

К проблеме краниологической дифференциации двух видов зелёных маргышек: *Chlorocebus pygerythrus* и *C. aethiops* (Cercopithecidae, Primates)

Елена Сударикова

ГБУК Государственный Дарвиновский музей (Москва)
*e-mail: elsud@darwinmuseum.ru; orcid: 0000-0001-8384-9832

SUDARIKOVA, E. On the problem of craniological differentiation in two species of the green monkeys: *Chlorocebus pygerythrus* and *C. aethiops* (Cercopithecidae, 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 and allows to reconstruct the possible ways of formation of particular groups. Clarification of primate taxonomy involves a wide range of data, primarily from the field of morphology. Among the morphological features that distinguish particular taxa, the special role belongs to the system of craniological characters, which allow diagnosing the skulls in museum collections or fossil materials. The article is devoted to craniological identification of two species of the genus *Chlorocebus*: *Chlorocebus pygerythrus* (vervets) and *Chlorocebus aethiops* (grivets).

Введение

В систематике приматов сегодня наблюдаются существенные изменения, связанные как с развитием методов наблюдения за видами в природе, так и с совершенствованием генетических подходов к изучению взаимоотношений между ними. Меняется число таксономических подразделений, меняются представления о систематических отношениях между отдельными таксонами, появляется новая терминология, отражающая эти изменения.

Давнюю, но до сих пор до конца не решенную проблему представляет для исследователей систематика трибы Cercopithecini подсемейства Cercopithecinae семейства Cercopithecidae отряда Primates.

В этой области систематики для таксономической диагностики используется широкий спектр самых разных 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 (Росcock 1907; Elliot 1913; Schwarz 1928; Hill 1966; Kuhn 1967).

В настоящее время систематиками достигнуто согласие в отношении числа родов маргышковых и их взаимной организации, однако внутривидовая и, тем более, подвидовая дифференциация по-прежнему представляют собой дискуссионную проблему.

Так, относительно недавно произошли существенные изменения в видовом составе рода *Cercopithecus* (мартышки) в связи с выделением рода *Chlorocebus* (зеленые мартышки). К роду *Cercopithecus* до 1996 г. относили виды *Chlorocebus aethiops* (гриветы), *C. pygerythrus* (верветки) и *C. sabaues* (зеленые мартышки) (Dandelot 1971; Grubb *et al.* 2003; Hill 1966; Napier 1981; Schwarz 1928). Отдельный род *Chlorocebus* выделен в 1996 г. на основе морфологических и генетических исследований, и три вида вошли в него, сохранив свои видовые названия (Groves 2001, 2005; Mekonnen *et al.* 2010a, 2010b; Tosi *et al.* 2004; Xing *et al.* 2007). Сегодня внутри рода *Chlorocebus* выделяют шесть видов, при этом некоторые авторы (Groves 2001) рекомендуют дальнейший пересмотр систематики этого рода, поэтому в будущем, вероятно, следует ожидать выделения новых видов и подвидов (Grubb *et al.* 2003).

Генетические данные по систематике зеленых мартышек пока немногочисленны. В исследовании Хаус 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 зеленых мартышек. Как показывают исследования, гибридизация 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. djamdjamensis* (джам-джам) рискует вскоре полностью утратить свои видовые границы в силу гибридизации с *C. aethiops* и *C. pygerythrus* (Kingdon 1997). Гибридизация происходит и между другими видами зеленых мартышек.

Таким образом, отношения между отдельными подразделениями Cercopithecini очень сложны, до конца не выяснены и являются предметом дискуссий, так же, как и их систематика, поэтому любые новые данные по дифференциации видов представляют значительный интерес для зоологов, экологов и приматологов.

В краниологических исследованиях приматов сегодня используются различные морфометрические методы, некоторые из которых могут быть применены для разделения родов мартышковых приматов (Collard 2001; Cardini & Elton 2008). Геометрический анализ черепов трибы Papionini показывает, что черепно-лицевое сходство и общие размеры черепа хорошо характеризуют отдельные роды и соответствуют традиционным классификациям (Disotell 1996) и генетическим исследованиям (McGraw 2000). Известны также краниологические критерии, позволяющие отличать виды павианов один от другого (Singleton 2002).

