

Melentyev V.V., Chernook V.I. 2009. Integrated satellite-airborne technology for monitoring and management of ice-associated forms of sea mammals". Pp. 152 – 189 in Monograph: "Spatial Information Management in Wildlife Ecology" Springer, Japan.

Мещерский И.Г.¹, Шпак О.В.^{1,2}, Эндрюс Р.Д.³, Глазов Д.М.¹, Мухаметов Л.М.^{1,2}, Рожнов В.В.¹
К вопросу о единстве летнего скопления белух (*Delphinapterus leucas*) западной части Охотского моря

1. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия.
2. ООО РОЦ «Дельфин и Я», Москва, Россия.
3. Университет Аляски в Фэрбэнксе, Факультет рыбоводства и наук об океане; Морской центр Аляски, Сьюард, Аляска, США

Meschersky I.G.¹, Shpak O.V.^{1,2}, Andrews R.D.³, Glazov D.M.¹, Mukhametov L.M.^{1,2}, Rozhnov V.V.¹
On the stock unity of the belugas (*Delphinapterus leucas*) summering in the Western part of the Okhotsk Sea

1. A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia.
2. "Dolphin and I, ltd", Moscow, Russia.
3. University of Alaska Fairbanks, School of Fisheries and Ocean Sciences and the Alaska SeaLife Center, Seward, AK, USA.

Охотское море представляет собой южный район обитания белухи дальневосточных морей. В.В. Мельников в своем обзоре (2001) приводит данные, свидетельствующие «об определенной географической изолированности белухи Охотского моря от белухи Берингова моря и Арктики». Анализ состава митохондриальной ДНК подтвердил существенную генетическую дистанцию между материнскими линиями охотоморских белух и белух, встречающихся у берегов Аляски в морях Бофорта, Чукотском и Беринговом (Мещерский и др. 2008).

В летнее время белухи Охотского моря образуют скопления в его северных и западных районах. На севере белухи держатся в заливе Шелихова, на западе – в Сахалинском заливе и Амурском лимане (амурское скопление, или стадо), а также в заливах Шантарского моря: Николая, Ульбанском, Тугурском и Удской губе (шантарское скопление).

С.Е. Клейнберг с соавторами (1964) высказали предположение о присутствии между этими скоплениями тесных контактов и предложили рассматривать белух Охотского моря как единую популяцию. Позже это предположение было поддержано В.В. Мельниковым

The Okhotsk Sea represents the southernmost part of beluga range in the Far-Eastern seas. V.V. Melnikov in his review (2001) suggested "a certain geographic isolation of Okhotsk Sea belugas from belugas of the Bering Sea and Arctic". MtDNA composition analysis has confirmed a significant genetic distance between maternal lines of Okhotsk belugas and the belugas from along Alaska coast in Beaufort, Chukchi and Bering Seas (Мещерский и др. 2008).

In summer, belugas form aggregations in the northern and western regions of the Okhotsk Sea. In the north, belugas occupy Shelikhov Gulf, in the west – in Sakhalinsky Bay and Amur Estuary (Amur aggregation, or stock), and also in the bays of the Shantar Sea: Nikolaya, Ullbansky, Tugursky, Udskeya Bays (Shantar aggregation).

S.E. Kleinenberg et al. (1964) suggested close contacts between these aggregations and that Okhotsk Sea belugas should be seen as one population. Later, V.V. Melnikov (Мельников 2001) supported this idea. Other authors (Берзин и др. 1986) view Okhotsk beluga summer aggregations – specifically, Amur and Shantar one – as separate populations and

(Мельников 2001). Однако другие авторы (Берзин и др. 1986) рассматривают летние скопления охотоморских белух, в частности амурское и шантарское, как отдельные популяции, и указывают, что шантарская популяция отделена от амурской «значительным пространством акватории».

