивидуальным составом. Тем не менее, некоторые пары особей, обычно включающие самку, имели высокие индексы ассоциации. В целом в парах наблюдалось снижение индексов ассоциации в течение периода исследования. На полученные результаты мог повлиять не только характер социальных связей между белухами, но и индивидуальные особенности посещения акватории скопления; в рамках данной работы эти факторы не могут быть разделены. Ассоциации особей вне района работ, а также за пределами периода наблюдений, остаются неизвестными.

Ключевые слова: китообразные, белуха *Delphinapterus leucas*, социальная структура, социальная организация, индекс ассоциации, Белое море, Соловецкие острова

DOI: 10.31857/S0030157425010115, EDN: DPIHND

ВВЕДЕНИЕ

Многие виды зубатых китообразных ведут групповой образ жизни. Социальная организация их сообществ может как обнаруживать сходство с таковой у наземных млекопитающих, так и иметь свои особенности [19, 21, 24]. Например, у кашалотов *Physeter macrocephalus* и африканских слонов *Loxodonta africana* социальные группы стабильны и включают родственных самок и их потомство [41]. У афалины *Tursiops sp.* структура сообществ флюидна и представлена группами разного размера и состава, которые часто формируются, распадаются и реформируются, и имеет общие черты с социальной организацией некоторых приматов [21, 22, 24]. Как и у наземных млекопитающих, социальная организация зубатых китообразных складывается под влиянием различных факторов, из которых основными являются доступность и распределение ресурсов, пресс хищников и необходимость заботы о по-

томстве [19, 20, 37], и может варьировать даже на внутривидовом уровне [17, 20, 23, 29].

Арктические китообразные, белухи *Delphinapterus leucas* ведут стадный образ жизни и могут образовывать скопления численностью до нескольких сотен и даже тысяч особей [6, 13, 39]. Для белух характерны миграции между местами зимовки и летнего обитания, к которым они привязаны и куда возвращаются из года в год, а также сезонная возрастно-половая сегрегация стад [8, 28, 33, 36, 39].

Многие аспекты социальной организации сообществ белухи в естественной среде изучены слабо. Первичная семейная группа белух состоит из самки с детенышем и иногда может включать еще одного детеныша старшего возраста [5, 7, 9, 11, 35, 39]. Также известны другие типы социальных группировок: объединения самок с детенышами, группы взрослых самцов, группы неполовозрелых особей, а также смешанные разновозрастные

и разнополые стада [1, 10, 14, 34, 35, 39]. За исключением устойчивых пар мать—детеныш, которые могут сохраняться на протяжении трех лет [11, 14], сведения об индивидуальных ассоциациях у белух немногочисленны. В основном они опираются на полевые наблюдения за визуально опознанными животным [1, 14, 15] или данные о перемещениях особей из одной группы, помеченных спутниковыми передатчиками [16, 39, 40]. В целом, социальная структура белухи считается флюидной [33, 34]. Членство в социальных группах изменчиво [1, 11, 35]; они могут объединять как родственных, так и неродственных животных [18, 35], складываясь в многоуровневое и динамичное сообщество [35]. Используя данные фотоидентификации, в настоящей работе мы исследовали социальную организацию белух, обитающих в летний период у Соловецких островов в Белом море и формирующих прибрежное скопление у м. Белужий о. Соловецкий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Соловецкое скопление белух

Белуха — единственный представитель китообразных, круглогодично обитающий в Белом море. В настоящее время на основе современных комплексных исследований белух Белого моря склонны относить к отдельной популяции [38]. Район Соловецких островов является местом постоянного летнего обитания беломорской белухи. Регулярное скопление белух можно наблюдать у м. Белужий о. Соловецкий (65° 04.47' N, 35° 30.75' E). Здесь в прибрежной акватории выделяются четыре участка, предпочитаемых белухами (участки А, В, С и А', рис. 1), где ежедневно, кроме штормовых дней, собирается до нескольких десятков особей [5, 10]. Время посещения животными данной акватории прежде всего зависит от приливо-отливного режима. Обычно белухи появляются в середине отлива; наибольшее их количество отмечается на максимальном отливе — начале прилива (малая вода); с середины прилива белухи начинают покидать акваторию у м. Белужий [10]. Соловецкое скопление имеет смешанный состав, представленный особями разного пола и возраста, преимущественно самками с детенышами разных возрастов и неполовозрелыми особями и меньшим количеством половозрелых самцов, число которых обычно увеличивается в июле [10]. Скопление формируется ежегодно во второй половине мая и существует до конца августа, являясь местом спаривания, рождения и выращивания детены-

шей, социализации и формирования иерархических отношений между животными. Основными формами активности белух являются разные виды социальных взаимодействий (родительское, половое, иерархические, игровое); кормовое поведение в соловецком скоплении не наблюдается [2, 9, 11].

Фотоидентификация

Работы по фотоидентификации, сопровождающие ежегодные (в июне—августе с 1995 г. по н. в.) береговые визуальные наблюдения белух у м. Белужий о. Соловецкий, ведутся с 2007 г. [14, 15]. Фотографирование белух осуществляют с наблюдательного пункта непосредственно перед центральным (“А”) участком (рис. 1) во время отлива, когда численность животных на акватории максимальна. Благодаря полусуточному приливо-отливному циклу на Белом море, определяющему два пика присутствия белух у м. Белужий, а также продолжительному полярному дню, за сутки можно проводить до двух фотографических сессий. Для съемки в разные годы использовали цифровые камеры Nikon (D80, D90, D850) с телеобъективами Nikkor 80—400 mm и Sigma 150—500 mm. Фотоснимки обрабатывают визуально с помощью программ Adobe Photoshop, ACDSee или FastStone Image Viewer. На фотографиях выделяют белух с естественными маркерами, которые позволяют идентифицировать животных в дальнейшем. Идентификацию проводят по двум сторонам тела или (чаще) по одной стороне. По сочетанию размера тела и окраски животного определяют возрастную категорию: “ad/subad” (белые и светло-серые особи от пяти лет и старше), “juv” (от двух до пяти лет) и “calf” (детеныши годовалого возраста и новорожденные). По возможности определяют пол идентифицированных особей.

