

УДК 599.537 : 591.471.4 : 591.151

ОЦЕНКА ФЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ ГРУППИРОВОК ДЕЛЬФИНОВ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА НЕМЕТРИЧЕСКИХ ВАРИАЦИЙ ЧЕРЕПА

А. В. ЯБЛОКОВ, У. Ф. ПЕРРИН, М. В. МИНА

Исследованы неметрические вариации 31 признака в пяти выборках (185 черепов) *Stenella attenuata* и в двух выборках (34 черепа) *S. longirostris*, взятых в Тихом океане у берегов южной Мексики и Центральной Америки. Выборки сравнивали по 15 признакам, вариации которых не обнаруживали зависимости от пола и возраста особей. Обобщенная оценка фенетического сходства выборок была произведена с помощью «индекса сходства», предложенного Животовским (1982). Выборки *S. attenuata*, взятые вдали от берегов, объединяются и обособляются от «прибрежной» выборки. Выборки *S. longirostris* отличаются друг от друга больше, чем какие-либо две выборки *S. attenuata*. Обсуждается дискриминативная ценность признаков.

За последние два десятилетия в популяционной биологии получил развитие анализ дискретных, в большинстве своем — неметрических признаков, проводимый для того, чтобы непосредственно оценить фенетические (а опосредованно-генетические) отношения между внутривидовыми группировками животных. Изучение неметрических вариаций черепа у ряда видов грызунов, приматов, хищных и ластоногих показало, что многие признаки этой категории могут использоваться как маркеры генотипического состава популяций, благодаря чему становятся возможными выделение совокупностей генетически сходных особей и анализ взаимоотношений этих совокупностей (Berry, Searle, 1963; Berry, 1977; Sjøvold, 1977; Hartman, 1980; Ларина, Еремина, 1982; Большаков, Васильев, 1975 и др.; обзор см. Яблоков, 1980). Делались попытки использовать в тех же целях неметрические вариации посткраниального скелета китообразных (Белькович, Яблоков, 1965; Berzin, Veinger, 1982).

Благодаря тому, что с 1968 г. сотрудниками Юго-западного рыбохозяйственного центра США собирается коллекция черепов дельфинов рода *Stenella* (*S. attenuata*, *S. longirostris*), погибающих при промысле тунцов в Тихом океане (Perrin, 1969), возникла возможность изучить в популяционно-морфологическом аспекте неметрические вариации черепа китообразных на достаточно большом материале.

В задачи нашей работы входило выявление неметрических вариаций черепа *S. attenuata* и *S. longirostris*, разработка методики анализа этих вариаций, оценка зависимости признаков от возраста и пола особей, выяснение фенетических отношений пространственно разобщенных группировок особей одного вида и разных видов, а также сравнение полученных результатов с результатами изучения изменчивости этих видов по иным признакам (Perrin, 1975 а).

Материал, использованный в настоящем исследовании, включал черепа 185 экз. *S. attenuata* (5 выборок) и 34 экз. *S. longirostris* (2 выборки), погибших во время промысла тунцов в водах Южной Мексики и Центральной Америки (рис. 1). Большая часть этого материала хранится в Национальном музее естественной истории США

