

¹⁾ Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, биологический факультет, кафедра антропологии, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119234, Россия;

²⁾ Государственный Дарвиновский музей, ул. Вавилова, 57, Москва, 117292, Россия

К ПРОБЛЕМЕ КРАНИОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ДВУХ ВИДОВ ЗЕЛЁНЫХ МАРТЫШЕК: *CHLOROCEBUS PYGERYTHRUS*, *CHLOROCEBUS AETHIOPS* (СЕМЕЙСТВО *CERCOPITHECIDAE*, ОТРЯД *PRIMATES*)

Проблема таксономической дифференциации отряда приматов является одной из актуальных проблем современной эволюционной антропологии и приматологии. Систематика приматов отражает эволюционные взаимоотношения внутри отряда, позволяя реконструировать возможные пути становления отдельных групп. Уточнение систематики приматов предполагает привлечение широкого круга данных, прежде всего из области морфологии. Среди морфологических признаков, различающих между собой отдельные таксоны, особое место занимает система признаков краниологических, позволяющих осуществлять диагностику черепов музейных коллекций или ископаемого материала. Статья посвящена краниологической диагностике черепов двух видов зелёных мартышек рода *Chlorocebus* – *Chlorocebus pygerythrus* (верветки) и *Chlorocebus aethiops* (гриветы).

Материал и методы. По широкой краниометрической программе обследованы 42 черепа верветок (13 самцов и 29 самок) и 60 черепов гривет (16 самцов и 44 самки). По данным индивидуальных измерений были рассчитаны описательные статистики, оценена степень достоверности различий между выборками по отдельным признакам и проведён дискриминантный анализ.

Результаты. Показано, что по нескольким краниометрическим признакам различия между сериями верветок и гривет достигают статистического уровня значимости. Различия между видами наблюдаются как по линейным, так и по угловым размерам. Согласно результатам дискриминантного анализа, наиболее эффективно разделяют краниологические выборки обоих полов двух видов размеры линейные. Общими для самцов и самок оказываются два дискриминирующих признака – наименьшая ширина лба и общий угол лица. Средний процент корректных диагнозов составляет 85,70% для самок и 93,75% для самцов.

Заключение. Итоги работы подтверждают значимость краниометрических характеристик в качестве диагностических видовых маркёров для мартышковых приматов.

Ключевые слова: эволюционная антропология; приматология; отряд приматов; морфологическая дифференциация приматов; верветки; гривет

Введение

Проблема полиморфизма и дифференциации разных групп приматов является одной из давно и широко обсуждаемых в области эволюционной антропологии и приматологии. Систематика современных приматов во многом отражает их эволюционные взаимоотношения, представляя ценный материал для возможных реконструкций происхождения отдельных таксономических подразделений. В систематике приматов сегодня проис-

ходят существенные изменения, связанные как с развитием приёмов изучения видов в природе, так и с совершенствованием генетических методов анализа. Меняется число известных таксонов разных уровней, и появляется новая терминология, отражающая эти изменения. Давнюю, но до сих пор до конца не решённую проблему представляет для исследователей систематика мартышковых приматов – трибы *Cercopithecini* подсемейства *Cercopithecinae* семейства *Cercopithecidae* отряда *Primates*.

Краткое описание современного состояния проблемы систематики мартышковых приматов

Для таксономической диагностики мартышковых используется широкий спектр данных, что, однако, до сих пор не привело к выработке отчетливых морфологических, экологических, этологических или молекулярно-генетических критериев, качественно разделяющих роды, а тем более виды внутри трибы Cercopithecini [Роскоп, 1907; Schwarz, 1928; Kuhn, 1967; Grubb et al., 2003; Lo Bianco et al., 2017]. Относительно недавно произошли существенные изменения в видовом составе рода Cercopithecus (мартышки) в связи с выделением рода зелёных мартышек Chlorocebus. Виды Chlorocebus aethiops (L. 1758) (гриветы), Chlorocebus pygerythrus (F. Cuvier) (верветки) и Chlorocebus sabaeus (L. 1766) (зелёные мартышки) до 1996 г. относились к роду Cercopithecus [Schwarz, 1928; Napier, 1981; Butinski, 2002]. В 1996 г. на основе морфологических и генетических исследований был выделен самостоятельный род зелёных мартышек Chlorocebus, и все три вида вошли в него, сохранив свои видовые названия [Rowe 1996; Groves, 2001, 2005; Tosi et al., 2002; Xing et al., 2007; Perelman et al., 2011]. Сегодня внутри рода Chlorocebus выделяют шесть видов, при этом продолжается обсуждение систематики этого рода, поэтому в будущем, вероятно, последует выделение новых видов и подвидов [Groves, 2001; Grubb et al., 2003].

Генетические данные по систематике зелёных мартышек пока немногочисленны. В исследовании Haus с соавторами [Haus et al., 2013] изучалось разнообразие генов цитохрома b (cyt b) в митохондриальной ДНК рода Chlorocebus. В работе обнаружилось несоответствие дифференциации гаплотипов мтДНК принятой таксономической классификации, что, по мнению авторов, отражает процесс периодической гибридизации между популяциями разных видов зелёных мартышек. Как показывают исследования, гибридизация внутри рода Chlorocebus встречается достаточно часто [Napier, 1981; Kingdon, 1997; De Jong, Butynski, 2010; Mekonnen et al., 2012]. Порой этот процесс угрожает самому существованию отдельных видов. Так, вид *C. djamdjamentis* (джамджам) рискует вскоре полностью утратить свои видовые границы в силу гибридизации с *C. aethiops* и *C. pygerythrus* [Kingdon, 1997; Mekonnen et al., 2018].