Спутниковое отслеживание белух амурского скопления, проводимое в течение 3 лет (2007-2009), показало, что белухи, помеченные в районе островов Чкалова и Байдукова в Сахалинском заливе, проводили большую часть осени на «территории» шантарского скопления – в заливе Николая, а некоторые также заходили и в Ульбанский залив (Шпак и др. 2008, 2010; Shpak et al. 2009; Таб. 1). Две белухи из амурского скопления со следами мечения были обнаружены и сфотографированы в заливе Николая и в середине лета (июль 2009). В Удскую губу и Тугурский залив ни одна из отслеживаемых белух не заходила. В конце осени белухи покидали Шантарское море и на зиму откочевывали на север-северо-запад к острову Ионы и банке Кашеярова и севернее. Белуха, которую мы отслеживали более 9 месяцев, вернулась к острову Чкалова в конце мая.

Таким образом, основываясь на полученных спутниковых данных, можно говорить об отсутствии жесткого географического разделения между амурским и шантарским летними скоплениями, либо о необходимости пересмотреть границы их распространения и ограничить ареал шантарского скопления Тугурским заливом и Удской губой.

Для исследования вопроса о генетической обособленности двух групп был проведен анализ митохондриальной ДНК и оценены частоты встречаемости аллелей 10 микросателлитных локусов. Большинство проб кожи, использованных в исследовании, были отобраны у живых белух, 3 образца – у мертвых животных, найденных на берегу. В районе встреч животных амурского скопления было собрано 55 образцов (2006-2009 гг.), в Шантарском море – 12 образцов (7 в заливе Николая и 5 в Удской губе, в 2008-2009 г.). При анализе состава мтДНК были использованы также последовательности 28 белух амурского скопления, отловленных в районе островов Чкалова и Байдукова в 2004-2005 гг. (Мещерский и др. 2008). Для анализа был использован участок 1-497-й позиций контрольного региона мтДНК, амплифицированный с помощью праймеров, описанных в работе G.M.O'Corry-Crowe с соавторами (1997).

Нуклеотидный состав последовательностей у белух в двух районах практически не отличается – генетическая дистанция между амурской и шантарской выборками составляет 0,003% ($F_{ST} = 0,0233$, $P = 0,170$). Для более короткого (409 н.п.) участка, использованного при анализе белух побережий Аляски (O' Corry-Crowe et. al.

point out that the Shantar population is separated from the Amur one by a “significant water area”.

Satellite tracking of the Amur belugas conducted during 3 years (2007-2009) has shown that belugas tagged around Chkalova and Baydukova Islands in Sakhalinsky Bay spent most of autumn in the “territory” of the Shantar aggregation – in Nikolaya Bay, and some of them visited Ulbansky Bay (Шпак и др. 2008, 2010, Shpak et al. 2009; Table. 1).

Two belugas from the Amur aggregation bearing the scars from tagging were detected and photographed in Nikolaya Bay in the middle of summer (July 2009). None of tracked belugas entered Udskeya or Tugursky Bays. In the end of autumn, belugas exited the Shantar Sea and migrated to north-north-west to Iona Island and Kashevarova Bank and further north to winter. The beluga that was tracked for more than 9 months returned to Chkalova Island in the end of May.

Thus, based on satellite data, it is possible either to suggest the absence of hard geographic division between the Amur and the Shantar summer aggregations or to revise the borders of their distribution and limit the Shantar aggregation habitat to Tugursky and Udskeya Bays.

To study the genetic separation of the two aggregations, mtDNA was sequenced, and the frequencies of alleles of 10 microsatellite loci were evaluated. The majority of skin biopsies were obtained from live belugas, and 3 samples – from stranded animals. We collected 55 samples in the Amur aggregation area (in 2006-2009), and 12 samples – in the Shantar Sea (7 – in Nikolaya Bay and 5 – in Udskeya Bay in 2008-2009). The genetic sequences of 28 Amur belugas caught around Chkalova and Baydukova Islands in 2004-2005 (Мещерский и др., 2008) were also included in the total sample. The fragment of 1-497th positions of the mtDNA control region amplified with the primers described in G.M. O'Corry-Crowe et al. (1997) was used for analysis.