В отношении трибы Cercopithecini известно, что краниометрические исследования позволяют отличать между собой отдельные роды, и процент правильных классификаций образцов по родам неизменно высок (Cardini & Elton 2008). При этом показано, что видовая диагностика по признакам чере-

па наиболее сложна для древесных представителей трибы, в частности, зеленых мартышек (Lo Bianco 2016).

Авторы статьи анализируют краниологические данные по двум видам рода *Chlorocebus* — *C. aethiops* (гриветы) и *C. pygerythrus* (верветки). Зеленые 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.* 2004, 2005; Wertheim & Worobey 2007), что делает особенно актуальным уточнение систематических отношений между видами. Кроме того, зеленые мартышки широко представлены в музейных коллекциях, поэтому так важно изучение краниологической межвидовой дифференциации этой группы трибы Cercopithecini. Между тем работы, посвященные краниологии Cercopithecini, относительно немногочисленны (Preston 1976; Cardini & Elton 2008; Lo Bianco 2016), что в значительной степени определяет предопределяет актуальность и значимость настоящего исследования.

Материал и методы

Основой для исследования стала серия черепов из фонда остеологии Дарвиновского музея. Большая часть материала была передана музею из экспериментально-биологической клиники Института полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР В. И. Чернышевым.

Всего изучено 102 черепа представителей рода *Chlorocebus*: 60 черепов *C. aethiops* (16 самцов и 44 самки) и 42 черепа *C. pygerythrus* (13 самцов и 29 самок).

В работе использована традиционная краниометрическая методика Р. Мартина в изложении В. П. Алексеева и Г. Ф. Дебеца (1964) с учетом специфики краниометрии обезьян по методике С. Оппенгейм (Oppenheim 1928) (далее «Оппенгейм»). Методика измерений черепов обезьян в целом совпадает с традиционной краниометрической методикой, применяемой в палеоантропологии. Однако есть и некоторые отличия.

Например, точка *glabella*, находящаяся на надбровном валике, у таких приматов как шимпанзе, горилла, гиббон, павиан, гелада и мангобей, может быть углублена относительно рельефа надбровья, и в этом случае, согласно рекомендациям Оппенгейм, следует ориентироваться на точку *supraglabellare* (1928). В случае полной облитерации швов, у видов с хорошо развитыми затылочными гребнями (например, у гориллы) могут возникнуть затруднения с определением точки *lambda*. В этом случае используется точка *opisthokranion* или *intercristale* (точка, расположенная на пересечении затылочных гребней с сагиттальным гребнем). Точка *asterion* также определяется не у всех приматов, а лишь на черепах Cercopithecidae и детеньшей Ponginae. Швы на черепе в этом месте подвержены ранней облитерации, поэтому у взрослых понгин точку *asterion* можно определить лишь приблизительно, на пересечении продолжения сохранившихся участков ламбдовидного, затылочно-сосцевидного и теменно-сосцевидного швов (1928).

В целом список точек в методике Оппенгейм короче по сравнению со списком в руководстве Р. Мартина (Oppenheim 1928; Алексеев & Дебеч 1964). В программе Оппенгейм большое внимание уделяется также особенностям конфигурации черепных швов, форме черепа и отдельных его участков, а также краниоскопическим признакам, что иллюстрируется тщательно выполненными рисунками.

Для облегчения изложения всем краниометрическим признакам были приданы порядковые номера (табл. 1). Порядковые номера приводятся в 1-м и 3-м столбцах таблицы, а во 2-м и 4-м столбцах, перед названиями признаков, приведены их номера по методикам Мартина и Оппенгейм.

Статистические методы обработки материала включали описательную статистику в модуле Descriptive statistic программы STATISTICA 8.0 с расчетом средних величин и средних квадратических отклонений. Для расчета достоверности различий между выборками применялся критерий Стьюдента. В качестве метода оценки уровня дискриминации по отдельным краниометрическим признакам был применен дискриминантный анализ, модуль Discriminant Function Analysis программы STATISTICA 8.0, стандартный метод.