Таким образом, отношения между отдельными подразделениями рода Chlorocebus очень сложны, до конца не выяснены и являются предметом дискуссий, так же как и их систематика. Сложность задачи систематики рода Chlorocebus связана и с тем, что, согласно недавним исследованиям, на морфологическую изменчивость зелёных мартышек может оказывать влияние достаточно

широкий спектр различных факторов [Elton et al., 2016; Turner et al., 2016; 2018]. Краниологические материалы в подобных работах достаточно редки и представляют особый интерес для зоологов, экологов и приматологов. В отношении трибы Cercopithecini в целом известно, что краниометрические данные позволяют отличать между собой отдельные роды, и процент правильных классификаций в этом случае достаточно высок [Cardini, Elton, 2008]. В краниологических исследованиях приматов сегодня используются различные морфометрические методы, некоторые из которых могут быть применены и для разделения родов мартышковых [Collard, O'Higgins, 2001; Cardini, Elton, 2008]. Так, исследования краниологии трибы Papionini показывают, что черепно-лицевое сходство и общие размеры черепа хорошо различают отдельные роды и виды, и это разделение соответствует традиционным классификациям и генетическим исследованиям [Disotell, 1996; McGraw, Fleagle, 2006; Singleton, 2002]. При этом видовая диагностика по краниологическим признакам оказывается наиболее сложной в отношении древесных представителей трибы Cercopithecini, в частности зелёных мартышек, уточнение систематических отношений между видами которых является сегодня одной из актуальных задач для приматологов [Turner et al., 2018]. Зелёные мартышки распространены по всему африканскому континенту к югу от Сахары. Они часто выступают в качестве модельных объектов для биомедицинских исследований, например, для исследования вируса иммунодефицита приматов [Switzer et al., 2005; Wertheim, Worobey, 2007]. Кроме того, зелёные мартышки широко представлены в музейных коллекциях. Между тем исследования, посвященные их краниологии, остаются относительно немногочисленными [Preston, Evans, 1976; Cardini, Elton, 2008], что также определяет актуальность и значимость работ в данной области.

Материал и методы

Основой для исследования стала серия черепов мартышковых приматов из фонда остеологии Дарвиновского музея. Было изучено 102 черепа представителей рода Chlorocebus: 60 черепов гривет (16 самцов и 44 самки) и 42 черепа верветок (13 самцов и 29 самок).

Методика измерений черепов обезьян в целом совпадает с традиционной краниометрической методикой Р. Мартина в изложении В.П. Алексеева и Г.Ф. Дебеца [Алексеев, Дебец, 1964]. Специфика измерений черепов обезьян проявляется в отдельных измерениях, что изложено в работе С. Оппенгейм с соавторами (далее Оппенгейм) [Oppenheim et al., 1927]. Так, точка glabella на черепах многих

Таблица 1. Средние величины и размах изменчивости значений коэффициентов корреляции для признаков, включённых в дискриминантный анализ
Table 1. Mean values and variability of correlation coefficient values for the traits included in the discriminant analysis

Признаки	Самцы			Самки		
	М	Min	Max	М	Min	Max
1. Продольный диаметр, мм	0,21	-0,38	0,58	0,21	-0,24	0,59
8. Поперечный диаметр, мм	0,17	-0,14	0,50	0,21	-0,09	0,60
9. Наименьшая ширина лба, мм	-0,03	-0,52	0,48	0,12	-0,18	0,46
12. Ширина затылка, мм	0,19	-0,37	0,59	0,23	-0,02	0,52
30. Теменная хорда, мм	0,14	-0,10	0,46	0,09	-0,16	0,42
31. Затылочная хорда, мм	0,12	-0,35	0,47	0,05	-0,20	0,25
16. Ширина большого затылочного отверстия, мм	0,02	-0,36	0,36	0,03	-0,09	0,23
Расстояние <i>inion–opisthokranion</i> , мм	0,21	-0,32	0,53	0,15	-0,14	0,44
60. Длина альвеолярной дуги, мм	0,14	-0,46	0,59	0,09	-0,26	0,45
52. Высота орбиты, мм	0,07	-0,32	0,49	0,05	-0,14	0,32
50. Межглазничная ширина (<i>dakryon–dakryon</i>), мм	0,10	-0,50	0,60	0,20	-0,09	0,52
67. Передняя ширина подбородка, мм	-0,04	-0,56	0,48	0,15	-0,19	0,44
66. Бигониальная ширина, мм	0,11	-0,46	0,58	0,06	-0,15	0,38
32. Угол лба к горизонтали, градусы	0,01	-0,30	0,34	0,02	-0,15	0,50
34. Угол затылочного отверстия, градусы	-0,01	-0,30	0,42	-0,01	-0,25	0,18
72. Общий угол лица, градусы	0,06	-0,17	0,34	0,04	-0,25	0,44
73. Угол средней части лица, градусы	-0,13	-0,46	0,28	-0,02	-0,20	0,14
74. Угол альвеолярной части лица, градусы	-0,03	-0,42	0,43	0,01	-0,24	0,50
75. Угол наклона носовых костей	-0,06	-0,32	0,43	0,01	-0,26	0,27

обезьян углублена относительно рельефа надбровья, и в этом случае, согласно рекомендациям Оппенгейма, следует ориентироваться на точку *supraglabellare*. В случае полной облитерации швов, на черепах с хорошо развитыми затылочными гребнями могут возникнуть затруднения с определением точки λ . В этом случае используется точка *opisthokranion* или *intercristale* (расположенная на пересечении затылочных гребней с сагиттальным гребнем) [Oppenheim et al., 1927]. В нашей работе по методике Оппенгейма (с учётом специфики черепов обезьян) были измерены следующие признаки: расстояние *nasion–inion*, расстояние *glabella–inion*, верхняя высота лица, высота носа и угол лба к горизонтали [Oppenheim et al., 1927].

