

УДК 599.8

ИССЛЕДОВАНИЕ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ ОТДЕЛЬНЫХ КОСТЕЙ ЛИЦЕВОГО СКЕЛЕТА ДВУХ ВИДОВ (*CERCOCEBUS TORQUATUS*, *CERCOPITHECINAE* И *PROCOLOBUS VERUS*, *COLOBINAE*) ОТРЯДА PRIMATES МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

© 2012 г. А. А. Евтеев¹, О. Г. Нанова²

¹Научно-исследовательский институт и Музей антропологии им. Д.Н. Анучина Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 125009, Россия

e-mail: evteandr@gmail.com

²Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 125009, Россия

e-mail: nanova@mail.ru

Поступила в редакцию 14.06.2011 г.

Рассматривается гипотеза, согласно которой ростовые процессы отдельных костей лицевого черепа (верхнечелюстной, предчелюстной и носовой) относительно независимы. Основой для такой гипотезы является: 1) различное эмбриологическое происхождение верхнечелюстной и других двух костей; 2) разобщенность периодов активного роста (предчелюстная и носовая кости активно растут в пре- и перинатальный периоды онтогенеза, а верхнечелюстная — значительно позднее). Использована выборка черепов обезьян двух видов, резко различающихся по форме черепа, в частности, по размерам верхнечелюстной кости, а также по диете и образу жизни. 13 точек (landmarks) на 25 черепках *Cercocebus torquatus* и 16 черепках *Procolobus verus* разного пола и возраста оцифрованы с помощью трехмерного дигитайзера. Полученные первичные данные проанализированы с помощью программ Morphologika и MorphoJ. Основным феноменом, наблюдаемым при изучении конфигурации всех точек лицевого скелета, является удлинение “морды” в течение постнатального онтогенеза, которое у исследованных видов происходит по-разному. Однако этот процесс связан исключительно с ростовыми процессами верхнечелюстной кости, тогда как рассмотрение тенденций роста отдельно предчелюстной кости дает совершенно другую картину. Свообразным строением этой кости отличаются молодые особи *C. torquatus*: у них она относительно очень широкая, в то время как лобные отростки — укорочены. В то же время взрослые особи *C. torquatus* гораздо больше похожи на взрослых *P. verus*. Размер носовых костей изменяется в тесной связи с изменением размером верхнечелюстной кости, но при этом наблюдается большая внутривидовая изменчивость их формы, независимая от пола и возраста обезьян, чего не отмечено для других костей. Можно предположить, что рост верхнечелюстной кости как таковой (вытягивание “морды”) связан в первую очередь с изменением общих размеров тела, а не с функциональными потребностями (удлиненная форма лицевого отдела самцов *C. torquatus*, например, снижает биомеханическую эффективность их челюстного аппарата). В то же время своеобразие формы предчелюстной кости молодых *C. torquatus* может быть связано с необходимостью обработки очень твердой пищи уже в самом раннем возрасте и размещением очень крупных резцов, характерных для мангабеев. В процессе роста, в силу топологических корреляций с верхнечелюстной костью, эти отличия во многом нивелируются. Носовые кости, которые жестко связаны с верхнечелюстной костью швом, видимо, во многом “следуют” за ростовыми процессами последних. Однако некоторые особенности вариации их верхней части формируются независимо от воздействия соседних костей.

Ключевые слова: краниология, приматы, онтогенез черепа, функциональная анатомия, геометрическая морфометрия, лицевой скелет, носовые кости, премаксилла, верхнечелюстная кость.

Для исследований роста черепа приматов в последние десятилетия характерно повышенное внимание к вопросам интеграции и модульности (Cheverud, 1982; Richtsmeier et al., 1993; Cardini, Elton, 2008a). При этом существует много версий делений черепа на модули, различающихся как по степени подробности, так и по теоретическим ос-

нованиям выделения, что неизбежно сказывается на результатах и выводах.

1) Тип оссификации: хондрокраниум против дерматокраниума (Sperber, 2001; Cardini, Elton, 2008a). Зачастую структуры хондрокраниума являются матрицами для элементов дерматокраниума, в значительной степени определяя их форму,

например, хрящи передней части нейрокраниума и покровные кости верхней части лица (Abzhanov et al., 2004; Mooney, Siegel, 1986; Latham, 1970; Depew et al., 2005; Holton et al., 2010, 2011). При этом тип оссификации практически не связан с эмбриональным происхождением элементов черепа, генетической регуляцией их роста, выполняемыми функциями (Depew et al., 2005; Creuzet et al., 2005).