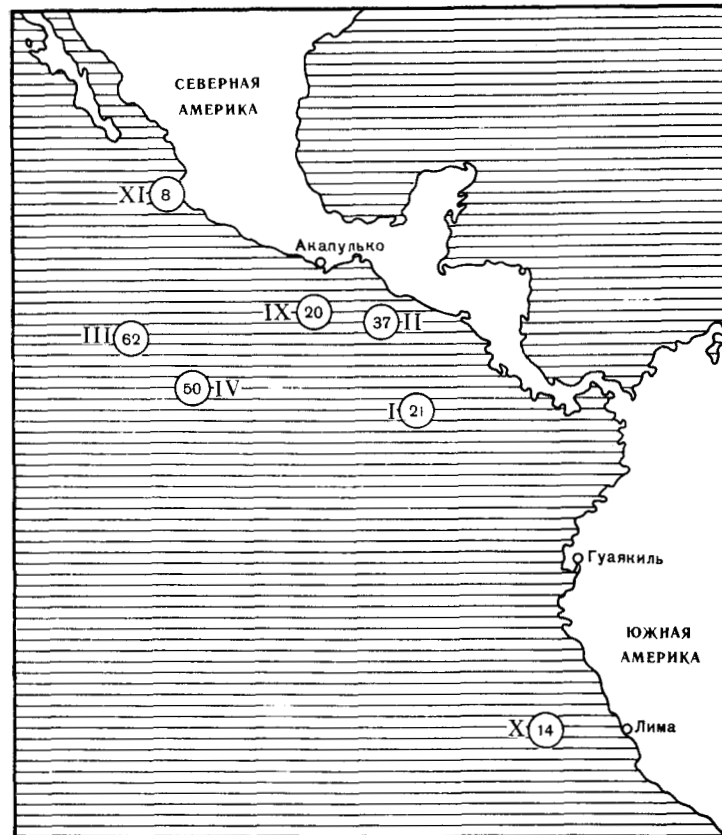


Рис. 1. Места взятия исследованных выборок *Stenella attenuata* и *S. longirostris* (по Perrin et al., 1982): римские цифры — номера выборок, арабские — число особей в выборках

(Вашингтон), меньшая — в Музее естественной истории в г. Сан-Диего и Юго-западном рыбохозяйственном центре США (Калифорния).

На первом этапе работы были выделены неметрические вариации черепа, подобные тем, которые выделялись исследователями, имевшими дело с млекопитающими других отрядов (Bergu, Searle, 1963; Bergu, 1963, 1969; Hilborn, 1974; Рычков, Мовсесян, 1972; Турутина, 1982 и др.). Выяснилось, что для ряда признаков не удается выработать систему оценки по двум состояниям («есть — нет»). Использование в феноетическом анализе признаков, одни из которых могут быть описаны по двум, а другие — по большему числу состояний (вариантов), сопряжено с определенными методическими трудностями (Sjøvold, 1977). Преодолеть эти трудности можно с помощью показателя сходства, предложенного Животовским (1979, 1980, 1982). Если в одной из сравниваемых выборок частоты (доли) конкретных вариантов (состояний) признака составляют $p_1, p_2 \dots p_m$,

а в другой соответственно $q_1, q_2 \dots q_m$, то показатель сходства $r = \sum_{i=1}^m \sqrt{p_i \cdot q_i}$. Досто-

верность различий оценивается с помощью критерия идентичности

$$I = [8N_1N_2 / (N_1 + N_2)] \cdot [1 - r - (p^0 + q^0) / 4],$$

где N_1 и N_2 — число особей в сравниваемых выборках, p^0 — сумма частот состояний, представленных в первой выборке и не представленных во второй, q^0 — сумма частот состояний, представленных во второй выборке и не представленных в первой. Величина I распределена как χ^2 с $m-1$ степенями свободы.

При анализе n статистически независимых признаков среднее сходство оценивается величиной $\bar{r} = 1/n(r_1 + r_2 + \dots + r_n)$, для которой $I = I_1 + I_2 + \dots + I_n$ (число степеней свободы $d_f = m_1 + m_2 + m_3 + \dots + m_n - n$).

Для каждого предварительно выделенного признака два первых абтора настоящей статьи оценивали возможность установления однозначного соответствия каждого экземпляра определенному состоянию данного признака. Если установить такое соответствие

не удавалось, признак исключался из дальнейшего рассмотрения. Детальному анализу в дальнейшем подвергались только те признаки, которые могли быть охарактеризованы по всем имевшимся выборкам. В связи с этим, в частности, из рассмотрения были исключены все неметрические вариации нижней челюсти и зубного ряда верхней челюсти. В результате общее число признаков, подлежащих рассмотрению в сравнительном аспекте, составило 31. В случае билатерального расположения структур для настоящего анализа были взяты признаки левой стороны черепа. Полное описание всех выделенных признаков, а также полные данные по возрастному и половому составу отдельных выборок были опубликованы ранее (Peggin et al., 1982).

ОПИСАНИЕ ПРИЗНАКОВ

1. Положение отверстий для средней ветви внутриглазничного нерва (*foramen infraorbitale mediale*) по отношению к уровню переднего края предглазничных отростков: на уровне линии «а» (рис. 2, А), впереди или позади.

2. Положение отверстий для боковой ветви внутриглазничного нерва (*for. infraorbitale laterale*) по отношению к уровню переднего края предглазничных отростков: на уровне линии «а» (рис. 2, А), впереди или позади.

3. Взаиморасположение правого и левого отверстий для боковых ветвей внутриглазничного нерва: на одном уровне по отношению к продольной оси черепа, левое впереди, правое впереди.

4. Положение канала отверстия боковой ветви внутриглазничного нерва: зондируется (не зондируется) вертикально.