Результаты

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 первого уровня достоверности ($p < 0,05$). На этом уровне достоверности таксономическая значимость максимальна 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 *dakryon* и угол лба к горизонтали ($p = 0,03$). Признак бигонимальная ширина разделяет выборки 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 $p = 0,04$ разделение происходит по таким признакам, как угол лба к горизонтали и угол альвеолярной части лица; с вероятностью $p = 0,05$ — по высоте симфиза нижней челюсти.

Итоги дискриминантного анализа приведены в таблицах 1–4. Согласно таблице 4, дискриминация между черепами самок верветок и гривет происходит, 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.

Таблица 1. Лямбда-критерий Уилкса для краниологических выборок самок

№ п/п	Признаки	Лямбда Уилкса	F-критерий	p
1	1. Продольный диаметр	0,81	14,82	0,00
2	8. Поперечный диаметр	0,81	15,03	0,00
31	52. Высота орбиты	0,86	10,00	0,00
5	9. Наименьшая ширина лба	0,91	6,31	0,01
40	34. Угол затылочного отверстия	0,94	4,19	0,04
41	72. Общий угол лица	0,94	4,20	0,04
43	74. Угол альвеолярной части лица	0,94	4,34	0,04

Согласно таблице 2, дискриминация между черепами самцов верветок и гривет наблюдается, прежде всего, 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.

Таблица 2. Лямбда-критерий Уилкса для краниологических выборок самцов

№ п/п	Признаки	Лямбда Уилкса	F-критерий	p
17	16. Ширина большого затылочного отверстия	0,51	19,98	0,00
5	9. Наименьшая ширина лба	0,54	17,56	0,00
18	Расстояние <i>inion</i> — <i>opisthokranion</i>	0,68	10,05	0,00
41	72. Общий угол лица	0,73	7,93	0,01
11	31. Затылочная хорда	0,76	6,77	0,02
32	50. Межглазничная ширина	0,83	4,32	0,05

Таблица 3. Количество корректных диагнозов (N) и средний процент корректных диагнозов для черепов самок

	Верветки, N	Гриветы, N	Корректные диагнозы, %
Верветки	24	5	82,8
Гриветы	5	39	88,6

Таблица 4. Количество корректных диагнозов (N) и средний процент корректных диагнозов для черепов самцов

	Верветки, N	Гриветы, N	Корректные диагнозы, %
Верветки	13	0	100,0
Гриветы	2	14	87,5

Обсуждение

Анализ различий черепов верветок и гривет 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 можно объяснить меньшей численностью выборки последних.

Краниологические серии самок верветок и гривет различаются, прежде всего, по линейным размерам черепа — поперечному диаметру, ширине лба и затылка, лобной хорде межглазничной ширине и в меньшей степени — по ушной ширине и ширине орбиты. Угловые размеры различают черепа самок обеих серий в меньшей степени. Для самцов, у которых общее количество достоверно различимых признаков невелико, достоверность на одном уровне наблюдается и для линейных размеров (поперечный диаметр, ширина большого затылочного отверстия, расстояние *inion* — *opisthokranion*), и для общего угла лица. Для других угловых размеров, как и в выборке самок, достоверность различий ниже.

И для самок, и для самцов размеры нижней челюсти в различиях между видами оказываются наименее значимы.

Несмотря на достоверные различия в линейных размерах между черепами верветок и гривет, нельзя сказать, что один из видов более грацильный, а другой более массивный. Одни линейные показатели больше у верветок, другие — у гривет, поэтому, в сочетании с угловыми характеристиками, они формируют различия, скорее, по форме черепа, нежели по размеру.

Статистическими показателями валидности 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.

Дискриминантный анализ в качестве таксономических признаков, наиболее эффективно разделяющих оба вида, также выявляет в первую очередь линейные размеры и во вторую — 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. В выборке самок процент корректных диагнозов выше для гривет, а в выборке самцов процент выше для верветок. Во всех случаях процент корректной дискриминации высок, варьируя от 82.8 до 100, что подтверждает эффективность проведенного анализа.

Итоги работы подтверждают значимость краниометрических характеристик в качестве диагностических видовых признаков для мартышковых.