2) “Крупные” модули: нижняя челюсть против остального черепа, мозговой отдел черепа против лицевого и др. Очевидна неоднородность этих модулей внутри себя и необходимость дальнейшего деления. Кроме этого, хорошо известны функциональные связи, объединяющие эти модули (Bastir et al., 2006).

3) Деление согласно функциональным матрицам, набор которых восходит к классическим работам (Moss, Young, 1960; Cheverud, 1982) и обычно в неизменном виде принимается другими исследователями. Тем не менее, при их рассмотрении может возникнуть ряд вопросов. Например, своеобразие ротового (“oral”) модуля несомненно, если говорить о непосредственно альвеолярном отростке, но его верхние отделы скорее всего находятся под влиянием другой матрицы — носовой перегородки, которая интегрирует его с носовым модулем (Latham, 1970; Mooney, Siegel, 1986; Depew et al., 2005; Holton et al., 2010, 2011). Форма жевательного (“masticatory”) модуля в медиальной части в значительной мере определяется не только воздействием жевательной мускулатуры, но и общими воздействиями ростовых гормонов (Collard, O’Higgins, 2001; Funatsua et al., 2006; Bulygina et al., 2006), а также формой основания черепа (Richtsmeier et al., 1993; Lieberman et al., 2000; Бунак, 1960).

Относительно низкий уровень интеграции, обычно фиксируемый в рамках упомянутых функциональных модулей (Cheverud, 1982; Cardini, Elton, 2008a; Adams et al., 2011), показывает, что подобное деление отражает только часть информации о модульной структуре лицевого черепа и стимулирует поиск новых способов деления черепа (Cardini, Elton, 2008a).

Одним из вариантов такого деления может быть рассмотрение ростовых процессов *отдельных костей*, имеющее большую историю: о том, что такие измерения хорошо применимы для анатомических исследований, писал еще К. Пирсон (по: Cheverud, 1982). Показано (Moss, Young, 1960), какой сложной может быть внутренняя структура даже одной кости, если подробно рассматривать ее изменчивость. Своеобразие ростовых процессов отдельных костей наглядно демонстрируют классические работы Энлоу (Enlow, 1966). В нашей работе мы рассматриваем ростовые процессы трех костей, образующих среднюю часть верхнего лица: верхнечелюстной (ВЧК,

maxilla), предчелюстной (премаксилла, premaxilla) и носовой (nasalia).

Данные кости имеют разное эмбриологическое происхождение, в связи с чем у них во многом различаются генетические механизмы регуляции роста и развития: верхнечелюстная кость является производным 1-й жаберной дуги, тогда как носовая кость и премаксилла происходят от других популяций клеток нервного гребня (Depew et al., 2005; Creuzet et al., 2005). Это подтверждается хорошо известным фактом: отложение кости с разных сторон шва (т.е. рост двух костей, соприкасающихся в шве) может идти с очень разной скоростью (Bjork, 1968; Rice, 2008). В период до образования швов соотношение “областей”, занятых отдельными костями зависит от относительной скорости роста каждой из них (Rice, 2008; Marimoto et al., 2008).

Активный рост трех костей происходит на разных стадиях развития. Премаксилла и верхняя часть носовых костей активнее всего растут в пренатальном и перинатальном онтогенезе и уже на первом году паттерн образованной ими медиальной части лицевого скелета во многом определен (Сысак, 1960; Schultz, 1963; Mooney, Siegel, 1986; Richtsmeier et al., 1993; Franciscus, 1995; Vidarsdottir et al., 2002; Bulygina et al., 2006). Наконец, благодаря диахронности роста, они связаны с разными событиями в онтогенезе головы и разными функциональными матрицами. Премаксилла и носовые кости тесно связаны с формированием органов нервной и дыхательной систем, которое происходит очень рано в онтогенезе. В то же время рост ВЧК в значительной степени связан с более поздними событиями: ростом зубов, а затем с пубертатным ростовым спуртом (Richtsmeier et al., 1993; Funatsua et al., 2006; Bulygina et al., 2006).