По результатам работ по фотоидентификации белух соловецкого скопления создана регулярно пополняемая электронная база, включающая (на 2022 г.) > 500 идентифицированных особей. Она содержит следующую информацию: идентификационный номер особи, которой принадлежит опознанная сторона (либо обе стороны); фотография и описание индивидуального маркера (маркеров); сторона, на которой был зафиксирован маркер (левая, правая); пол (если определен); возрастная группа; наличие детенышей (для самок); даты регистрации особи. В каталоге преимущественно представлены особи возрастной категории ad/subad, поскольку они обладают более устойчивыми метками.

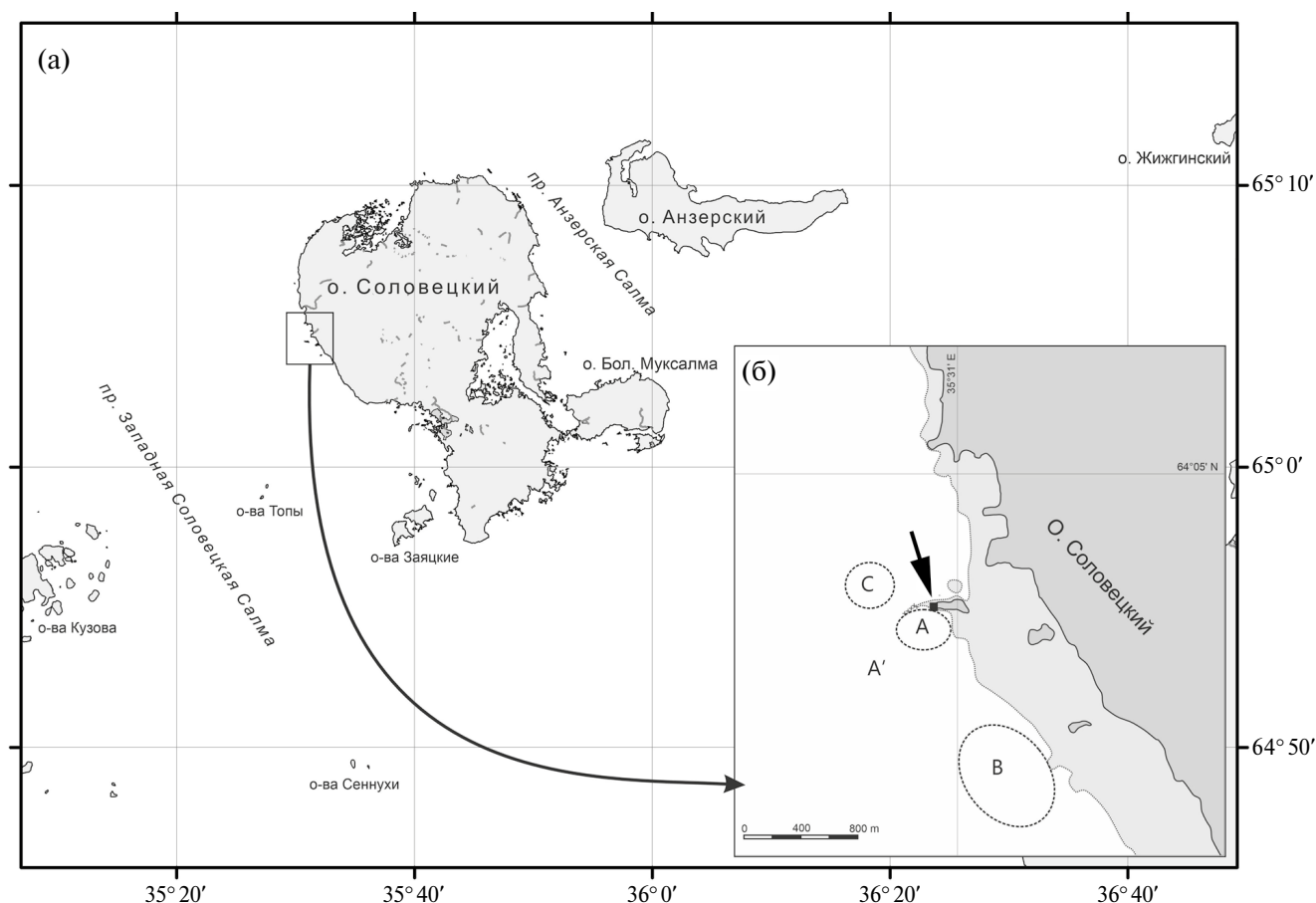


Рис. 1. А: карта Соловецких островов и прилегающей акватории. Б: карта района исследования (А, В, С и А' — предполагаемые участки пребывания белух у м. Белужий о. Соловецкий. Стрелкой указано расположение наблюдательного пункта).

Анализ социальной структуры

Для анализа социальной структуры соловецких белух были использованы данные фотопознания 2022 г., включающие 28 фотографических сессий, проведенных в течение 25 дней (с 11 июля по 6 августа 2022 г.). Данные включали 564 идентификации (от 1 до 42 идентификаций, в среднем 20 ± 12 идентификаций, за сессию) 122 особей следующих возрастных категорий: 114 ad/subad, 6 juv и 2 calf. Пол был определен у 35 особей: 27 самок и 8 самцов (или предположительно самцов). Ввиду разной степени сохранности маркеров [12], наиболее надежной является идентификация особей в пределах одного полевого сезона. В связи с этим, несмотря на то, что некоторые особи были встречены неоднократно в разные годы [14], анализ был ограничен одним полевым сезоном.