5. Число (0—5) отверстий для ростральных ветвей верхнечелюстного нерва (*for. maxillare superius*) кпереди от отверстия боковой ветви внутриглазничного нерва.

6. Число (0—3) отверстий для ветвей лицевой артерии, идущих вместе с конечными ветвями глазничного нерва (*for. supraorbitale*) и верхнечелюстного нерва (*for. zygomatico-faciale*) позади переднего края костной ноздри (линия «b» на рис. 2, А).

7. Число и положение вырезов на *os praemaxillare* в переднем крае костной ноздри, через которые видна *os maxillare*: 1) нет вырезов; 2) вырезка, выходящая одновременно на медиальный и аборальный края *os praemaxillare*; 3) вырезка только на медиальном крае (рис. 2, А, *fen*); 4) округлая вырезка, не выходящая на края кости (рис. 2, А, *fen*); 5) комбинация вариантов 2 и 3; 6) вырезка на аборальном крае вместе с вариантом 2; 7) комбинация вариантов 2 и 4.

8. Развитие гребня (*crista mesethmoidalis*) у переднего края костной ноздри: гребень доходит (или почти доходит) до дорсальной поверхности *os praemaxillare* или заметно ниже этого уровня.

9. Наличие (отсутствие) соприкосновения *os maxillare* и *os occipitale* в точке, где затылочный гребень пересекает височную яму (рис. 2, А, *c*). Отсутствие соприкосновения фиксируется, если расстояние между костями в этой точке более 1 мм.

10. Наличие (отсутствие) соприкосновения между *os praemaxillare* и *os nasale* (рис. 2, А, *d*). Отсутствие соприкосновения фиксируется, если расстояние между костями более 1 мм.

11. Левый край наружной костной ноздри на уровне окончания *os praemaxillare* (рис. 2, А, *e*) при взгляде сверху формируется: только *os praemaxillare* или *os maxillare* и *os praemaxillare*.

12. Присутствие (отсутствие) переднеорбитальной вырезки (рис. 2, А, *f*).

13. Нижний край скулового отростка (*processus orbitalis anterior*) при взгляде сбоку формируется: только *os lacrimale*; *os lacrimale* и *os frontale*; *os lacrimale* и *os maxillare*.

15. Затылочный гребень (*protuberantia occipitalis medialis*) (рис. 2, Б, *p. o. m*) на уровне середины затылочных бугров при проверке краем