Подход, применяемый в данной работе, может способствовать прояснению крайне важного и столь же дискуссионного вопроса о соотношении ранних пре- и перинатальных событий и постнатального роста в формировании лицевого скелета (Richtsmeier et al., 1993; O’Higgins, Jones, 1998; Collard, O’Higgins, 2001; O’Higgins, Collard, 2002; Ackermann, Krovitz, 2002).

На этапе составления конфигурации меток (возможно, самого важного этапа морфологического исследования — Oxnard, O’Higgins, 2009) были поставлены следующие задачи:

1) Полностью исключить из конфигурации точки нейрокраниума.

2) Полностью исключить точки скуловой кости и скуловой дуги — “ядра” жевательного модуля (Cheverud, 1982; Curtis et al., 2008). Также исключены точки, лежащие непосредственно на альвеолярном отростке, сильно подверженном непосредственному воздействию зубов в течение

жизни особи и имеющие сниженный уровень наследуемости (Cheverud, 1982; Martinez Abadias, 2007).

3) Увеличить подробность описания средней части лицевого скелета по сравнению с предыдущими исследованиями (O'Higgins, Jones, 1998; Ackermann, Krovitz, 2002; Hallgrímsson, 2004; Cardini, Elton, 2008a; рис.1).

При анализе первичных материалов ставились следующие задачи:

4) Описать тенденции роста и морфологической изменчивости верхнечелюстной, предчелюстной и носовой костей в отдельности, оценить взаимосвязь и взаимовлияние их друг на друга в процессе роста, а также тот вклад, который каждая из костей вносит в рост и изменчивость всей средней части лица (“морды”).

5) Представить графически результаты этих анализов. Как правило, в работах представляются графики, изображающие изменения общей конфигурации точек (Richtsmeier et al., 1993; O'Higgins, Jones, 1998; Hallgrímsson, 2004; Cardini, Elton, 2008a). Поскольку эти конфигурации состоят из многих десятков точек, визуальное на первый план выходят самые яркие и масштабные морфологические отличия, тогда как менее заметные, но от того не менее важные аспекты формы уловить достаточно сложно. Графики, изображающие изменчивость отдельных модулей, приводятся редко (Smith et al., 2007; Cardini, Elton, 2008a). Кроме этого, такие графики отображают *относительные изменения*, и при их анализе невозможно отличить изменения той или иной кости благодаря ее собственным ростовым процессам от относительных изменений при росте соседних костей.

Выборки *Cercocebus torquatus* и *Procolobus verus* представляются пригодными для решения поставленной задачи, так эти два вида резко отличаются друг от друга морфологией лицевого черепа, размерами тела и уровнем полового диморфизма, экологическими особенностями, диетой (Davies, Oates, 1995). Масса самцов *P. verus* 3.3–5.7 кг, самок – 3.0–4.5 кг. Образ жизни преимущественно древесный. Они имеют характерный для Colobinae укороченный лицевой скелет. Считается, что такая морфология обеспечивает биомеханические преимущества челюстному аппарату гверец (Koyabu, Endo, 2009). Однако, в отличие от других представителей подсемейства Colobinae, диета *P. verus* состоит из очень мягких продуктов: молодых листьев и цветов. *C. torquatus* гораздо более крупная обезьяна: масса самцов 7.0–12.5 кг, самок – 5.0–8.0 кг. Для них характерна вытянутая форма лицевого скелета. Другой особенностью, как и всех мангабеев, являются очень крупные резцы, помогающие обрабатывать твердую пищу, в частности раскалывать скорлупу орехов. *C. torquatus* проводят много времени на земле, в диете их преобладают особенно твердые продук-

ты, такие, как плоды растения *Sacoglottis gabonesis*. Они начинают потребляться уже в самом раннем возрасте, и больших различий в диете между взрослыми и детенышами не отмечено (McGraw et al., 2011). Обитают два вида территориально очень близко, на южном побережье Западной Африки.