Заключение

Краниологический анализ двух выборок черепов верветок и гривет выявил статистически достоверные различия по группе измерительных признаков. Таксономическая значимость признаков подтверждается результатами многомерного дискриминантного анализа и высоким процентом корректных диагнозов. Полученные результаты позволяют сделать вывод о хороших возможностях краниологической дифференциации видов древесных мартышковых приматов, что важно как для атрибуции музейных коллекций, так и для работы с ископаемыми находками.

Литература

- Алексеев, В. П., Г. Ф. Дебеч. 1964. *Краниометрия. Методика антропологических исследований*. АН СССР, Ин-т этногр. им. Миклухо-Маклая. Наука, Москва, 1–127.
- Butynski, T. M. 2008. *Chlorocebus cynosuroides*. In: *IUCN 2012. IUCN red list of threatened species. Version 2012.1*. Online: www.iucnredlist.org
- Butynski, T. M., S. Gippoliti, J. Kingdon, Y. De Jong. 2008. *Chlorocebus djambajensis*. In: *IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1*. Online: www.iucnredlist.org
- Cardini, A., S. Elton. 2008. Variation in guenon skulls (I): species divergence, ecological and genetic differences. *Journal of Human Evolution*, **54**: 615–637.
- Collard M., O'Higgins P. 2001. Ontogeny and homoplasy in the papionin monkey face. *Evolution & Development*, **3** (5): 322–331.
- Dandelot, P. 1971. Order Primates, part 3. In: J. Meester, H. W. Setzer (eds). *Mammals of Africa, an Identification Manual*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 1–45.
- de Jong, Y., T. M. Butynski. 2010. *Assessment of the Primates, Large Mammals and Birds of the Mathews Range Forest Reserve, Central Kenya*. Report to the Nature Conservancy, Washington, 1–49.
- Disotell, T. R. 1996. The phylogeny of Old World monkeys. *Evolutionary Anthropology*, **5** (1): 18–24.
- Detwiler, K. M. 2002. Hybridization between red-tailed monkeys (*Cercopithecus ascanius*) and blue monkeys (*C. mitis*) in East African forests. In: M. E. Glenn, M. Cords (eds). *The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. Kluwer Academic Press, New York, 79–97.
- Elliot, D. G. 1913. *A Review of the Primates*. American Museum of Natural History, New York, 1–317 + i–xxxviii.
- Groves, C. P. 2001. *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington, 1–350.
- Groves, C. P. 2005. *Order Primates. Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 111–184.
- Grubb, P., T. M. Butynski, J. F. Oates, S. K. Bearder, T. R. Disotell, [et al.]. 2003. Assessment of the diversity of African primates. *International Journal of Primatology*, **24** (6): 1301–1357.
- Haus T., E. Akom, B. Agwanda, M. Hofreiter, C. Roos, D. Zinner. 2013. Mitochondrial diversity and distribution of African green monkeys (*Chlorocebus* Gray, 1870). *Am. J. Primatol.*, **75** (4): 350–360.
- Hill, W. C. O. 1966. *Primates. Comparative Anatomy and Taxonomy*. 6. *Catarrhini, Cercopithecoidea, Cercopithecinae*. Edinburgh University Press, Edinburgh, 336–338.
- Kingdon, J. 1997. *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Academic Press, New York, 1–544.
- Kuhn, H.-J. 1967. Zur Systematik der Cercopithecidae. In: Schneider, R., Kuhn, H.-J. (eds). *Progress in Primatology*, Gustav Fischer, Stuttgart, Germany, 25–46.
- Lonnberg, E. 1919. Contributions to the knowledge about the monkeys of the Belgian Congo. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*, **7**: 107–154.