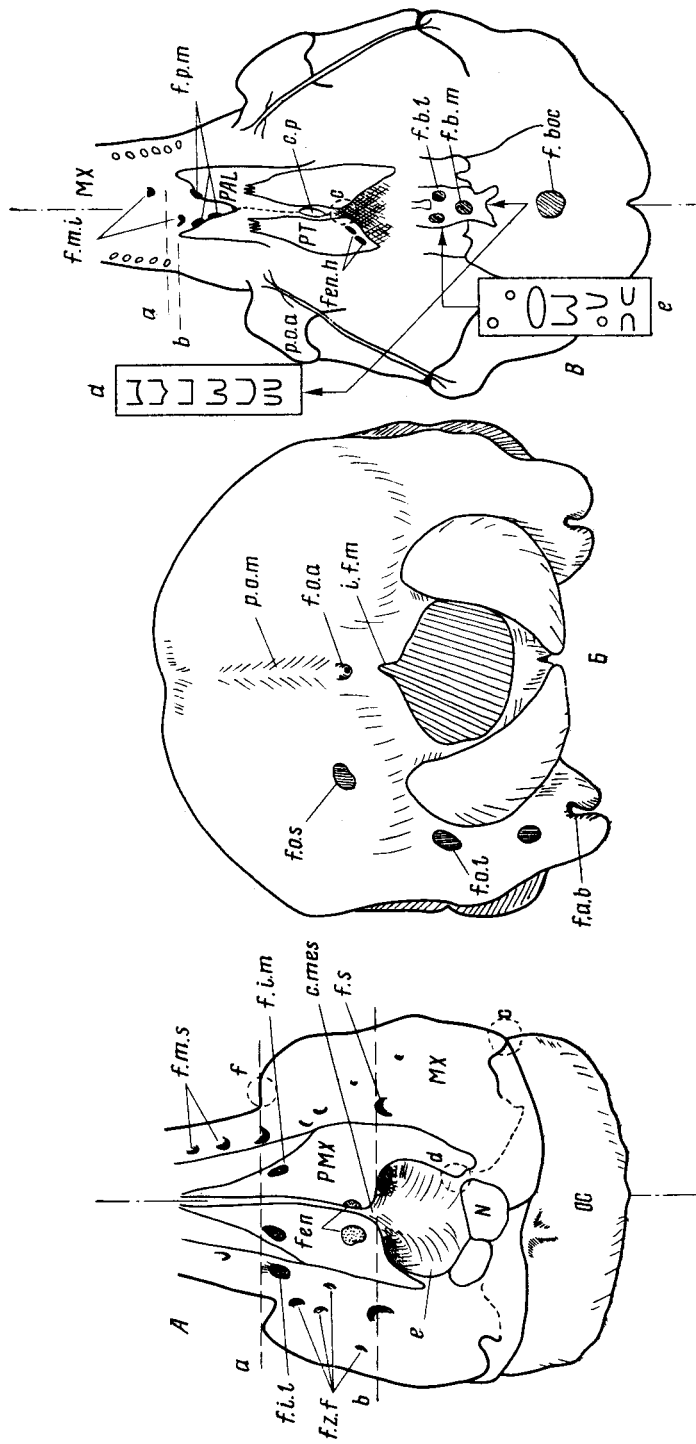


Рис. 2. Схема расположения основных изученных признаков на дорсальной (А), затылочной (В) и вентральной (С) поверхности черепа (на правой и левой половинах черепа показаны разные варианты отдельных признаков): *MX* — os maxillare, *N* — os nasale, *OC* — os occipitale, *PAL* — os palatinum, *PMX* — os praemaxillare, *PT* — os pterygoideum (hamulus), *c. mes* — crista mesethmoidalis, *c. p* — crista palatina, *fen. h* — fenestrae praemaxillares, *fen. h* — fenestrae hamuli pterygoidei aboralis, *f. b. l* — fen. basisphenoidalis lateralis, *f. b. m* — fen. basisphenoidalis medialis, *f. boc* — fen. basioccipitalis, *f. p. m* — for. palatina majora, *f. m. i* — for. maxillaria interna, *f. o. a* — for. occipitale-accessorium, *f. a. b* — for. arteriale basilare, *f. o. l* — fen. occipitalis lateralis, *f. o. s* — fen. occipitalis superior, *f. i. l* — foramen infraorbitale laterale, *f. i. m* — for. infraorbitale mediale, *f. m. s* — for. maxillare superius, *f. s* — for. supraorbitale, *f. z. f* — for. zygomatico-faciale, *i. f. m* — incisura foraminis magni, *p. o. a* — proc. orbitalis anterior, *p. o. m* — protuberantia occipitalis medialis; *a* — *f* — см. описание признаков в тексте.

линейки достигает (или превышает) этот уровень или не достигает этого уровня.

16. Наличие (отсутствие) дополнительного затылочного отверстия (*for. occipitale accessorium*) над большим затылочным отверстием (рис. 2, B, f. o. a).

17. Наличие (отсутствие) вертикальной вырезки на дорсальной стороне затылочного отверстия (рис. 2, B, i. f. m):

18. Число (0—3) прободений затылочной кости латерально от мышелка (рис. 2, B, f. o. l).

19. Число (0—2) прободений затылочной кости в районе затылочного бугра (рис. 2, B, f. o. s).

20. Положение конца зубного ряда (центра последнего зуба или последней альвеолы) с каждой стороны по отношению к переднему краю *os palatinum*: на уровне, впереди или позади (рис. 2, B, a).

21. Расположение отверстий для внутренних ветвей верхнечелюстного нерва (*for. maxillaria interna*) с каждой стороны: на уровне переднего края *os palatinum*, впереди или позади этого уровня (рис. 2, B, f. m. i, b).

22. Число крупных (более 1 мм диаметром) отверстий для ветвей верхнечелюстного нерва (*for. palatina majora*) на границе между *os maxillare* и *os palatinum* с каждой стороны.

23. Наличие (отсутствие) контакта между отростками крыловидной кости (*hamuli pterygoidei*) у переднего края хоан (рис. 2, B, c). Отсутствием контакта считается положение костей на расстоянии более 1 мм.

24. Наличие (отсутствие) соединения отростков крыловидной кости в передней их части. Отсутствием соединения считается положение костей на расстоянии более 1 мм.

25. Присутствие (отсутствие) гребня небной кости (*crista palatina*) в пространстве между отростками крыловидных костей (рис. 2, B, c. p).

26. Форма задней части отростков крыловидных костей: удлиненная (ширина основания отростка меньше его длины, рис. 2, B, pt, справа) или укороченная (рис. 2, B, pt, слева).