Обработку данных проводили в программе SOCPROG 2.9 compiled version [45], разработанной для всестороннего анализа социальной структуры сообществ животных на основе данных

об ассоциациях или взаимодействиях идентифицированных особей [43]. В основе анализа лежит расчет индекса ассоциации в парах особей (далее мы будем использовать слово “пары”, подразумеваемая комбинация любых двух особей), который в общем виде отражает долю времени, которую пары проводят вместе. Он принимает значения от 0 (особи никогда не наблюдались вместе) до 1 (особи всегда наблюдались вместе) и обычно является симметричным. Данные наблюдений делятся на временные отрезки — периоды (sampling periods), для каждого из которых определяется, была ли пара ассоциирована или нет.

Мы считали пары ассоциированными, если обе особи наблюдались на центральном участке А (там, где осуществляли фотосъемку животных) в течение одной фотографической сессии. При анализе социальной структуры учитывали только белух возрастной категории ad/subad, встреченных в четырех или более сессиях. Раздельный анализ для самцов и самок не проводили, так как у большинства идентифицированных животных

пол не был определен. Для оценки силы ассоциации в парах использовали простой индекс ассоциации, который представляет собой соотношение числа временных периодов, когда две особи были ассоциированы, к числу временных периодов, когда была идентифицирована хотя бы одна из них. В качестве временного периода был выбран один день.

Для оценки уровня социальной дифференциации соловецких белух в программе SOCPROG с использованием метода максимального правдоподобия [43] был рассчитан показатель социальной дифференциации S . Он представляет собой коэффициент вариации истинных индексов ассоциации и отражает меру вариабельности ассоциаций в сообществе: если S близок к 0, взаимодействия особей внутри сообщества однородны, если около 1 или более — вариабельны. Принята следующая градация: при $S < 0.3$ сообщество скорее однородно, при $S > 0.5$ — дифференцировано, при $S > 2$ — сильно дифференцировано [45]. Аккуратность представления истинной социальной системы может быть оценена по коэффициенту корреляции (r) между истинными и рассчитанными индексами ассоциации, где r , близкое к 1, означает хорошую репрезентативность, 0.4 — приемлемую [43]. Стандартные ошибки для S и r были рассчитаны при помощи бутстрап-метода (100 повторений).

На основании матрицы индексов ассоциации в парах была построена социальная сеть (социограмма) — графическое изображение связей особей в сообществе, где расстояние между узлами (особями) находится в обратной зависимости от их индексов ассоциации.

Для выявления в скоплении возможных группировок (кластеров особей) были выполнены (1) иерархический кластерный анализ и (2) деление сообщества, основанное на оценке модулярности [45]. В первом случае в качестве метода кластеризации были использованы методы одиночной связи, полной связи, средней связи и Варда. Для оценки эффективности проведенного кластерного анализа был рассчитан кофенетический коэффициент корреляции (ССС). При $ССС > 0.8$ дендрограмма считается репрезентативным отображением матрицы ассоциаций. Во втором случае кластеры определялись таким образом, чтобы значения индексов ассоциации были в целом высокими между особями одного кластера и в целом низкими между особями из разных кластеров. Качество полученного разбиения оценивается при помощи модулярности (Q). Оптимальным разбиением является то,

которое максимизирует Q ; при $Q \geq 0.3$ деление считается годным [45].

SOCPROG позволяет изучить временные закономерности в социальных отношениях. Для этого используется показатель “lagged association rate” (LAR) [44], который является оценкой вероятности повторной ассоциации пары спустя определенный период времени после предшествующей ассоциации. LAR может быть обобщен для всей совокупности идентифицированных особей. Этот показатель обычно отображается в виде графика зависимости от времени и отражает, как ассоциации в парах изменяются со временем. Мы рассчитали показатель LAR для всех идентифицированных особей категории ad/subad ($N = 114$) независимо от количества их встреч [43]. Для сравнения с LAR был рассчитан “нулевой” показатель ассоциаций “null association rate” (NAR) — ожидаемое значение LAR при отсутствии предпочитаемых ассоциаций, учитывающее количество ассоциаций каждой особи в каждом временном периоде. Для расчета стандартных ошибок использован метод складного ножа.

На основании индивидуальной истории встреч 114 особей категории ad/subad в SOCPROG была исследована вероятность повторной идентификации “lagged identification rate” (LIR) — вероятность того, что особь, идентифицированная в какой-то момент времени в районе исследования, будет повторно идентифицирована здесь во время всякой единичной идентификации спустя определенный период времени [42, 43]. Показатель LIR позволяет исследовать перемещения животных из/в район работ, а также может помочь в интерпретации временной изменчивости ассоциаций в парах. Снижение показателя указывает на постоянную убыль особей, тогда как его выравнивание позволяет предположить, что часть особей являются резидентами или возвращаются обратно после эмиграции (реиммигрируют).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среди 122 идентифицированных белух 24 особи были встречены в скоплении однократно, 36 особей — 2–3 раза, 62 особи — 4 и более раз (максимум — 18 раз). Кривая накопления идентифицированных особей, представленная на рис. 2, демонстрирует выход на плато в последнюю неделю наблюдений.