Статистические методы обработки материала включали описательную статистику в модуле *Descriptive statistic* программы STATISTICA 8.0 с расчётом средних величин и средних квадратических отклонений. Для оценки достоверности различий между выборками применялся критерий Стьюдента. В качестве метода оценки уровня различий был применён дискриминантный анализ, модуль *Discriminant Function Analysis* про-

граммы STATISTICA 8.0, стандартный метод, которому, в свою очередь, предшествовал корреляционный анализ.

Общее число применённых в исследовании признаков составило 44. По этому набору признаков рассчитывались показатели описательной статистики и производилась оценка достоверности различий по критерию Стьюдента. Для проведения дискриминантного анализа число признаков было сокращено, поскольку одним из требований к проведению этой статистической процедуры является превышение числа наблюдений над числом признаков. С этой целью перед проведением дискриминантного анализа был предварительно проведён корреляционный анализ, в итоге чего были отобраны 19 признаков, коэффициенты корреляции между которыми не превышали 0,60 (табл. 1).

Результаты

В таблицах 2 и 3 приводятся описательные статистики (средние величины, среднее квадратическое отклонение и коэффициент вариации)

для краниометрических признаков черепов самок и самцов изученных серий, а также результаты оценки достоверности различий между сериями по критерию Стьюдента.

Анализ достоверности различий с применением критерия Стьюдента показывает, что черепа самок верветок и гривет на высоком уровне достоверности различаются по таким признакам, как поперечный диаметр черепа, наименьшая ширина лба, наибольшая ширина лба, ширина затылка, лобная хорда и межглазничная ширина ($p < 0,01$). По нескольким другим признакам различия достигают лишь первого уровня достоверности ($p < 0,05$). На этом уровне различия отмечаются для таких признаков как ушная ширина, угол альвеолярной части лица и угол носовых костей. Далее следует длина основания черепа, по которой серии различаются с вероятностью ошибки 0,02, ширина орбиты от точки дакryo и угол лба к горизонтали ($p = 0,03$). По признаку бигониальной ширины выборки различаются при $p = 0,04$.

Уровень достоверности различий в выборке самцов верветок и гривет в целом ниже, чем в выборке самок. Наибольшая степень достоверности ($p = 0,01$) достигается для различий по ширине большого затылочного отверстия, а также по поперечному диаметру черепа, общему углу лица и расстоянию *inion*–*opisthokranion* ($p = 0,02$). С вероятностью ошибки $p = 0,04$ различия отмечаются по таким признакам, как угол лба к горизонтали и угол альвеолярной части лица; с вероятностью $p = 0,05$ – по высоте симфиза нижней челюсти.

Основные итоги дискриминантного анализа приводятся в таблицах 4–7. Статистическими показателями итогов дискриминантного анализа являются лямбда-критерий Уилкса, соответствующая ему величина F-критерия и вероятность ошибки 1-го рода. Чем меньше значение лямбда-критерия, тем более эффективным считается процесс разделения выборки с помощью данного метода, то есть существует обратная зависимость между величиной лямбда-критерия и эффективностью дискриминации.

Согласно таблице 4, дискриминация между черепами самок верветок и гривет достигается, прежде всего, за счет различий в продольном и поперечном диаметрах, и, в меньшей степени, за счет наименьшей ширины лба, угла затылочного отверстия, общего лицевого угла и угла альвеолярной части лица.

Согласно таблице 5, дискриминация между черепами самцов верветок и гривет наблюдается по ширине большого затылочного отверстия, наименьшей ширине лба и расстоянию между краниометрическими точками *inion* и *opisthokranion*. Далее по степени убывания таксономической значимости идут такие признаки как общий угол лица, затылочная хорда и межглазничная ширина.

Сравнение уровня дискриминации в выборках самок и самцов (табл. 6, 7) показывает, что для верветок процент корректных диагнозов существенно выше у самок. У гривет различия в дискриминации для выборок самцов и самок оказываются незначительными.

Обсуждение

Анализ различий черепов верветок и гривет с применением критерия Стьюдента демонстрирует более высокий уровень статистической достоверности в выборке самок по сравнению с самцами. Количество признаков, по которым между выборками обоих видов наблюдаются достоверные различия, также больше для самок, чем для самцов. Скорее всего, более низкую достоверность различий и меньшее количество достоверно различимых признаков у самцов в данном случае можно объяснить меньшей численностью выборки последних.

Краниологические серии самок верветок и гривет различаются, прежде всего, по линейным размерам черепа; угловые размеры различают черепа самок обеих серий в меньшей степени. Для самцов, у которых общее количество достоверно различимых признаков невелико, достоверность различий одного уровня наблюдается для линейных размеров и для общего угла лица. Для других угловых размеров, как и в выборке самок, достоверность различий ниже.