27. Присутствие (отсутствие) прободений в задней части *hamuli pterygoidei* (рис. 2, B, fen. h).

28. Форма заднего края *os basisphenoidale* (6 вариантов, см. рис. 2, B, d).

29. Форма и положение боковых отверстий на *os basisphenoidale* (8 вариантов, см. рис. 2, B, e).

30. Присутствие (отсутствие) центрального отверстия (*fen. basisphenoidalis medialis*) на *os basisphenoidale* (рис. 2, B, f. b. m).

31. Характер прободения *os basioccipitale*: от 0 до 3 отверстий в разных сочетаниях (рис. 2, B, f. boc).

32. Наличие (отсутствие) видимого при взгляде сзади — снизу *for. arteriale basilare* в яремной щели (рис. 2, B, f. a. b).

АНАЛИЗ ЗАВИСИМОСТИ ПРИЗНАКОВ ОТ ПОЛА И ВОЗРАСТА ОСОБЕЙ

Используя выборку IV *S. attenuata*, включающую наибольшее число взрослых особей, мы сравнили по каждому признаку взрослых самцов ($n=16$) и взрослых самок ($n=12$). В тех случаях, когда достоверность различий, определенная по критерию I , оказалась ниже порогового значения ($\chi^2_{0,05}$), провели сравнение взрослых особей (самцов и самок вкуче) с неполовозрелыми¹ ($n=22$).

Достоверные различия между самцами и самками были обнаружены по двум признакам (23 и 32). По одному признаку (11) такие различия были выявлены между неполовозрелыми самцами и самками.

¹ Разделение особей на половозрелых и неполовозрелых проводилось по степени слияния *maxillae* и *praemaxillae* на роструме (Perrin, 1975).

Достоверные различия между взрослыми и неполовозрелыми особями были найдены по 11 признакам (1, 7, 9, 12, 19, 20, 22, 27, 28, 29, 31).

Зависимость признаков от пола и возраста особей у *S. longirostris* характеризовали, объединив выборки IX и X, благодаря чему сравнимые группы включали 17 (взрослые самцы), 12 (взрослые самки) и 6 экз. (неполовозрелые особи). Анализировались только те признаки, для которых не было найдено зависимости от пола и возраста у *S. attenuata*. Достоверные различия между взрослыми самцами и самками были обнаружены по признаку 6, а между взрослыми и неполовозрелыми особями — по признаку 13.

Таким образом, пригодными для сравнения выборок, представляющих пространственно разобщенные группировки (стада) дельфинов, оказались 15 признаков.

СРАВНЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО РАЗОБЩЕННЫХ ВЫБОРОК

На основании оценок сходства между выборками *S. attenuata*, приведенных в таблице, выборки I, II, III и IV объединяются в компактную группу и от них отделяется выборка XI (рис. 3). Две имеющиеся выборки *S. longirostris* (IX и X) обнаруживают между собой меньшее сходство, чем любые две выборки *S. attenuata* (таблица). Во всех попарных сопоставлениях различия между выборками по совокупности 15 признаков достоверны, причем в сопоставлениях выборок I и II с выборкой XI $0,01 < p < 0,05$, в остальных же случаях $p < 0,01$.

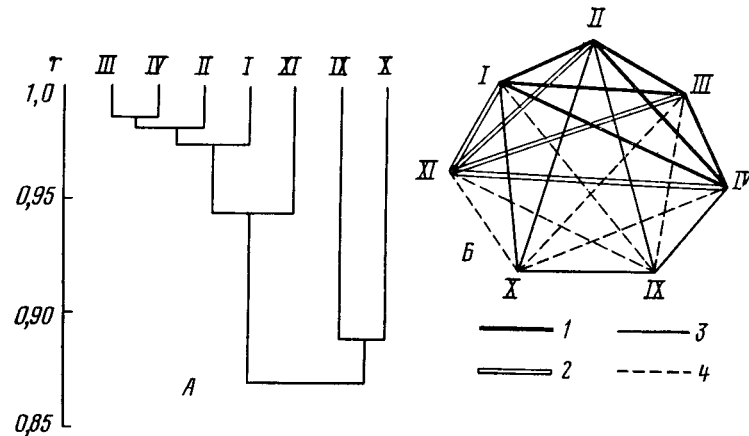


Рис. 3. Дендрограмма, построенная односвязным методом (А), и граф (Б), представляющие фенетические отношения изученных выборок: 1 — \bar{r} от 0,96 до 1,00; 2 — \bar{r} от 0,91 до 0,95; 3 — \bar{r} от 0,86 до 0,90; 4 — \bar{r} от 0,81 до 0,85; римскими цифрами обозначены выборки

В целом можно констатировать большое сходство по исследованному набору признаков между *S. attenuata* и *S. longirostris*, причем группа выборок I—IV фенетически ближе к *S. longirostris*, чем выборка XI (таблица, рис. 3).