Социальная организация

Из 114 особей возрастной категории ad/subad 59 особей (20 самок, 5 самцов и 34 неопределенного пола) были идентифицированы не менее

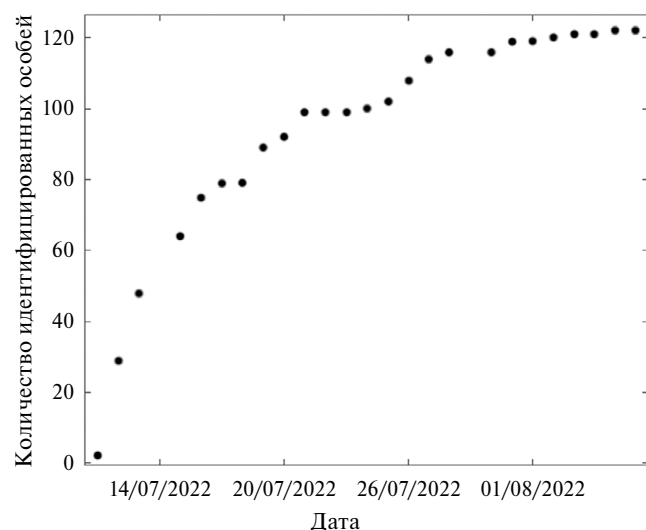


Рис. 2. Кривая накопления идентифицированных особей в течение периода наблюдений (11 июля – 6 августа 2022 г.).

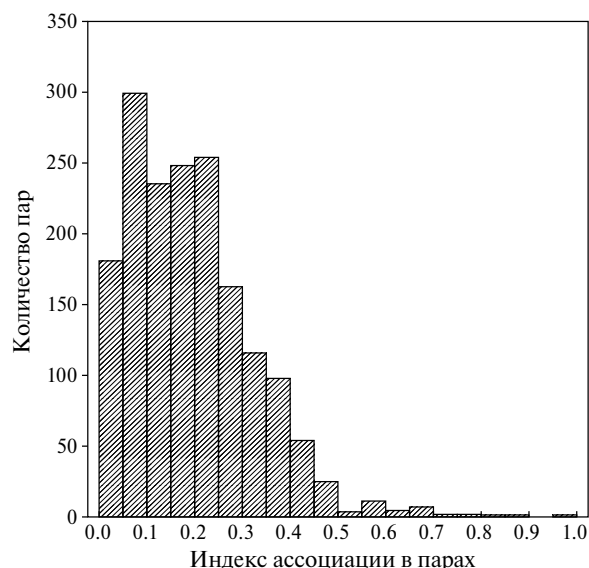


Рис. 3. Распределение индексов ассоциации в парах особей.

4 раз и включены в анализ социальной структуры. Показатель социальной дифференциации S составил 0.33 ($SE = 0.06$), что свидетельствует о низкой дифференциации сообщества (под сообществом подразумевается выборка из 59 особей). Коэффициент корреляции между истинными и рассчитанными индексами ассоциации r составил 0.48 ($SE = 0.05$).

Для проанализированных особей среднее значение индексов ассоциаций составило 0.20 ± 0.05 ,

максимальное значение — 0.60 ± 0.17 ($N = 59$). Распределение индексов ассоциаций в парах особей (N пар = 1711) представлено на рис. 3. В табл. 1 приведены примеры пар с наибольшими индексами ассоциации (> 0.67).

Визуальный анализ социограммы (рис. 5), деление сообщества, основанное на оценке модулярности, а также иерархический кластерный анализ не выявили явных кластеров среди идентифицированных особей. Максимальный

Таблица 1. Примеры пар особей с наибольшими индексами ассоциации

Индекс ассоциации	Состав пары. Указаны возрастная категория и пол (F – самка, M – самец, U – не определен)	Комментарий
1	Ad U / Ad U	Две светло-серых особи в группе с активными социополовыми взаимодействиями с участием самцов
0.89	Ad F+calf / Ad U	Наблюдались рядом друг с другом. Обе взрослые особи и детеныш имели визуально сходные кожные поражения (рис. 4)
0.83	Ad M / Ad U	Ad U – крупная белая особь без кожных поражений, что характерно для самцов [12]
0.80	Ad F+calf / Ad U	–
0.78	Ad F+calf / Ad F+calf	–
0.75	Ad U / Ad U	–
0.71	Ad F+calf / Ad U	–
0.70	Ad F+calf / Ad U	Ad U – светло-серая особь, предпочитающая находиться в группах самок
0.70	Ad F+calf / Ad F+calf	Обе самки имели визуально сходные кожные поражения
0.68	Ad F+calf / Ad U	Ad U – светло-серая особь, предпочитающая находиться в группах самок
0.68	Ad F / Ad U	Наблюдались рядом друг с другом. Ad U – светло-серая особь, предпочитающая находиться в группах самок



Рис. 4. Белуха с неопределенным полом (Ad U) и самка (Ad F) со своим детенышем (Calf), которые наблюдались в соловецком скоплении вместе. Все три особи имеют визуально схожие кожные поражения.