The compositions of nucleotide sequences of belugas from the two study areas were not significantly different: genetic distance between the Amur and the Shantar samples was 0.003% ($F_{ST} = 0.0233$, $P = 0.170$). For the shorter (409 bp) fragment used in Alaskan coast beluga analysis (O'Corry-Crowe et. al. 1997), this value is estimated as 0.004%, while the distance between each Okhotsk sample and any of 5 samples from belugas summering near the Pacific and Western Arctic coasts of North America (idem) were incomparably higher – 0.05-0.32%.

1997), эта величина оценивается как 0.004%, в то время как дистанция между каждой из охотоморских и любой из пяти выборок белух, летующих у тихоокеанских и западно-арктических побережий Северной Америки (там же) несравнимо выше – 0,05-0,32 %.

Отличия в частоте встречаемости отдельных гаплотипов в амурской и шантарской выборках (таб. 2) являются достоверными, однако сходная ситуация наблюдается и для отдельных серий образцов из амурского скопления, собранных в Сахалинском заливе в разные годы. Среди четырех малочисленных гаплотипов (Okh130, Okh148, Okh247 и Okh 706 – таб. 2), впервые отмеченных в 2008-2009 гг., два были встречены в обоих районах сразу.

Анализ аллельного состава десяти микросателлитных локусов (таб. 3) методом кластеризации (Pritchard et al. 2000), реализованном в программе Structure v. 2. 2, не выявляет в пределах общей совокупности ни какой-либо гетерогенности, ни связи между местом сбора образцов и вероятностью их происхождения от какой-либо одной из гипотетических популяций. На рис. 2 приведен результат, полученный с применением модели «no admixture» для K (число возможных популяций) =2. Аналогичная картина была получена и при других вариантах анализа (K= 2-6, модели «no admixture» и «admixture»).

Для большинства локусов в амурском районе было отмечено большее число аллелей, однако устойчивых тенденций, отличавших бы две эти выборки, не наблюдается (таб. 3). Отличия между выборками по совокупной частоте встречаемости аллелей статистически достоверны, но при раздельном анализе выявляются далеко не для всех четырех (2006-2009) годов сбора материала из амурского района (выборки по 11-15 особей) и белух залива Николая (7 особей) и Удской губы (5 особей). Вероятно, в случае шантарских выборок сказываются их небольшие объемы. Включение в шантарскую выборку 10 животных, образцы от которых были собраны у острова Чкалова и которые позже зашли в залив Николая (таб.1) полностью нивелирует генетические отличия между животными из этих районов ($F_{ST}=0,0010$, $P=0,423$). Такое включение может быть признано правомерным, т.к. эти животные действительно присутствовали в обоих районах, а сделанные в заливе Николая в 2009 г. фотографии белух, помеченных около острова Чкалова в предыдущие годы, свидетельствуют о том, что белухи перемещаются между этими районами не только осенью, но и летом.

Таким образом, хотя для окончательной генетической характеристики белух восточной и западной частей шантарского скопления требуется увеличение объема выборки, на основе имеющихся данных генетического

The differences in frequency of occurrence of some haplotypes in the Amur and Shantar samples (Table 2) are significant, but a similar situation is also characteristic for certain series of Amur samples collected in different years. Among four rare haplotypes (Okh130, Okh148, Okh247, and Okh706 – table. 2) first recorded in 2008-2009, two were found in both areas simultaneously.

Analysis of allele diversity of 10 microsatellite loci (Table 3) by the model-based clustering method (Pritchard et al., 2000) realized with Structure 2.2 software has not revealed within a general pool neither any kind of heterogeneity, nor connection between the place of sample collection and probability that the samples come from one of hypothetical populations. Figure 2 shows the result obtained with applying a model “no admixture” for K (number of assumed populations) =2. Similar picture was received and for other analysis options (K=2-6, models “no admixture” and “admixture”).