И для самок, и для самцов в дискриминации видов наименее значимыми оказываются размеры нижней челюсти.

Различия между черепами обоих видов носят мозаичный характер (табл. 2, 3), что, в сочетании с угловыми характеристиками, формирует видовую краниологическую специфику, которая касается, скорее, формы черепов, нежели их размеров.

В процессе дискриминантного анализа в качестве таксономических признаков, наиболее эффективно разделяющих оба вида, также выявляются, в первую очередь, линейные размеры, и во вторую очередь – углы. Дискриминирующими признаками, общими для выборок и самок, и самцов, оказываются два – наименьшая ширина лба и общий угол лица.

Значимым итогом дискриминантного анализа является процент корректных диагнозов, которые совпадают с реальной принадлежностью черепов к тому или иному виду (табл. 6, 7). В выборке самок процент корректных диагнозов выше для гривет, а в выборке самцов – для верветок. Средний процент корректных диагнозов составляет 85,70% для самок и 93,75% для самцов, что подтверждает эффективность проведенного анализа.

Таким образом, несмотря на сложность краниологической диагностики отдельных видов внутри

Таблица 2. Описательные статистики и достоверность различий по краниометрическим признакам для изученных серий (черепов самок)**Table 2. Descriptive statistics and significance of differences of craniometrical traits for the studied samples (female skulls)**

Признак	Верветки, черепов самок. N=29			Гриветы, черепов самок. N=44			t	p
	M	SD	V	M	SD	V		
1. Продольный диаметр, мм	69,83	3,69	5,29	69,91	3,09	4,16	-0,10	0,92
8. Поперечный диаметр, мм	52,76	2,44	4,63	50,98	2,14	3,82	3,29	0,00
17. Высотный диаметр, мм	46,41	2,65	5,72	46,32	1,96	4,03	0,18	0,86
5. Длина основания черепа, мм	51,28	3,82	7,44	53,09	2,50	4,07	-2,46	0,02
9. Наименьшая ширина лба, мм	36,66	3,62	9,87	33,61	3,22	8,77	3,76	0,00
10. Наибольшая ширина лба, мм	48,52	3,18	6,56	45,91	2,09	4,29	4,23	0,00
11. Ушная ширина, мм	45,28	3,89	8,59	43,39	2,38	4,45	2,58	0,01
12. Ширина затылка, мм	40,69	2,79	6,86	38,36	2,47	6,22	3,74	0,00
29. Лобная хорда, мм	43,66	2,30	5,28	41,41	2,08	5,05	4,32	0,00
30. Теменная хорда, мм	33,72	3,75	11,12	33,68	2,30	6,01	0,06	0,95
31. Затылочная хорда, мм	26,38	2,78	10,55	26,45	1,99	7,80	-0,13	0,89
Бималлярная хорда, мм	26,48	3,46	13,07	26,39	2,00	7,86	0,15	0,88
Расстояние <i>nasion - inion</i> , мм	68,16	3,74	5,49	67,25	5,65	9,67	0,76	0,45
Расстояние <i>glabella - inion</i> , мм	67,29	3,64	5,41	66,00	6,16	10,87	1,02	0,31
Расстояние <i>prosthion - inion</i> , мм	86,29	7,04	8,15	83,32	9,26	13,27	1,47	0,15
7. Длина большого затылочного отверстия, мм	13,31	1,42	10,64	13,43	1,32	10,07	-0,37	0,71
16. Ширина большого затылочного отверстия, мм	12,38	1,08	8,75	12,18	1,15	9,96	0,74	0,46
Расстояние <i>inion - opisthocranium</i> , мм	19,45	3,18	16,35	18,73	2,90	16,45	1,00	0,32
45. Скуловой диаметр, мм	52,10	7,95	15,26	53,09	2,68	5,30	-0,76	0,45
46. Средняя ширина лица, мм	39,10	6,07	15,53	38,30	2,51	6,73	0,79	0,43
48. Верхняя высота лица, мм	34,55	4,52	13,09	34,48	2,41	6,88	0,09	0,93
47. Полная высота лица, мм	48,23	5,17	10,73	47,66	10,98	20,29	-0,31	0,76
40. Длина основания лица, мм	59,59	7,78	13,05	58,66	3,13	5,03	0,71	0,48
60. Длина альвеолярной дуги, мм	35,10	5,14	14,65	36,18	4,16	13,08	-0,99	0,33
62. Длина неба, мм	26,50	3,20	12,07	26,42	0,22	0,00	0,17	0,86
63. Ширина неба, мм	15,97	1,76	11,04	16,09	1,27	7,72	-0,35	0,73
55. Высота носа, мм	29,97	3,98	13,27	29,66	2,26	7,55	0,42	0,68
54. Ширина носа, мм	8,93	1,19	13,36	9,18	0,95	9,58	-1,00	0,32
51. Ширина орбиты от <i>maxillofrontale</i> , мм	21,59	1,68	7,78	21,09	0,94	4,06	1,62	0,11
51а. Ширина орбиты от <i>dakryon</i> , мм	19,38	1,74	8,98	18,66	1,10	5,07	2,17	0,03
52. Высота орбиты, мм	20,00	1,56	7,79	19,55	1,84	9,29	1,10	0,28
50. Межглазничная ширина (<i>dakryon - dakryon</i>), мм	23,03	1,88	8,16	21,34	1,36	5,31	4,46	0,00
67. Передняя ширина подбородка, мм	3,72	0,80	21,41	3,48	0,63	18,39	1,47	0,14
69. Высота симфиза, мм	15,95	2,27	14,22	16,48	3,32	13,06	-1,73	0,09
66. Бигониальная ширина, мм	29,94	3,40	11,36	31,11	6,14	13,09	-2,14	0,04
68. Длина нижней челюсти, мм	50,27	6,18	12,30	49,57	8,17	5,10	-0,42	0,68
70. Высота ветви нижней челюсти, мм	27,00	3,41	12,63	25,45	6,07	21,92	0,51	0,61
71а. Ширина ветви нижней челюсти, мм	16,76	1,95	11,65	16,36	2,80	7,61	0,04	0,97
32. Угол лба к горизонтали, градусы	47,62	5,53	11,60	45,00	4,27	10,27	2,28	0,03
34. Угол затылочного отверстия, градусы	121,90	6,81	5,58	118,64	7,22	6,88	1,19	0,24
72. Общий угол лица, градусы	156,21	54,65	34,98	141,52	5,42	3,95	1,78	0,08
73. Угол средней части лица, градусы	70,34	21,38	30,40	73,41	12,99	8,38	0,75	0,46
74. Угол альвеолярной части лица, градусы	49,17	6,07	12,34	45,48	5,96	11,29	2,58	0,01
75. Угол наклона носовых костей	61,86	6,46	10,45	58,18	5,36	7,81	2,64	0,01