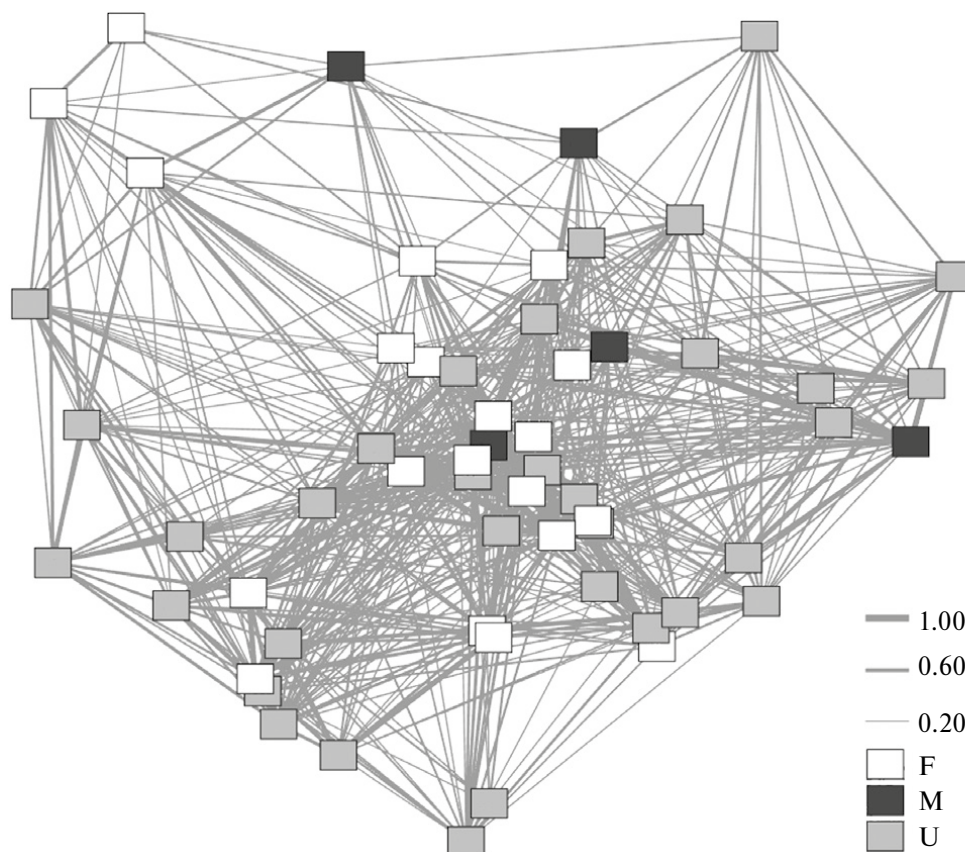


Рис. 5. Социограмма, построенная на основе матрицы ассоциаций в парах идентифицированных особей (N особей = 59). Толщина линий отражает величину индекса ассоциации; значения менее 0.2 не представлены. Цвет прямоугольников обозначает пол: белый – самки (F), черный – самцы (M), серый – пол не определен (U).

показатель модулярности Q составил 0.11 (ниже порогового значения 0.3); ни для одного из методов кластеризации CCC не превысил 0.67 (ниже порогового значения 0.80 для эффективного представления социальной структуры).

В течение периода наблюдений вероятность повторной ассоциации (LAR) в парах особей снижается, к концу периода наблюдений достигая значений “нулевого” показателя ассоциации (NAR) (рис. 6).

Посещаемость скопления на основе истории индивидуальных идентификаций

Динамика вероятности повторной идентификации (LIR) 114 особей возрастной категории ad/subad представлена на рис. 7. Наилучшим образом она описывается математической моделью с экспоненциальным снижением частоты идентификации и ее стабилизацией на некотором ненулевом уровне (синяя кривая на рис. 7). Данная модель предполагает, что в скоплении есть доля резидентных особей и/или часть особей покидает скопление, но потом возвращается вновь.

ОБСУЖДЕНИЕ

История встреч идентифицированных особей в течение летнего полевого сезона 2022 г. подтверждает выводы, полученные на основании многолетнего мониторинга соловецкого скопления [11, 14]: м. Белужий о. Соловецкий является частью летнего ареала соловецких белух, которые обладают различной степенью привязанности к данной акватории. Социальная структура

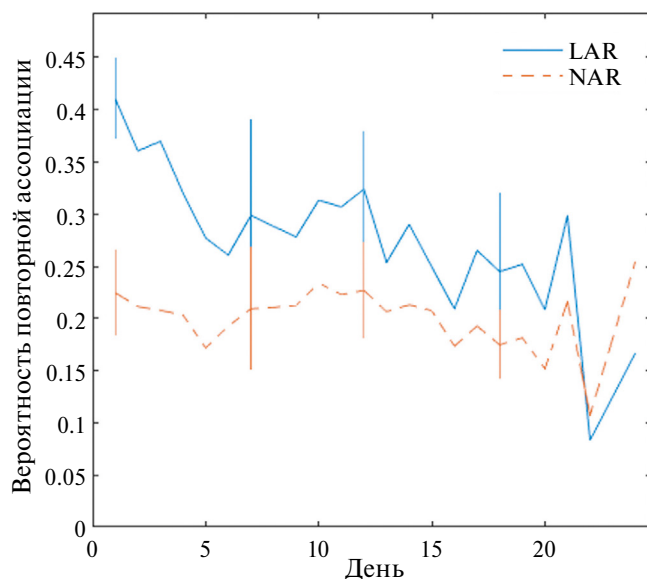


Рис. 6. Динамика вероятности повторной ассоциации пар особей LAR и “нулевого” показателя ассоциации NAR (среднее $\pm$ SE).

данного сообщества, по-видимому, не совсем гомогенна, однако мы не выявили в нем каких-либо социальных кластеров со стабильным индивидуальным составом. Похожее исследование было проведено ранее для белух из залива Кука (Аляска), которое также не обнаружило признаков существования отдельных кластеров или подгрупп среди идентифицированных особей [31, 32].

Тем не менее, некоторые пары особей регулярно наблюдались в скоплении одновременно, за счет чего имели высокие индексы ассоциации. Чаще всего в состав этих пар входила самка с детенышем. Из-за особенностей методики (ассоциированными считались все особи, зарегистрированные на участке А за одну фотографическую сессию) высокие индексы ассоциации не являются однозначным свидетельством социальных предпочтений особей, а могут отражать сходство режима посещения района исследований. У самок, например, он мог быть продиктован общими потребностями, связанными с деторождением и заботой о детенышах в комфортных условиях акватории у м. Белужий [10, 11]. Согласно данным визуальных наблюдений (Краснова, полевые наблюдения), в некоторых случаях животные из этих пар действительно держались вместе. Известно, что в соловецком скоплении самки с детенышами могут формировать временные объединения с другими самками, которые можно наблюдать в течение нескольких дней [11].