- Lo Bianco, S. 2016. L'impiego della morfometria geometrica e il contributo della citogenetica nello studio evolutivo della tribu Cercopithecini (Ordine Biologia ambientale e Biodiversit a — Indirizzo Biologia Animale). *Universit a degli Studi di Palermo*, Sicilia, Italy, Ciclo XXVI 2013--2015. Primates).
- Lo Bianco, S., J. Masters, L. Sineo. 2017. The evolution of the Cercopithecini: a (post)modern synthesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, **26** (6): 336–349.
- McGraw, W. S., J. G. Fleagle. 2006. *Biogeography and evolution of the Cercocebus–Mandrillus clade: Evidence from the Face. Primate Biogeography*. Springer, Boston, 201–224.
- Mekonnen A., A. Bekele, P. Fashing, G. Hemson, A. Atickem. 2010a. Diet, activity patterns, and ranging ecology of the Bale monkey (*Chlorocebus djamdjamensis*) in Odobullu Forest, Ethiopia. *International Journal of Primatology*, **31**: 339–362.
- Mekonnen A., A. Bekele, P. Fashing, G. Hemson, A. Atickem. 2010b. Population size and habitat preference of the vulnerable Bale monkey *Chlorocebus djamdjamensis* in Odobullu Forest and its distribution across the Bale Mountains, Ethiopia. *Oryx*, **44**: 558–563.
- Mekonnen, A., A. Bekele, P. J. Fashing, J. M. Lerno. 2012. 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*, **74**: 423–432.
- Napier, P.H. 1981. *Catalogue of primates in the British Museum (Natural History) and elsewhere in the British Isles: Part II: Family Cercopithecidae, Subfamily Cercopithecinae*. British Museum (Natural History), London, 1–203.
- Oppenheim, S., A. Remane, W. Gieseler. 1928. *Methoden zur Untersuchung der Morphologie der Primaten*. Urban und Schwarzenberg, **6**: 684–865.
- Pocock, R. I. 1907. A monographic revision of the monkeys of the genus *Cercopithecus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 677–746.
- Preston, C. B., Evans W. G. 1976. The cephalometric analysis of *Cercopithecus aethiops*. *American Journal of Physical Anthropology*, **44** (1): 105–110.
- Schwarz, E. 1928. Notes on the classification of the African monkeys of the genus *Cercopithecus* *Erleben. Ann. Mag. Nat. Hist.* ser. 10, 1: 649–663.
- Singleton, M. 2002. Patterns of cranial shape variation in the Papionini (Primates: Cercopithecinae). *Journal of Human Evolution*, **42** (5): 547–578.
- Switzer, W. M., M. Salemi, V. Shanmugam, M. Cong, C. Kuiken, [et al.]. 2005. Ancient cospeciation of simian foamy viruses and primates. *Nature*, **434**: 376–380.
- Tosi, A. J., D. J. Melnick, T. R. Disotell. 2004. Sex chromosome phylogenetics indicate a single transition to terrestriality in the guenons (tribe Cercopithecini). *Journal of Human Evolution*, **46**: 223–237.
- Wertheim, J. O., M. Worobey. 2007. A Challenge to the Ancient Origin of SIVagm Based on African Green Monkey Mitochondrial Genomes. *PLOS Pathogens*, **3** (7): e95.
- Xing, J., H. Wang, Y. Zhang, D. A. Ray, A. J. Tosi, T. R. Disotell. 2007. A mobile element-based evolutionary history of guenons (tribe Cercopithecini). *BMC Biology*, **5** (5): 2–12.

Резюме

СУДАРИКОВА, Є. До проблеми краніологічної диференціації двох видів зелених мавп: *Chlorocebus pygerythrus* та *C. aethiops* (Cercopithecidae, Primates). — Проблема таксономічної диференціації в ряді приматів є однією з актуальних проблем сучасної еволюційної антропології та приматології. Систематика приматів відображає еволюційні взаємини всередині ряду, дозволяючи реконструювати можливі шляхи становлення окремих груп. Уточнення систематики приматів передбачає залучення широкого кола даних, насамперед з області морфології. Серед морфологічних ознак, якими розрізняються між собою окремі таксони, особливе місце посідає система краніологічних ознак, що дозволяють здійснювати діагностику черепів в музейних колекціях або викопному матеріалі. Стаття присвячена краніологічній діагностиці двох видів мавп роду *Chlorocebus* — *Chlorocebus pygerythrus* (верветки) і *Chlorocebus aethiops* (гривети).