For the majority of loci from the Amur sample, the larger number of alleles was found; but steady trends distinguishing the 2 samples were not observed (Table 3).

The differences in overall frequency of allele occurrence between the samples were significant, but in separate analysis are not permanent across all 4 years (2006-2009) of data collection from Amur area (samples of 11-15 individuals each) and belugas from Nikolaya Bay (7 individuals) and Udskeya Bay (5 individuals). Possibly, for the Shantar samples, small sample sizes affect the result. Including 10 samples from the belugas tagged near Chkalova Island and later known to stay in Nikolaya Bay into the Shantar sample (Table 1) completely erases the genetic differences between the animals from these areas ($F_{ST}=0.0010$, $P=0.423$). This “including” seems reasonable to us, because the belugas were actually present in both study areas, and photographs taken in Nikolaya Bay in July 2009 of belugas tagged near Chkalova Island in previous years prove that belugas may move between the 2 areas not only in autumn, but also in summer.

Thus (though we need a large sample size to bottom line the genetic characteristics of belugas from the eastern and western parts of the Shantar sample), based on genetic analysis and satellite tracking data, we suggest that the Amur and Shantar belugas can be viewed as one stock of the western part of the Okhotsk Sea that in summer forms different aggregations, which may have contacts between them.

анализа и спутникового прослеживания мы предполагаем, что амурских и шантарских белух можно рассматривать как единое стадо западной части Охотского моря, образующее в летнее время отдельные скопления, которые могут контактировать между собой.

Работа выполнена в рамках проектов «Current status of the Sakhalin-Amur beluga aggregation (Okhotsk Sea, Russia): sustainability assessment» (финансирование Ocean Park Corporation, Hong Kong; Georgia Aquarium Inc., USA; SeaWorld Parks & Entertainment, USA; Mystic Aquarium and Institute for Exploration, USA; Kamogawa Sea World, Japan) и «Белуха – белый кит» (ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова, Постоянно действующая экспедиция РАН по изучению животных Красной книги Российской Федерации и других особо важных животных фауны России).

The study is done under the projects «Current status of the Sakhalin-Amur beluga aggregation (Okhotsk Sea, Russia): sustainability assessment» (financial support by Ocean Park Corporation, Hong Kong; Georgia Aquarium Inc., USA; SeaWorld Parks & Entertainment, USA; Mystic Aquarium and Institute for Exploration, USA; Kamogawa Sea World, Japan) and “Beluga-White whale” (A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Sciences, Permanent expedition of RAS for studies of the Russian Red book animals and other species of especial importance of the Russian fauna).

Таб. 1. Характеристика белух, помеченных в Сахалинском заливе, и сроки их отслеживания. Звездочкой (*) помечены белухи, которые посещали залив Николая и оставались там длительное время (недели), двумя звездочками (**) – белухи, которые подходили к заливу Николая, но не задерживались в нем.

Table 1. The characteristics of belugas tagged in Sakhalinsky Bay, and the periods of tracking. The belugas that visited Nikolaya Bay and stayed there for a relatively long time (weeks) are marked with asterisk (); those who approached the Bay but did not stay in it are marked with two asterisks (**).*