Приведенные выше данные свидетельствуют, что мелкие неметрические вариации, затрагивающие в основном форму отдельных деталей различных костей лицевого и мозгового черепа, присутствие и расположение отверстий для нервов и кровеносных сосудов, а также врожденных прободений отдельных костей (в основном мозгового черепа), обычные в черепе грызунов, приматов, хищных и ластоногих, встречаются и

Усредненные оценки сходства (\bar{r}) и значения критерия идентичности (I) для выборок *Stenella attenuata* и *S. longirostris* по 15 неметрическим признакам черепа*

Выборки	I	II	III	IV	IX	X	XI
I		0,971	0,974	0,975	0,845	0,856	0,943
II	$\frac{42,91}{21}$		0,977	0,982	0,870	0,865	0,940
III	$\frac{35,32}{21}$	$\frac{51,22}{23}$		0,984	0,850	0,842	0,939
IV	$\frac{41,98}{21}$	$\frac{50,86}{21}$	$\frac{78,34}{23}$		0,858	0,855	0,931
IX	$\frac{176,47}{20}$	$\frac{152,59}{22}$	$\frac{224,91}{23}$	$\frac{205,25}{22}$		0,890	0,815
X	$\frac{128,75}{20}$	$\frac{141,32}{21}$	$\frac{138,45}{22}$	$\frac{165,84}{21}$	$\frac{100,30}{20}$		0,846
XI	$\frac{32,01}{19}$	$\frac{38,38}{21}$	$\frac{40,22}{19}$	$\frac{49,86}{21}$	$\frac{95,15}{20}$	$\frac{58,69}{19}$	

* Выше диагонали — оценки \bar{r} , ниже диагонали для каждого сравнения над чертой — значения I , под чертой — число степеней свободы.

в черепах китообразных и, по всей вероятности, могут характеризовать своими частотами встречаемости определенные естественные группировки особей.

В то же время проведенный анализ показал, что при использовании неметрических вариаций черепа для оценки фенетических отношений отдельных сравниваемых групп дельфинов необходимо учитывать возможную зависимость таких признаков от возраста, а некоторых — также и от пола особей.

Полученные результаты позволяют говорить о большей обособленности прибрежной группировки *S. attenuata* от группировок открытого океана в сравнении с обособленностью отдельных групп (стад) дельфинов открытого океана друг от друга. Более того, можно предположить, что стада дельфинов открытого океана, представленные в нашем материале, не являются длительно существующими, изолированными, самовоспроизводящимися группировками — отдельными популяциями в генетико-эволюционном смысле слова.

Уровень фенетического (и предположительно — генетического) сходства стад *S. longirostris*, обитающих к северу и к югу от экватора, таков, что возникают основания для вывода об их значительной генетической разобщенности. Во всяком случае, величина различий между ними превышает уровень различий прибрежных и «океанических» групп *S. attenuata*.

Все данные о сходстве и различиях между группировками, полученные при анализе неметрических вариаций черепа исследованных видов дельфинов, полностью совпадают с результатами, полученными при сравнении размеров и пропорций черепа, а также особенностей окраски особей этих групп (Perrin, 1975, 1975a). Это обстоятельство может рассматриваться как подтверждение возможности использования фенетических дистанций для объективного изучения структуры внутривидовой изменчивости китообразных.

Примененный метод анализа полученных данных, к сожалению, не позволил выделить родственные группы особей (типа семейных группировок) внутри отдельных стад. Что такие группировки могут быть выявлены, предположил один из авторов настоящей статьи (А. В. Яблочкин) при визуальном анализе коллекционного материала на основании значительного сходства между некоторыми животными по характеру

мелких вариаций. В дальнейшем было бы интересно проанализировать как имеющийся, так и дополнительный материал по неметрическим вариациям в черепе китообразных со специальной целью поиска признаков, могущих показать сходство (родство) отдельных особей.

Проведенный анализ неметрических признаков позволяет сделать некоторые общие замечания, касающиеся дальнейшего развития фенетического подхода при анализе внутри- и межвидовой изменчивости. Исследованные нами признаки имеют заведомо разную «дискриминативную» ценность, в разной мере выявляя различия между сравниваемыми группами особей. Это подтверждает представление о различном «фенетическом масштабе» разных признаков (Яблоков, 1980).