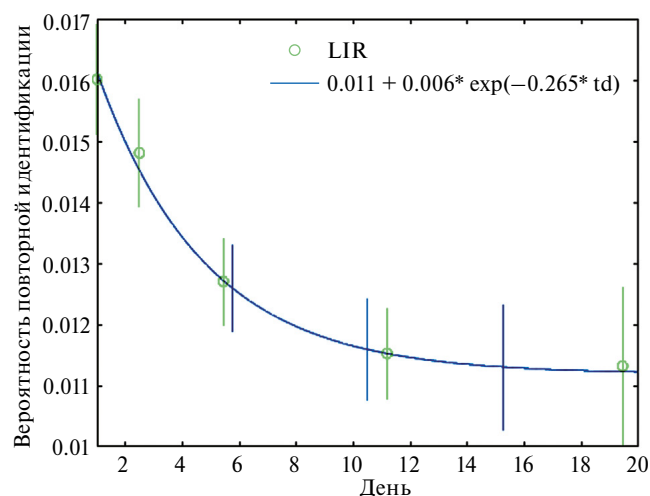


Рис. 7. Динамика вероятности повторной идентификации LIR (среднее $\pm$ SE), построенная на основе истории встреч 114 особей возрастной категории ad/subad. Синяя кривая — математическая модель “Эмиграция + реиммиграция”, описываемая уравнением $a_2 + a_3 \cdot \exp(-a_1 \cdot td)$, где a_1 — уровень эмиграции; $a_2/(a_2 + a_3)$ — доля популяции в исследуемом районе в любой момент времени [46].

Интересно, что в двух парах белухи имели визуально сходные кожные поражения (см. табл. 1, рис. 4). Это позволяет предположить, что формирование социальных связей может вносить вклад в распространение инфекционных заболеваний [12].

Мы не обнаружили свидетельств объединения идентифицированных самцов в так называемые “альянсы” — стабильные группы из 2–4 особей, которые известны у других зубатых китообразных с флюидной структурой сообществ — афалин [48]. Тем не менее, самцы белух действительно склонны образовывать группировки с особями своего пола — как отдельные стада из нескольких десятков животных, так и небольшие группы (от 4 до 10–15 особей) в составе смешанных скоплений [2, 11, 35, 39]. Отслеживание белух с помощью спутниковой телеметрии показало, что самцы, отловленные в одной группе и помеченные спутниковыми метками, могут продолжать перемещаться вместе [40]. В неволе самцы также предпочитают присоединяться к другим самцам и делают это чаще, чем самки [25, 30]. Таким образом, формирование у белух самцовых групп является скорее правилом, однако малое количество идентифицированных самцов в выборке не позволило исследовать этот феномен в рамках настоящей работы.

Мы обнаружили снижение силы ассоциаций в парах особей к концу периода исследований. По-видимому, оно обусловлено не только и не столько социальными факторами (распад пар со временем), но также может быть результатом смены индивидуального состава животных, посещающих м. Белужий, в течение летнего сезона [14]. Действительно, динамика встречаемости идентифицированных белух соответствует модели “Эмиграция + реиммиграция” [42, 46], подразумевающей, что часть особей представлена резидентами, а часть покидает скопление, но потом может вернуться. Таким образом, ассоциации животных вне района работ, а также за пределами периода наблюдений, остаются неизвестными. Сезонные изменения в образе жизни белух, связанные с их перемещением на места зимовки и возвращением в районы летнего обитания, позволяют предположить, что паттерны группирования также могут варьировать в течение года. Например, генетический анализ проб тканей, полученных в ходе аборигенного промысла белух в Гудзоновом заливе, Гудзоновом проливе и южной части Баффиновой Земли, показал выраженные различия в структуре родства животных, добытых в летний период и на путях миграции [18].

Ограничения настоящей работы и будущие исследования

Поведенческие взаимодействия между особями являются базовыми элементами в исследованиях социальной структуры сообществ [26, 47]. В случае с китообразными или другими животными, которых трудно наблюдать в естественной среде, “взаимодействия” могут быть замещены на “ассоциации”, которые в свою очередь могут быть рассчитаны на основании присутствия особей в одной группе. Такой подход имеет недостатки [27, 47], однако в некоторых случаях является наиболее доступной альтернативой.

В данной работе мы установили критерии ассоциации исходя из естественного ритма посещения белухами акватории у м. Белужий: ассоциированными считали тех особей, которые собрались здесь на время очередного отлива, предполагая, что они могли находиться не только в визуальном и тактильном, но и акустическом контакте (см., напр., [3]). Однако при большом числе присутствующих животных количество ассоциаций может быть переоценено; в этом случае было бы целесообразно выделять более мелкие группировки. Хотя в целом взаимодействия белух на участке, где проводятся наблюдения и фотосъемка, динамичны [5], в общей массе животных можно наблюдать обособленные группы самок, неполовозрелых особей или самцов [4, 14]. Выявление и отслеживание таких групп в скоплении, а тем более установление их индивидуального состава является непростой задачей и не было реализовано в рамках настоящей работы. Дальнейшие исследования социальной структуры соловецких белух могут быть сфокусированы на этих группах. Мы предполагаем, что такая работа, хоть и более кропотливая, будет более результативна.

Источники финансирования. Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда в рамках проекта № 23-24-00181.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют эксперименты с людьми и животными.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева Я.И., Панова Е.М., Белькович В.М. Этолого-акустическая характеристика скопления белух (*Delphinapterus leucas*) в районе островов Мягостров, Голый Сосновец, Роганка (Онежский Залив, Белое море) // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 3. С. 345–356.