Дата мечения <i>deployment date</i>	ID животного <i>animal's ID</i>	Пол <i>sex</i>	Длина <i>length, cm</i>	Обхват <i>girth, cm</i>	Модель метки <i>tag model</i>	Период работы метки <i>period of tag transmitting</i>
19.08.2007 *	Ch_2007_03	♀ 4	08	224	SPLASH	19.08.07-03.04.08
20.08.2007 *	Ch_2007_05	♀ 3	53	197	SPLASH	20.08.07-01.03.08
20.08.2007 *	Ch_2007_06	♀ 3	60	210	SPOT 3	20.08.07-08.04.08
21.08.2007 *	Ch_2007_07	♀ 3	57	200	SPLASH	21.08.07-02.06.08
12.07.2008 Ch	_2008_03	♀ 3	96	212	Пульсар	12.07.08-29.09.08
12.07.2008 *	Ch_2008_04	♀ 3	75	215	SPLASH	12.07.08-28.02.09
12.07.2008 *	*Ch_2008_05	♂ 4	25	242	SPLASH	12.07.08-23.11.08
14.07.2008 *	*Ch_2008_09	♂ 3	70	194	SPLASH	14.07.08-28.02.09
15.07.2008 Ch	_2008_010	♀ 3	85	210	SPLASH	15.07.08-23.10.08
23.07.2008 *	Ch_2008_011	♀ >40	0	n/a	SPLASH	23.07.08-19.11.08
25.07.2009 *	Ch_2009_00	♀ 4	30	210	Пульсар	25.07.09-08.03.10
25.07.2009 Ch	_2009_01	♀ 3	90	227	Пульсар	25.07.09-08.03.10
07.08.2009 Ch	_2009_025	♂ 4	01	203	SPOT 5	07.08.09-08.02.10

Таб. 2. Встречаемость гаплотипов (в порядке суммарной частоты встреч) контрольного региона мтДНК (497 нп) и индексы генетического разнообразия в выборках белух, летующих в западной части Охотского моря.
 Table 2. The mtDNA control region (497 bp) haplotype occurrence (sorted by overall frequency of occurrence) and genetic diversity indices in the samples of belugas summering in the western part of the Okhotsk Sea.

Гаплотипы, индексы генетического разнообразия <i>Haplotypes, gene and nucleotide diversity indices</i>	Амурский район <i>Amur area,</i> 2004-2009, N= 83	Шантарский район <i>Shantar Sea area</i> 2008-2009, N= 12
sOkh22 3	7,3%	25,0%
sOkh01 1	9,3%	33,3%
sOkh11 1	8,1%	-
sOkh53 9	,6%	-
sOkh51 7	,2%	-
sOkh63 4	,8%	-
Okh148 1	,2%	16,7%
Okh706 1,	2%	8,3%
sOkh03 1	,2%	-
Okh130 -		8,3%
Okh247 -		8,3%
Гаплотипическое разнообразие <i>Haplotype diversity (H)</i>	0,7828 0	,8485
Нуклеотидное разнообразие <i>Nucleotide diversity (π, %)</i>	0,3362 0	,4786

Таб. 3. Разнообразие аллелей 10 микросателлитных локусов в выборках белух амурского и шантарского районов. Als – число отмеченных аллелей; Ho – наблюдаемый уровень гетерозиготности; He – ожидаемый уровень гетерозиготности; P* – вероятность несоответствия наблюдаемого уровня ожидаемому (распределению Харди-Вайнберга); FST – значение FST индекса при сравнении 2 выборок по частоте встречаемости разных аллелей; P – уровень достоверности отличий.

Table 3. The diversity of alleles of 10 microsatellite loci in the beluga samples from Amur and Shantar areas. Als – number of alleles; Ho- observed heterozygosity; He – expected heterozygosity; P* - probability of inconformity of the observed and the expected (Hardy-Weinberg equilibrium); FST – value of FST index while comparing two samples for the frequency of different alleles; P-level of significance in differences