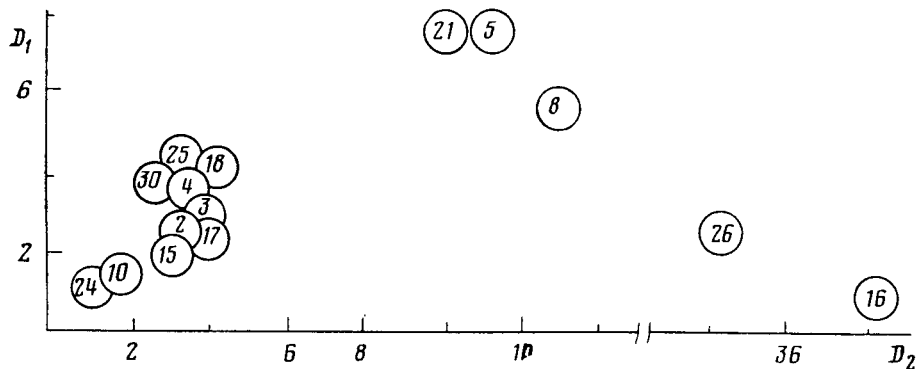


Рис. 4. Соотношение значений D , характеризующих дискриминативную ценность признаков: D_1 — в группе выборок *S. attenuata*, D_2 — в группе выборок *S. attenuata* и *S. longirostris*

$$D = 100 \cdot \sqrt{\frac{\sum (\bar{r} - r_i)^2}{n - 1}}$$

Выбор признаков, наиболее ценных для решения задач конкретного исследования, представляется важнейшей проблемой, успех решения которой может определить перспективы использования неметрических вариаций в целом. Мы пытались в первом приближении оценить дискриминативную ценность признаков величиной дисперсии значений r , полученных в попарных сравнениях выборок данного множества. Такие оценки были вычислены для всех семи выборок обоих видов и отдельно — для пяти выборок *S. attenuata*. Как и следовало ожидать, при анализе разных по составу групп выборок наиболее ценными оказываются разные признаки (рис. 4). Выясняется также, что дискриминативная ценность признаков сильно варьирует. Из этих результатов следуют, по крайней мере, два вывода. Во-первых, при описании фенетических отношений внутривидовых группировок у разных видов (даже весьма близких друг другу) нельзя заранее быть уверенным, что признаки, хорошо дифференцирующие группировки одного вида, будут столь же хорошо дифференцировать группировки другого. Во-вторых, поскольку использованные нами признаки были выбраны без предварительной оценки их дискриминативной ценности, логично предполагать, что в будущем, получив такую оценку, удастся в каждом случае выделять набор неметрических признаков, более четко характеризующих фенетические отношения исследуемых группировок.

Подводя итог проделанной работе, прежде всего подчеркнем, что интересным представляется сам факт обнаружения таких неметрических вариаций черепа китообразных, которые могут быть подвергнуты популяционно-морфологическому анализу.

Для обработки имеющегося и сравнительно немногочисленного пока по числу исследованных особей и отдельных выборок материала по неме-

трическим вариациям в черепе китообразных простым и вместе с тем достаточно эффективным методом оценки степени сходства по полиморфным признакам оказался метод, предложенный Л. А. Животовским. Мы предполагаем, что этот метод может быть широко использован для решения популяционно-морфологических задач на аналогичном материале и по другим группам животных.

В настоящее время трудно оценить перспективы использования неметрических вариаций черепа для выявления фенетических (и генетических) отношений видов и внутривидовых группировок китообразных вообще и дельфинов в частности. Однако приведенные выше результаты позволяют считать, что этот подход может быть, по меньшей мере, ценным дополнением к обычно применяемому для этих целей анализу пластических, меристических и других количественных признаков.

Настоящее исследование было проведено в рамках проекта «Морские млекопитающие» Межправительственного соглашения СССР — США по охране окружающей среды 1972 г. Мы благодарны В. А. Земскому, Ю. Е. Казакову, С. Г. Колю, Р. В. Миллеру, Л. А. Попову, В. Сильвермен, В. И. Сакову и другим, кто обеспечивал успешную работу этого проекта. Мы признательны также Дж. М. Кое, В. Оливер, Б. Г. Барго и Д. Дж. Трюдо, собравшим большую часть исследованных материалов, а также владельцам, капитанам и командам сейнеров «Carol Virginia», «Eastern Pacific», «Independence», «King Oscar», «Lois Seaver», без содействия которых сбор материала был бы невозможен. Наконец, мы благодарны Дж. Г. Миду (Национальный музей естественной истории, Вашингтон) и А. Реа (Музей естественной истории, Сан-Диего) за большую помощь в работе над коллекционным материалом.