Примечания. M – средняя арифметическая величина; SD – среднее квадратическое отклонение; V – коэффициент вариации; t – критерий Стьюдента; p – уровень значимости различий между сериями.

Notes. M – mean; SD – mean standard deviation; V – coefficient of variation; t – Student's test; p – significance level of differences between series.

Таблица 3. Описательные статистики и достоверность различий по краниометрическим признакам для изученных серий (черепа самцов)

Table 3. Descriptive statistics and significance of differences of craniometrical traits for the studied samples (male skulls)

Признак	Верветки, черепа самцов. N=13			Гриветы, черепа самцов. N=16			t	p
	М	SD	V	М	SD	V		
1. Продольный диаметр, мм	70,69	5,07	7,18	71,75	4,14	5,77	-0,62	0,54
8. Поперечный диаметр, мм	54,46	1,71	3,15	52,56	2,34	4,45	2,44	0,02
17. Высотный диаметр, мм	47,69	3,07	6,43	47,13	2,99	6,34	0,50	0,62
5. Длина основания черепа, мм	52,08	6,33	12,16	54,50	3,06	5,61	-1,35	0,19
9. Наименьшая ширина лба, мм	39,23	4,36	11,12	36,81	2,51	6,82	1,87	0,07
10. Наибольшая ширина лба, мм	51,00	6,65	13,03	48,13	2,13	4,42	1,64	0,11
11. Ушная ширина, мм	45,38	6,33	13,95	45,13	2,85	6,31	0,15	0,88
12. Ширина затылка, мм	39,85	3,91	9,82	39,38	2,13	5,40	0,41	0,68
29. Лобная хорда, м	44,00	2,95	6,70	42,25	2,93	6,94	1,59	0,12
30. Теменная хорда, мм	35,63	4,13	11,58	34,56	2,94	8,52	0,81	0,42
31. Затылочная хорда, мм	26,99	2,97	11,02	26,63	2,03	7,62	0,39	0,70
Бималлярная хорда, мм	25,31	4,46	17,63	27,44	2,19	7,98	-1,67	0,11
Расстояние <i>nasion-inion</i> , мм	68,31	5,72	8,38	69,75	4,71	6,76	-0,75	0,46
Расстояние <i>glabella-inion</i> , мм	67,23	5,57	8,28	68,50	4,62	6,74	-0,67	0,51
Расстояние <i>prosthion-inion</i> , мм	86,46	12,31	14,23	86,81	4,72	5,44	-0,11	0,92
7. Длина большого затылочного отверстия, мм	13,62	0,96	7,06	14,31	1,62	11,33	-1,36	0,18
16. Ширина большого затылочного отверстия, мм	11,69	1,03	8,82	12,88	1,09	8,45	-2,98	0,01
Расстояние <i>inion-opisthokranion</i> , мм	21,62	4,07	18,84	18,38	2,83	15,38	2,53	0,02
45. Скуловой диаметр, мм	53,46	8,74	16,35	54,25	3,00	5,53	-0,34	0,74
46. Средняя ширина лица, мм	37,46	5,43	14,48	39,19	2,20	5,61	-1,16	0,25
48. Верхняя высота лица, мм	35,08	6,40	18,23	35,31	2,50	7,07	-0,14	0,89
47. Полная высота лица, мм	48,62	8,02	16,49	52,19	3,23	6,19	-1,63	0,11
40. Длина основания лица, мм	59,00	12,98	22,00	59,63	4,27	7,16	-0,18	0,86
60. Длина альвеолярной дуги, мм	34,23	6,95	20,32	37,19	3,37	9,06	-1,50	0,14
62. Длина неба, мм	22,50	0,50	2,22	22,50	0,00	0,00	0,00	1,00
63. Ширина неба, мм	15,92	2,75	17,29	16,50	1,67	10,14	-0,67	0,51
55. Высота носа, мм	29,08	5,24	18,01	31,13	2,16	6,93	-1,43	0,16
54. Ширина носа, мм	8,77	1,54	17,51	9,38	1,15	12,24	-1,22	0,23
51. Ширина орбиты от <i>maxillofrontale</i> , мм	22,85	2,03	8,91	21,69	1,25	5,76	1,89	0,07
51a. Ширина орбиты от <i>dakryon</i> , мм	19,77	2,42	12,24	19,31	1,70	8,81	0,60	0,56
52. Высота орбиты, мм	20,08	1,89	9,42	20,25	1,06	5,26	-0,31	0,76
50. Межглазничная ширина (<i>dakryon - dakryon</i>), мм	21,38	6,06	28,35	22,50	1,41	6,29	-0,72	0,48
67. Передняя ширина подбородка, мм	5,38	5,14	95,46	3,81	0,75	19,67	1,21	0,24
69. Высота симфиза, мм	13,15	2,38	18,06	12,94	1,34	10,36	-2,09	0,05
66. Бигониальная ширина, мм	14,92	3,23	21,62	17,06	2,29	13,44	-0,84	0,41
68. Длина нижней челюсти, мм	30,08	6,40	21,27	31,56	2,73	8,66	-1,17	0,25
70. Высота ветви нижней челюсти, мм	48,54	10,44	21,50	51,75	3,24	6,25	-1,22	0,23
71a. Ширина ветви нижней челюсти, мм	24,77	4,60	18,59	26,25	1,48	5,65	-0,19	0,85
32. Угол лба к горизонтали, градусы	16,69	3,25	19,47	16,88	1,93	11,42	2,10	0,04
34. Угол затылочного отверстия, градусы	47,54	3,95	8,31	43,88	5,16	11,77	0,69	0,50
72. Общий угол лица, градусы	119,69	10,93	9,14	117,44	6,47	5,51	2,59	0,02
73. Угол средней части лица, градусы	144,62	5,45	3,77	138,31	7,26	5,25	-0,90	0,38
74. Угол альвеолярной части лица, градусы	73,6	9,5	12,9	76,1	4,9	6,4	2,13	0,04
75. Угол наклона носовых костей, градусы	48,6	6,5	13,4	43,6	6,1	13,9	0,44	0,66