2. Беликов Р.А., Баранов В.С., Белькович В.М. Половое и иерархическое поведение белух (*Delphinapterus leucas*) в репродуктивном скоплении // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов по материалам третьей международной конференции. М.: КМК, 2004. Р. 52–55.
3. Беликов Р.А., Белькович В.М. Подводная акустическая сигнализация белух (*Delphinapterus leucas*) в репродуктивном скоплении при различных поведенческих ситуациях // Океанология. 2003. Т. 43. № 1. С. 118–126.
4. Белонович О.А., Белькович В.М. Динамика формирования и состав групп подростковых особей белух (*Delphinapterus leucas*) Соловецкого стада в период репродуктивного скопления // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов по материалам третьей международной конференции. М.: КМК, 2004. С. 56–58.
5. Белькович В.М., Кириллова О.И. Исследование биологии беломорских белух (*Delphinapterus leucas*) в период репродуктивного скопления // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 1. С. 89–96.
6. Гептнер В.Г., Чапский К.К., Арсеньев В.А., Соколов В.Е. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 3. Ластоногие и зубатые киты / под ред. Гептнера В.Г. М.: Высшая школа, 1976. 718 с.
7. Кириллова О.И., Белькович В.М. Распределение, структура групп популяции белух Анадырского лимана в летний период // Морские млекопитающие Голарктики. Материалы Международной конференции. Архангельск: РОО Совет по морским млекопитающим, 2000. С. 155–159.
8. Клейнленберг С.Е., Яблоков А.В., Белькович В.М., Тарасевич М.Н. Белуха. Опыт монографического исследования вида. М.: Наука, 1964. 456 с.
9. Краснова В.В., Белькович В.М., Чернецкий А.Д. Формирование поведения детенышей беломорской белухи *Delphinapterus leucas* в ранние периоды постнатального онтогенеза // Биол. моря. 2009. Т. 35. № 1. С. 41–47.
10. Краснова В.В., Чернецкий А.Д., Кириллова О.И., Белькович В.М. Динамика численности, возрастного и полового состава белухи *Delphinapterus leucas* в Соловецком репродуктивном скоплении (Онежский залив, Белое море) // Биол. моря. 2012. Т. 38. № 3. С. 203–209.
11. Краснова В.В., Чернецкий А.Д., Желудкова А.И., Белькович В.М. Родительское поведение белух (*Delphinapterus leucas*) в естественных условиях // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. Т. 4. № 4. С. 365–373.
12. Краснова В.В., Чернецкий А.Д., Русскова О.В. Кожные дефекты у белухи *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776) из соловецкого скопления (Белое море) по результатам фотоидентификации // Биол. моря. 2015. Т. 41. № 5. С. 349–360.
13. Томилин А.Г. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 9. Китообразные. М.: АН СССР, 1957. 756 с.
14. Чернецкий А.Д., Краснова В.В. Структура репродуктивного скопления белухи *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776) у острова Соловецкий (Белое море) по результатам фотоидентификации 2007–2013 гг. // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 5. С. 337–346.
15. Чернецкий А.Д., Краснова В.В., Белькович В.М. Изучение структуры соловецкого репродуктивного скопления белух (*Delphinapterus leucas*) в Белом море методом фотоидентификации // Океанология. 2011. Т. 51. № 2. С. 286–292.
16. Шнак О.В., Эндрюс Р.Д., Глазов Д.М. и др. Сезонные миграции охотоморской белухи *Delphinapterus leucas* летнего сахалино-амурского скопления // Биол. моря. 2010. Т. 36. № 1. С. 56–63.
17. Ansmann I.C., Parra G.J., Chilvers B.L., Lanyon J.M. Dolphins restructure social system after reduction of commercial fisheries // Anim. Behav. 2012. V. 84. № 3. P. 575–581.
18. Colbeck G.J., Duchesne P., Postma L.D. et al. Groups of related belugas (*Delphinapterus leucas*) travel together during their seasonal migrations in and around Hudson Bay // Proc. Biol. Sci. 2013. V. 280. № 1752. P. 20122552.
19. Connor R.C. Group living in whales and dolphins // Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales / Eds. Mann J. et al. Chicago: University of Chicago Press, 2000. P. 199–218.
20. Connor R.C., Cioffi W.R., Randić, S. et al. Male alliance behaviour and mating access varies with habitat in a dolphin social network // Sci. Rep. 2017. V. 7. № 1. P. 46354.
21. Connor R.C., Mann J., Tyack P.L., Whitehead H. Social evolution in toothed whales // Trends Ecol. Evol. 1998. V. 13. № 6. P. 228–232.
22. Connor R.C., Wells R.S., Mann J., Read A.J. The bottlenose dolphin: Social relationships in a fission-fusion society // Cetacean societies: Field studies of dolphins and whales / Eds. Mann J. et al. Chicago: The University of Chicago Press, 2000. P. 91–126.
23. Denking J., Alarcon D., Espinosa B. et al. Social structure of killer whales (*Orcinus orca*) in a variable low-latitude environment, the Galápagos Archipelago // Mar. Mamm. Sci. 2020. V. 36. № 3. P. 774–785.
24. Gowans S., Würsig B., Karczmarski L. The social structure and strategies of delphinids: Predictions based on an ecological framework // Adv. Mar. Biol. 2007. V. 53. P. 195–294.
25. Hill H.M., Silva-Gruber D.G. de O., Noonan M. Sex-specific social affiliation in captive beluga whales (*Delphinapterus leucas*) // Aquat. Mamm. 2018. V. 44. № 3. P. 250–255.
26. Hinde R.A. Interactions, relationships and social structure // Man. 1976. V. 11. № 1. P. 1–17.
27. James R., Croft D.P., Krause J. Potential banana skins in animal social network analysis // Behav. Ecol. Sociobiol. 2009. V. 63. P. 989–997.