ЛИТЕРАТУРА

- Белькович В. М., Яблоков А. В., 1964. О структуре стад зубатых китообразных (*Odotoceti*).— В кн.: Морские млекопитающие. М.: Наука, 65—69.
- Большаков В. Н., Васильев А. Г., 1975. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала.— В кн.: Популяционная изменчивость животных. Тр. Ин-та экологии животных и растений УНЦ АН СССР, 96, Свердловск, 3—31.
- Животовский Л. А., 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам.— Ж. общ. биол., 40, 4, 587—602.—1980. Показатель внутривидовой изменчивости по полиморфным признакам.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 38—44.
- Ларина Н. И., Еремина И. В., 1982. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок.— В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 56—69.
- Рычков Ю. Г., Мовсесян А. А., 1972. Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа монголоидов в Сибири в связи с проблемой их происхождения.— В кн.: Человек. Эволюция и внутривидовая дифференциация. М.: Наука, 114—132.
- Турутина Л. В., 1982. Изучение пространственно-генетической структуры двух видов позвоночных животных (*Lacerta agilis* L., *Clethrionomys glareolus* Schreb.).— В кн.: Фенетика популяций, М.: Наука, 174—187.
- Яблоков А. В., 1980. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1—136.
- Berry R. J., 1963. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus*.— Genet. Res. Cam., 4, 193—220.—1969. Non-metric skull variation in two Scottish colonies of the gray seal.— J. Zool. London, 157, 11—18.—1977. Inheritance and natural history: Collins, London, 1—350.
- Berry R. J., Searle A. G., 1963. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton.— Proc. Zool. Soc. London, 140, 577—615.
- Berzin A. A., Veinger G. M., 1982. Investigations into the population morphology of sperm whales, *Physeter macrocephalus* L., 1758, of the Pacific Ocean.— On: FAO ACMRR, Mammals in the seas, 3. Rome: FAO, 259—268.
- Hartman S. E., 1980. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetrical cranial traits.— J. Mammal., 61, 436—448.
- Hilborn R., 1974. Inheritance of skeletal polymorphism in *Microtus californicus*.— Heredity, 33, 87—89.

- Perrin W. F., 1969. Using porpoise to catch tuna.— *World Fishing*, 18, 6, 42—45.—1975. Distribution and differentiation of populations of dolphins of the genus *Stenella* in the eastern tropical Pacific.— *J. Fish. Res. Board Canada*, 32, 1059—1067.—1975a. Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the eastern tropical Pacific and Hawaii.— *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 21, 1—206.
- Perrin W. F., Yablokov A. V., Cass V. L., 1982. Preliminary report on the use of non-metrical skull characters to discriminate populations of pelagic dolphins.— *Southwest Fisheries Center Admin. Rep. LJ-82-14*, SWFC, La Jolla, California, 1—32.
- Sjøvold T., 1977. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C. A. B. Smith's mean measure of divergence.— *Ossa*, 4, Suppl. 1, 1—133.

Институт биологии развития АН СССР (Москва),
Юго-западный центр рыбохозяйственных
исследований США (Ла-Холья, Калифорния)

Поступила в редакцию
25 января 1983 г.

EVALUATION OF PHENETIC RELATIONS AMONG GROUPS OF DOLPHINS USING ANALYSIS OF NON-METRIC CRANIAL VARIATION

A. V. YABLOKOV, W. F. PERRIN, M. V. MINA

*Institute of Developmental Biology, USSR Academy of Sciences (Moscow)
and Southwest Fisheries Center (La Jolla, California, USA)*

Summary

Non-metric variation of 31 characters was studied in 5 samples (185 skulls) of *Stenella attenuata* and in 2 samples (34 skulls) of *S. longirostris* from off the Pacific coasts of southern Mexico and Central America. The samples were compared using 15 characters found to be independent of sex and age. An integrative «index of similarity» (Zhivotovskiy, 1982) was calculated. Offshore samples of *S. attenuata* showed a high degree of similarity and differed sharply from a coastal sample. The two samples of *S. longirostris* differed more from each other than did any two of the samples of *S. attenuata*. The discriminative power of the characters is discussed.