Предыдущие исследования этих или близких видов наглядно показали различия в онтогенетической динамике средней и латеральных частей лицевого скелета (O'Higgins, Jones, 1998; Collard, O'Higgins, 2001; O'Higgins, Collard, 2002), в том числе и отдельных костей (Enlow, 1966; Cheverud, 1982; Corner, Richtsmeier, 1991; Richtsmeier et al., 1993; O'Higgins, Jones, 1998; Cobb, O'Higgins, 2004), однако мы хотели бы более подробно рассмотреть это явление. Нужно подчеркнуть, что в работе не ставится целей общего описания ростовых процессов черепа этих видов (O'Higgins, Jones, 1998), а также таксономических задач (см. Cardini, Elton, 2008b).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

25 черепов *C. torquatus* и 16 черепов *P. verus* разного пола и возраста были оцифрованы с помощью трехмерного дигитайзера. Из 25 черепов *C. torquatus* 4 принадлежат взрослым самкам (категории adult, old adult и sub adult по коллекционной описи), 5 – молодым самкам (immature), 8 – взрослым самцам (adult, sub adult), 3 – молодым самцам (juvenile), 4 – молодым особям, пол которых неизвестен (juvenile), а также 1 череп взрослой особи неизвестного пола. Из 16 черепов *P. verus* 5 принадлежат взрослым самкам (adult, sub adult), 4 – молодым самкам (infant, juvenile), 6 – взрослым самцам (adult), а также 1 череп молодой особи (immature) неизвестного пола. На всех черепках снималась конфигурация из 13 точек лицевого скелета (рис. 1, табл. 1). В отдельную конфигурацию для *верхнечелюстной кости* вошли 8 точек: 2, 4, 5, 7, 8, 10, 11, 13; в конфигурацию *предчелюстной кости* 5 точек: 7.9, 10, 12, 13. Дополнительно на 19 черепках (8 *P. verus*, 11 *C. torquatus*) была оцифрована конфигурация из 6 точек, описывающая более подробно носовые кости (рис. 1, табл. 2).

В программе Morphologika (O'Higgins, Jones, 1998) проводился компонентный (ГК) и регрессионный анализ, проводилась визуализация результатов. В программе MorphoJ (Klingenberg, 2010) подсчитывался RV-коэффициент и проверялись гипотезы о модульности. Стандартные статистические процедуры со значениями ГК и центроидными размерами проводились в программе PAST (Hammer et al., 2001). В этой же программе проведен дисперсионный анализ (GLM).