Локус / <i>Locus</i>	Амурский район / <i>Amur area,</i> 2006-09, N= 53				Шантарский район / <i>Shantar Sea</i> <i>area,</i> 2008-09, N= 12				Сравнение/ <i>Comparison</i>	
	Als	Ho	He	P*	Als	Ho	He	P*	FST	P
DlrFCB3	6	0,792	0,750 0,	59	6	0,667	0,674 0,	98 0	001 0,	34
DlrFCB4	11	0,736	0,793 0,	26	9	0,917	0,793 0,	43 0	000 0,	91
DlrFCB5	5	0,604	0,650 0,	09	5	0,917	0,779 0,	23 0	007 0,	06
DlrFCB17	9	0,811	0,794 0,	87	6	0,667	0,739 0,	45 0	000 0,	31
EV37	10	0,774	0,734 0,	80	6	0,750	0,812 0,	21 0	025 0,	27
EV94	4	0,734	0,676 0,	26	4	0,667	0,728 0,	68 0	039 0,	18
415/416	4	0,734	0,726 0,	,71	3	0,667	0,670 0,	,40 0	,032 0,	,01
417/418	10	0,698	0,777 0,	,29	5	0,750	0,757 0,	,75 0	,019 0,	,25
464/465	3	0,509	0,542 0,	,65	3	0,500	0,583 0,	,77 0	,083 0,	,08
468/469	5	0,717	0,687 0,	,69	3	0,667	0,692 0,	,39 0	,001 0,	,34
В целом <i>Total</i>	6,7	0,711	0,713 0,	62	5,0	0,717	0,723 0,	78 0	017 0,	02