Примечания. М – средняя арифметическая величина; SD – среднее квадратическое отклонение; V – коэффициент вариации; t – критерий Стьюдента; p – уровень значимости различий между сериями.

Notes. M – mean; SD – mean standard deviation; V – coefficient of variation; t – Student's test; p – significance level of differences between series.

Таблица 4. Основные результаты дискриминантного анализа для черепов самок
Table 4. Main results of discriminant analysis for female skulls

F (7,21)=9,2105 p< ,0000	Лямбда Уилкса	F-remove	p	Толерантность
1.Продольный диаметр	0,81	14,82	0,00	0,30
8.Поперечный диаметр	0,81	15,03	0,00	0,39
52.Высота орбиты	0,86	10,00	0,00	0,54
9.Наименьшая ширина лба	0,91	6,31	0,01	0,75
34.Угол затылочного отверстия	0,94	4,19	0,04	0,91
72.Общий угол лица	0,94	4,20	0,04	0,92
74.Угол альвеолярной части лица	0,94	4,34	0,04	0,90

Примечания. Wilks' Lambda – лямбда Уилкса; F-remove – F-критерий; p-level – уровень статистической значимости F-критерия; Toler. – толерантность.

Таблица 5. Основные результаты дискриминантного анализа для черепов самцов
Table 5. Main results of discriminant analysis for male skulls

F (7,21)=9,2105 p< ,0000	Лямбда Уилкса	F	p	Толерантность
16.Ширина большого затылочного отверстия	0,51	19,98	0,00	0,52
9.Наименьшая ширина лба	0,54	17,56	0,00	0,38
Расстояние <i>inion–opisthokranion</i>	0,68	10,05	0,00	0,48
72.Общий угол лица	0,73	7,93	0,01	0,71
31.Затылочная хорда	0,76	6,77	0,02	0,45
50.Межглазничная ширина	0,83	4,32	0,05	0,37

Примечания. Wilks' Lambda – лямбда Уилкса; F-remove – F-критерий; p-level – уровень статистической значимости F-критерия; Toler. – толерантность.

Таблица 6. Классификационная таблица пошагового дискриминантного анализа для черепов самок

Table 6. Classification table of the stepwise discriminant analysis for female skulls

	Верветки, N	Гриветы, N	Корректные диагнозы, %
Верветки	24	5	82,76
Гриветы	5	39	88,64
			M=85,70

Таблица 7. Классификационная таблица пошагового дискриминантного анализа для черепов самцов

Table 7. Classification table of the stepwise discriminant analysis for male skulls

	Верветки, N	Гриветы, N	Корректные диагнозы, %
Верветки	13	0	100,00
Гриветы	2	14	87,50
			M=93,75

родов трибы Cercopithecini [Cardini, Elton, 2008], дискриминация всё же оказывается возможной на статистическом уровне значимости. Анализ, проведённый в данной работе, позволяет, по мнению авторов, обратить внимание на два основных признака, по которым в наибольшей степени различаются черепа гривет и верветок – наименьшую ширину лба и общий угол лица. По этим двум признакам наблюдается достоверная межвидовая дифференциация у обоих полов. Другие признаки, которые выводятся в таблицах итогов дискриминантного анализа в качестве дифференцирующих, различаются в выборках самок и самцов. При этом и у самцов, и у самок оба признака оказываются больше для верветок.