28. Loseto L.L., Richard P., Stern G.A. et al. Segregation of Beaufort Sea beluga whales during the open-water season // Can. J. Zool. 2006. V. 84. P. 1743–1751.
29. Lusseau D., Schneider K., Boisseau O.J. et al. The bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long-lasting associations: Can geographic isolation explain this unique trait? // Behav. Ecol. Sociobiol. 2003. V. 54. P. 396–405.
30. Mazikowski L., Hill H.M., Noonan M. Young belugas (*Delphinapterus leucas*) exhibit sex-specific social affiliations // Aquat. Mamm. 2018. V. 44. № 5. P. 500–505.
31. McGuire T., Blees M., Bourdon M. Photo-identification of beluga whales in Upper Cook Inlet, Alaska. Final Report of Field Activities and belugas resighted in 2009. Report prepared by LGL Alaska Research Associates, Inc., Anchorage, AK, for National Fish and Wildlife Foundation, Chevron, and ConocoPhillips Alaska, Inc. 2011. 53 p. + Appendices.
32. McGuire T.L., Kaplan C.C., Blees M.K. Photo-identification of beluga whales in Upper Cook Inlet, Alaska. Final Report of Belugas Re-sighted in 2008. Report prepared by LGL Alaska Research Associates, Inc., Anchorage, AK, for National Fish and Wildlife Foundation, Chevron, and ConocoPhillips Alaska, Inc. 2009. 42 p. + Appendices.
33. Michaud R. Sociality and ecology of the odontocetes // Sexual Segregation in Vertebrates: Ecology of the Two Sexes / Eds. Ruckstuhl K.E., Neuhaus P. New York: Cambridge University Press, 2005. P. 303–326.
34. O’Corry-Crowe G.M. Beluga Whale: *Delphinapterus leucas* // Encycl. Mar. Mammals, Third Ed. 2017. № 6. P. 93–96.
35. O’Corry-Crowe G., Suydam R., Quakenbush L. et al. Group structure and kinship in beluga whale societies // Sci. Rep. 2020. V. 10. № 1. P. 11462.
36. O’Corry-Crowe G., Suydam R., Quakenbush L. et al. Migratory culture, population structure and stock identity in North Pacific beluga whales (*Delphinapterus leucas*) // PLoS One. 2018. V. 13. № 3. P. e0194201.
37. Rendell L., Cantor M., Gero S. et al. Causes and consequences of female centrality in cetacean societies // Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 2019. V. 374. № 1780. P. 20180066.
38. Shpak O.V., Krasnova V.V., Meshchersky I.G. Annex 18: White Sea (Russia) beluga stock for the global review of Monodontids // Report of the NAMMCO Global Review of Monodontids. Copenhagen: NAMMCO. 2017. P. 163–173.
39. Smith T.G., Hammill M.O., Martin A.R. Herd composition and behavior of white whales (*Delphinapterus leucas*) in two Canadian arctic estuaries // Meddelelser om Grønland, Biosci. 1994. V. 39. P. 175–184.
40. Suydam R.S., Lowry L.F., Frost K.J. et al. Satellite tracking of eastern Chukchi Sea beluga whales into the Arctic Ocean // Arctic. 2001. V. 54. № 3. P. 237–243.
41. Weilgart L., Whitehead H., Payne K. A colossal convergence // Am. Sci. 1996. V. 84. № 3. C. 278–287.
42. Whitehead H. Analysis of animal movement using opportunistic individual identifications: Application to sperm whales // Ecology. 2001. V. 82. № 5. P. 1417–1432.
43. Whitehead H. Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis. Chicago, IL: University of Chicago Press, 2008. 336 p.
44. Whitehead H. Investigating structure and temporal scale in social organizations using identified individuals // Behav. Ecol. 1995. V. 6. № 2. P. 199–208.
45. Whitehead H. SOCPROG programs: analysing animal social structures // Behav. Ecol. Sociobiol. 2009. V. 63. № 5. P. 765–778.
46. Whitehead H. SOCPROG: Programs for analyzing social structure. Department of Biology, Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, 2019. 91 p.
47. Whitehead H., Dufault S. Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals: Review and recommendations // Adv. Study Behav. 1999. V. 28. P. 33–74.
48. Wiszniewski J., Brown C., Möller L.M. Complex patterns of male alliance formation in a dolphin social network // J. Mammal. 2012. V. 93. № 1. P. 239–250.

SOCIAL ORGANIZATION OF BELUGAS *DELPHINAPTERUS LEUCAS* SUMMERING OFF THE SOLOVETSKY ISLANDS (THE WHITE SEA, RUSSIA) BASED ON PHOTO-IDENTIFICATION DATA: IDENTIFYING SOCIAL CLUSTERS

E. M. Panova*, V. V. Krasnova, A. D. Chernetsky

Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

** e-mail: ye.panova@yandex.ru*

Belugas are gregarious and form different types of social groups, which may include both related and unrelated individuals. Apart from mother–calf dyads, there is almost no information about individual associations in beluga groups. Using photo-identification data, we investigated the social organization of belugas summering off the Solovetsky Islands in the White Sea, Russia, based on sightings of 122 individuals in a reproductive gathering off Cape Beluzhy, Solovetsky Island, in July – August 2022. Data analysis was carried out using the program SOCPROG 2.9. We have not found any social clusters with stable individual composition within the gathering. Nevertheless, some pairs of individuals, which usually included a female, had high association indices. In general, association indices in pairs decreased during the study period. These results could be influenced not only by the nature of social relationships among belugas, but also by the individual variance of visiting patterns to the area of the gathering. These factors cannot be differentiated within the framework of the current study. Associations of individuals outside the study area, as well as beyond the study period, remain unknown.

Keywords: cetaceans, beluga whale *Delphinapterus leucas*, social structure, social organization, association index, White Sea, Solovetsky Islands