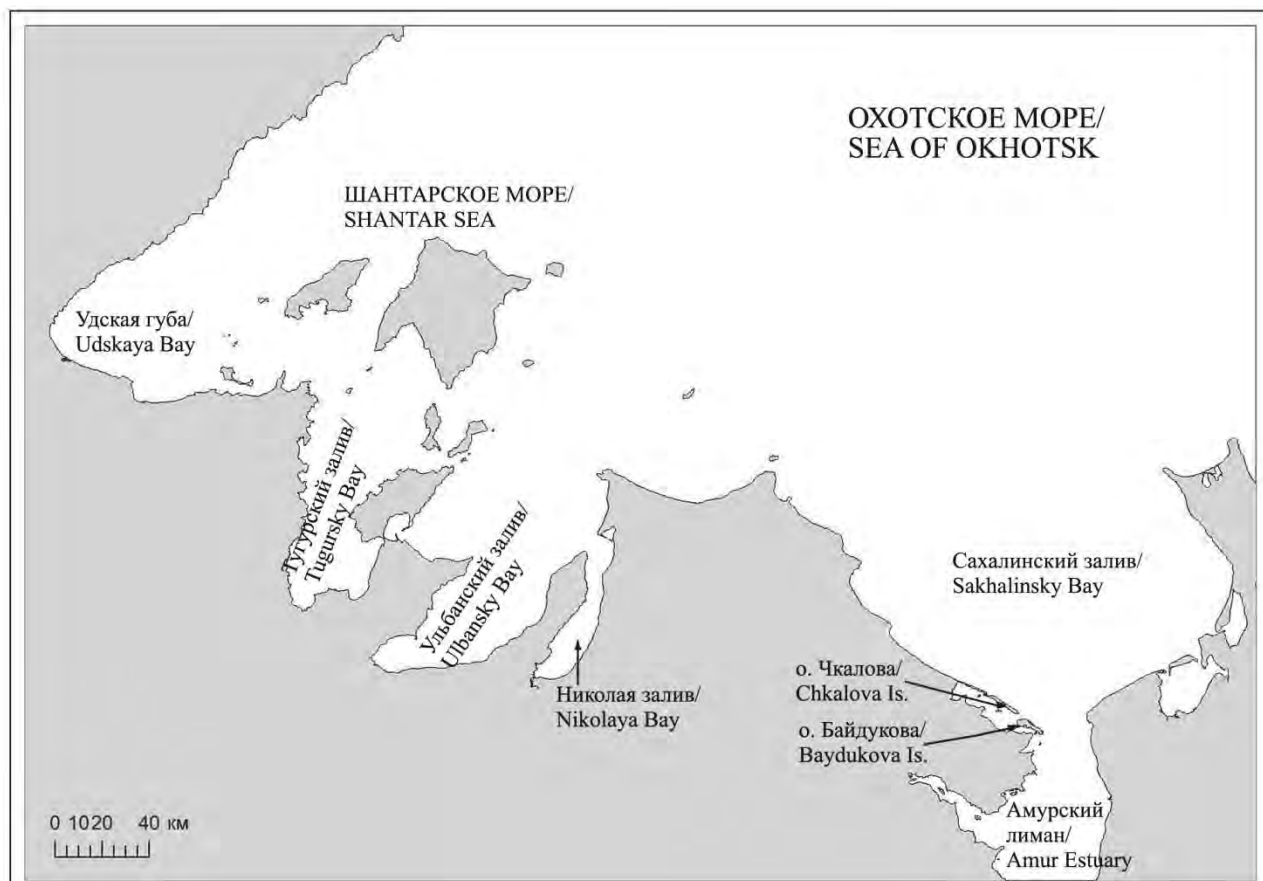


Рис. 1. Район исследования. Западная часть Охотского моря.

Fig. 1. Study area. The western part of the Okhotsk Sea

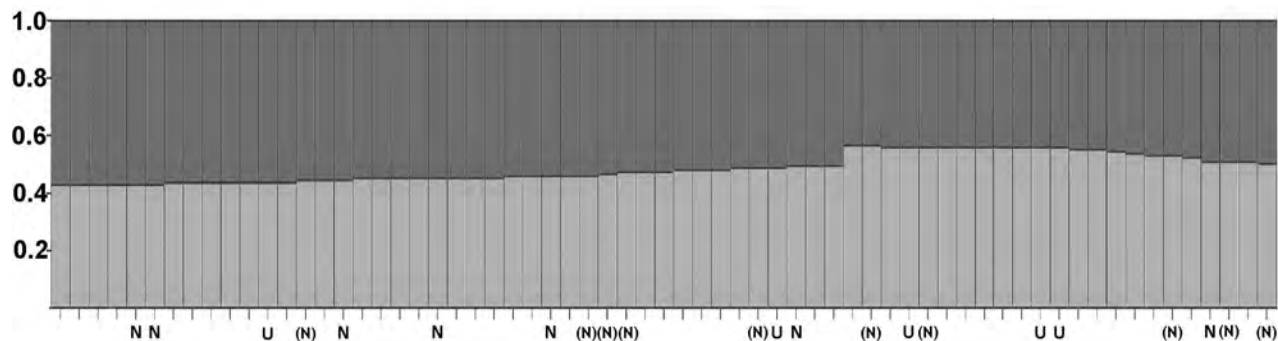


Рис. 2. Диаграмма вероятности принадлежности каждой особи исследованной выборки (2006-2009, 65 животных) к одному из двух ($K=2$) предполагаемых генетически обособленных кластеров. Модель «no admixture». Особи ранжированы по показателю «Q» (соответствие). Образцы из Шантарского моря помечены как «U» – отобранные в Удской губе, «N» – в заливе Николая и «(N)» – образцы от животных со спутниковыми метками, учтенных в составе амурской выборки, но также посещавших и залив Николая.

Fig. 2. Bar diagram of probability of each individual of the studied sample (2006-2009, 65 animals) originating from one of two ($K=2$) assumed genetically separate clusters. “No admixture” model. Individuals are sorted by Q . Samples from the Shantar Sea are marked as “U” – collected in Udskaaya Bay, “N” – Nikolaya Bay, and “(N)” – the samples of the tagged belugas that were included in the Amur sample but also known to visit Nikolaya Bay