Таким образом, итоги работы подтверждают значимость краниометрических характеристик в качестве диагностических видовых признаков для мартышковых приматов.

Заключение

Краниологический анализ двух выборок черепов верветок и гривет выявил статистически дос-

товерные различия по группе измерительных признаков. Таксономическая значимость признаков подтверждается итогами многомерного дискриминантного анализа и высоким процентом корректных диагнозов. Полученные результаты позволяют сделать вывод о возможности краниологической дифференциации видов древесных мартышковых приматов, что важно как для атрибуции музейных коллекций, так и для работы с ископаемыми находками.

Библиография

Алексеев, В.П., Дебец, Г.Ф. Краниометрия. Методика антропологических исследований. М.: Наука, 1964. 127 с.

Сведения об авторах

Бахолдина Варвара Юрьевна, д.б.н., профессор,
ORCID ID: 0000-0002-3320-1445; vbaholdina@mail.ru;

Сударикова Елена Владимировна;
ORCID ID: 0000-0001-8384-9832; elsud@darwinmuseum.ru.

Поступила в редакцию 24.04.2019,
принята к публикации 10.09.2019.

Bakholdina V.Yu.¹⁾, Sudarikova E.V.²⁾

¹⁾ Department of Anthropology, Faculty of Biology of Lomonosov Moscow State University, Leninskiye Mount Street, d. 1, p. 12, Moscow, 119234, Russia;

²⁾ State Darwin Museum, Vavilova st., 57, Moscow, 117292, Russia

TO THE PROBLEM OF THE CRANIOLOGICAL DIFFERENTIATION OF THE TWO SPECIES OF GREEN MONKEYS: CHLOROCEBUS PYGERYTHRUS, CHLOROCEBUS AETHIOPS (FAMILY CERCOPITHECIDAE, ORDO PRIMATES)

The problem of taxonomic differentiation in the order Primates is one of the important problems of evolutionary anthropology and primatology. The systematics of primates reflects their evolutionary relationships allowing to reconstruct possible ways of formation of particular groups. Clarification of primate taxonomy involves the wide range of data, primarily from the field of morphology. Among the morphological characteristics that distinguish taxa special role belongs to the system of craniological features that allow diagnosing the skulls of museum collections or fossil material. The article is devoted to craniological identification of skulls of two species of the genus Chlorocebus – Chlorocebus pygerythrus (vervets) and Chlorocebus aethiops (grivets).

Materials and methods. *According to the wide craniometrical program, 42 skulls of vervets (13 males and 29 females) and 60 skulls of grivets (16 males and 44 females) were examined. The descriptive statistics and the degree of reliability of the differences between the samples were calculated and the discriminant analysis was carried out.*

Results. *For several craniometrical features, the differences between the samples of vervets and grivets reach the statistical level of significance. The differences between species are observed both in linear and angular traits. According to the results of discriminant analysis, the linear traits separate craniological samples*

more effectively. Two discriminating sizes are common for males and females: the smallest width of the forehead and the total angle of the face. The average percentage of correct diagnoses is 85,70% for females and 93,75% for males.

Conclusion. The results of the work confirm the importance of craniometrical characteristics as diagnostic species features for *Cercopithecini* primates.

Keywords: evolutionary anthropology; primatology; order Primates; morphological differentiation of primate; vervets; grivets

References

- Alekseev V.P., Debets G.F. *Kraniometriya. Metodika antropologicheskikh issledovaniy [Cranio-metry. Methods of anthropological researches]*. Moscow, Nauka Publ., 1964. 127 p. (In Russ.).
- Butinski T.M. *The Guenons: An Overview of Diversity and Taxonomy. The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*, edited by M.E. Glenn and M. Cords. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York, 2002. pp. 3-13.
- Cardini A, Elton S. Variation in guenon skulls (I): species divergence, ecological and genetic differences. *Journal of Human Evolution*, 2008, 54 (5), pp. 615-637.
- Collard M., O'Higgins P. Ontogeny and homoplasy in the papionin monkey face. *Evolution & Development*, 2001, 3 (5), pp. 322-331.
- De Jong Y.A., Butynski T.M. Three sykes's monkey *Cercopithecus mitis* ♀ vervet monkey *Chlorocebus pygerythrus* hybrids in Kenya. *Primate Conservation*, 2010, 25, pp. 43-56.
- Disotell, T.R. The phylogeny of Old World monkeys. *Evolutionary Anthropology*, 1996, 5 (1), pp. 18-24.
- Elton S., Jansson A.U., Meloro C., Louys J., Plummer T., Bishop L.C. Exploring morphological generality in the Old World monkey postcranium using an ecomorphological framework. *Journal of Anatomy*, 2016, 228 (4), pp. 534-560. DOI: 10.1111/joa.12428.
- Groves C.P. *Primate taxonomy*. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 2001. 350 p.
- Groves, C.P. *Order Primates. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. pp. 111-184.
- Grubb P., Butynski T.M., Oates J.F., Bearder S.K., Disotell T.R. Assessment of the diversity of African primates. *International Journal of Primatology*, 2003, 24 (6), pp. 1301-1357.
- Haus T., Akom E., Agwanda B., Hofreiter M., Roos C., Zinner D. Mitochondrial Diversity and Distribution of African Green Monkeys (*Chlorocebus* Gray, 1870). *American Journal of Primatology*, 2013, 75(4), pp. 350-360.
- Kingdon J. *The Kingdon field guide to African mammals*. San Diego, California: Academic Press, 1997. 464 p.
- Kuhn H.-J. Zur Systematik der Cercopithecidae. Progress in Primatology. Stuttgart, Germany: Gustav Fischer, 1967. pp. 25-46.
- Lo Bianco S., Masters J.C., Sineo L. The evolution of the Cercopithecini: a (post)modern synthesis. *Evolutionary Anthropology*, 2017, 26 (6), pp. 336-349. DOI: 10.1002/evan.21567.
- McGraw W. S., Fleagle J. G. *Biogeography and evolution of the Cercocebus–Mandrillus clade: Evidence from the Face. Primate Biogeography*. Boston: Springer, 2006. pp. 201-224.
- Mekonnen A., Bekele A., Fashing P.J., Lernould J.-M., Atickem A., Stenseth N.C. Newly discovered Bale monkey populations in forest fragments in Southern Ethiopia: evidence of crop raiding, hybridization with grivets, and other conservation threats. *American Journal of Primatology*, 2012, 74 (5), pp. 423-432.
- Mekonnen A., Rueness E.K., Stenseth N.C., Fashing P.J., Bekele A. et al. Population genetic structure and evolutionary history of Bale monkeys (*Chlorocebus djambensis*) in the southern Ethiopian Highlands. *BMC Evolutionary Biology*, 2018, 18 (1), p. 106. DOI: 10.1186/s12862-018-1217-y.
- Napier P.H. *Catalogue of primates in the British Museum (Natural History) and elsewhere in the British Isles. Part II: Family Cercopithecidae, Subfamily Cercopithecinae*. London: British Museum (Natural History), 1981. 203 p.
- Oppenheim S., Remane A., Gieseler W. Methoden zur Untersuchung der Morphologie der Primaten. Abderhalden's Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. VII, Heft 3, Lief 236. Berlin: Urban und Schwarzenberg, 1927. pp. 532-682.
- Perelman P., Johnson W.E., Roos C., Seur'anez H.N., Horvath J.E. et al. A molecular phylogeny of living primates. *PLOS Genetics*, 2011, Published: March 17, 2011. <https://journals.plos.org/plosgenetics/article?id=10.1371/journal.pgen.1001342>.
- Pocock R.I. A monographic revision of the monkeys of the genus *Cercopithecus*. *Proceedings of the general meetings for scientific business of the Zoological Society of London*, 1907, 2, pp. 677-746.
- Preston C.B., Evans W.G. The cephalometric analysis of *Cercopithecus aethiops*. *Ameri. J. Phys. Anthropol.*, 1976, 44 (1), pp. 105-110.
- Rowe N. *The pictorial guide to the living primates*. East Hampton, NY: Pogonias Press, 1996. 263 p.
- Schwarz E. Notes on the classification of the African monkeys of the genus *Cercopithecus* Erxleben. *The Annals and magazine of natural history*, 1928, 10 (1), pp. 649-663.
- Singleton M. Patterns of cranial shape variation in the Papionini (Primates: Cercopithecinae). *Journal of Human Evolution*, 2002, 42, pp. 547-578.
- Switzer W.M., Salemi M., Shanmugam V., Cong M., Kuiken C. et al. Ancient cospeciation of simian foamy viruses and primates. *Nature*, 2005, 434, p. 376-380.
- Tosi A.J., Buzzard P.J., Morales J.C., Melnick D.J. Y-chromosome data and tribal affiliations of *Allenopithecus* and *Miopithecus*. *International Journal of Primatology*, 2002, 23 (6), pp. 1287-1299.
- Turner T.R., Schmitt C.A., Cramer J.D., Lorenz J., Grobler J.P. et al. Morphological variation in the genus *Chlorocebus*: Ecogeographic and anthropogenically mediated variation in body mass, postcranial morphology, and growth. *Ameri. J. Phys. Anthropol.*, 2018, 166 (3), pp. 682-707. DOI: 10.1002/ajpa.23459.
- Turner T.R., Cramer J.D., Nisbett A., Patrick Gray J. A comparison of adult body size between captive and wild vervet monkeys (*Chlorocebus aethiops* sabaeus) on the island of St. Kitts. *Primates*, 2016, 57 (2), pp. 211-220. DOI: 10.1007/s10329-015-0509-8.
- Wertheim J.O., Worobey M. A challenge to the ancient origin of SIVagm based on African green monkey mitochondrial genomes. *PLOS Pathogens*, 2007, Published online 2007 Jul 6. DOI: 10.1371/journal.ppat.0030095.
- Xing J., Wang H., Zhang Y., Ray D. A., Tosi A.J. et al. A mobile element-based evolutionary history of guenons (tribe Cercopithecini). *BMC Biology*, 2007, 5. Published online 2007 Jan 31. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1797000> (Accessed – 23.03.2019).

Information about Authors

Bakholdina Varvara Yu., PhD., D. Sc., Professor,
ORCID ID: 0000-0002-3320-1445; vbaholdina@mail.ru;
Sudarikova Elena V., Senior Researcher;
ORCID ID: 0000-0001-8384-9832; elsud@darwinmuseum.ru.