Список использованных источников / References

- Берзин А.А., Владимиров В.Л., Дорошенко Н.В. 1986. Результаты авиаучетных работ по изучению распределения и численности китообразных в Охотском море в 1979-1985 гг. С. 18-28 в Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим в северной части Тихого океана в 1984-1985 гг. М. [Berzin A.A., Vladimirov V.L., Doroshenko N.V. 1986. Results of of airborne research on distribution and abundance cetaceans in the Sea of Okhotsk in 1979-1985. Pp. 18-28 in Research work on marine mammals in the North Pacific in 1984-1985. Moscow]
- Клейнберг С.Е., Яблоков А.В., Белькович В.М., Тарасевич М.Н. 1964. Белуха. Наука, Москва. 455 стр. [Kleinenberg S.E., Yablokov A.V., Bel'kovich V.M., Tarasevich M.N. 1969. Beluga (*Delphinapterus leucas*): Investigation of the species. Academy of Sciences of the USSR, Moscow. Translated by Israel Program for Scientific Translations. 455 pp.]
- Мельников В.В. 2001. Белуха Охотского моря. С. 51-58 в Результаты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока в 1991-2000 гг. ВНИРО, Москва [Melnikov V.V. 2001. Beluga Whale of the Sea of Okhotsk. Pp. 51-58 in Research work on marine mammals in the North Pacific in 1991-2000. VNIRO, Moscow]
- Мещерский И.Г., Холодова М.В., Звычайная Е.Ю. 2008. Молекулярно-генетическая характеристика белухи (*Delphinapterus leucas*: Cetacea, Monodontidae), летящей в южной части Охотского моря, в сравнении с североамериканскими популяциями. Генетика, 44 (9): 1268-1274 [Meschersky I.G., Kh olodova M.V ., Zvy-chainaya E.Yu. 2008. Molec ular-genetic characteristics of beluga whale (*Del phinapterus leucas*: Cetacea, Monodontidae) summering i n the southern Sea of Okhotsk co mparing wi th North American p opulations. Genet ics, 44(9): 1268-1274]
- Шпак О.В., Эндрюс Р.Д., Глазов Д.М., Хоббс Р., Литовка Д.И., Мухаметов Л.М. 2008. Сезонные перемещения белух (*Delphinapterus leucas*) летнего амурского скопления в Охотском море по данным спутниковой телеметрии. Стр. 493-496 в Морские млекопитающие Голарктики, Одесса [Shpak O.V., Andrews R.D., Glazov D.M., Hobbs R., Litovka D.I., Mukhametov L.M. 2008. Seasonal movements of belugas (*Delphinapterus leucas*) from the Amur summer aggregation in the Sea of Okhotsk determined by satellite telemetry. Pp. 493-496 in Marine mammals of the Holarctic. Collection of scientific papers. Odessa]
- Шпак О.В., Эндрюс Р.Д., Глазов Д.М., Литовка Д.И., Хоббс Р.К., Мухаметов Л.М. 2010. Сезонные миграции охотоморской белухи *Delphinapterus leucas* летнего сахалинско-амурского скопления. Биология моря, 36(1): 56-63 [Shpak O.V., Andrews R.D., Glazov D.M., Litovka D.I., Hobbs R., Mukhametov L.M. 2010. Seasonal migrations of beluga whales *Delphinapterus leucas* from Sakhalin-Amur summer aggregation in the Sea of Okhotsk. Marine biology, 36(1): 56-63]
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2): 945-959.
- O'Corry-Crowe G.M., Suydam R.S., Rosenberg A., Frost K.J., Dizon A.E. 1997. Phylogeography, population structure and dispersal patterns of the beluga whale *Delphinapterus leucas* in the western Nearctic revealed by mitochondrial DNA. *Mol. Ecol.*, 6: 955-970.
- Shpak O., Andrews R., Glazov D., Hobbs R., Kuznetsova D., Litovka D., Michaud R., Mukhametov L. 2009. Seasonal movements, habitat use and dive behavior of Okhotsk Sea belugas (*Delphinapterus leucas*) from the Sakhalin-Amur aggregation. Abstracts of the 18th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Quebec City, Canada, October 12-16, 2009, 232-233.