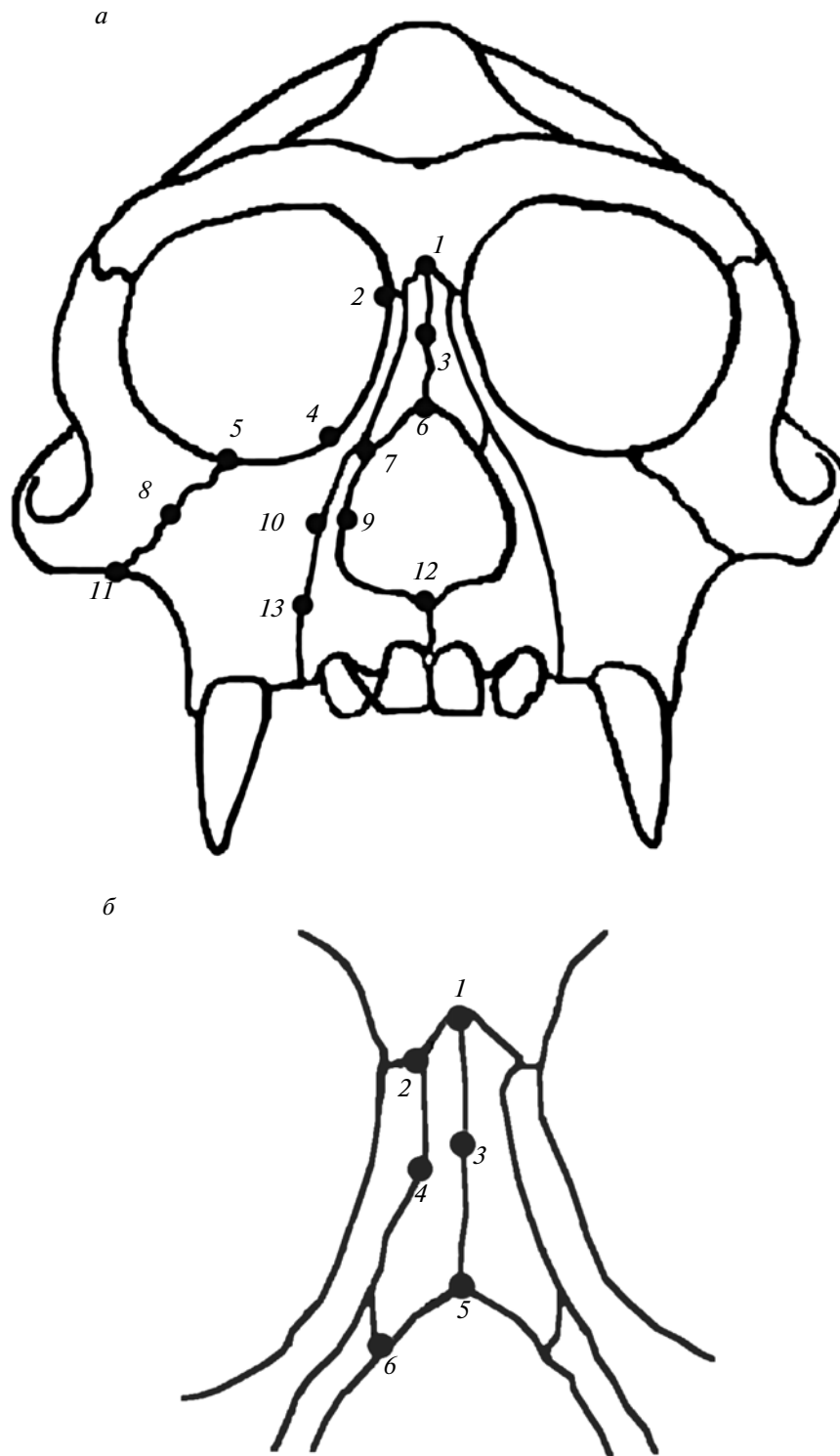


Рис. 1. Конфигурация точек, использованных в анализе: *а* – конфигурация точек всего лицевого скелета, 13 точек; *б* – конфигурация для носовых костей, 6 точек. Подробное описание точек см. табл. 1 и 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ общей конфигурации точек лицевого скелета. ГК1 общей конфигурации (13 точек) описывает 71.8% изменчивости, ГК2 – лишь 6.0%

(рис. 2*а*). ГК1 без трансгрессии разделяет два вида, у *S. torquatus* хорошо заметен половой диморфизм и онтогенетическая динамика ее значений, тогда как у *P. verus* обе тенденции сильно сглаже-

Таблица 1. Точки, использованные в исследовании лицевого скелета

№	Описание точки	“Модуль”
1	Точка пересечения лобно-верхнечелюстного и межносового швов (Nasion)	
2	Точка пересечения лобно-верхнечелюстного шва с внутренним краем орбиты (Maxillofrontale)	Максилла
3	Точка на межносовом шве в месте наименьшей ширины носовых костей	
4	Точка пересечения касательной к латеральному краю слезной ямки с нижним краем орбиты	Максилла
5	Точка пересечения скуловерхнечелюстного шва с нижним краем орбиты (Zygoorbitale)	Максилла
6	Нижняя точка межносового шва (Rhinion)	
7	Нижняя точка носоверхнечелюстного шва (Nasomaxillare)*	Максилла, премаксилла
8	Точка пересечения скуловерхнечелюстного шва с линией, соединяющей точку 10 и нижнюю точку височно-скулового шва (на наружной поверхности скуловой дуги)	Максилла
9	Точка пересечения crista conchalis и края грушевидного отверстия (Conchale)	Премаксилла
10	Точка пересечения премаксилло-максиллярного шва с линией, соединяющей точки 8 и 9	Максилла, премаксилла
11	Нижняя точка скуловерхнечелюстного шва (Zygomaxillare)	Максилла
12	Точка пересечения медианной плоскости с линией, соединяющей нижние края грушевидного отверстия (Nasospinale)	Премаксилла
13	Точка пересечения премаксилло-максиллярного шва с линией, соединяющей точки 11 и 12	Максилла, премаксилла

* – на исследованных черепах эта точка совпадает с верхней точкой лобного отростка премаксиллы или очень близка к ней.

Таблица 2. Точки, использованные в исследовании изменчивости носовых костей

№	Описание точки
1	Точка пересечения носолобного и межносового швов (Nasion)
2	Точка пересечения лобно-верхнечелюстного и носоверхнечелюстного швов (Infranasion)
3	Точка на межносовом шве в месте наименьшей ширины носовых костей
4	Точки на носоверхнечелюстных швах в месте наименьшей ширины носовых костей (“симотическая ширина”)
5	Нижняя точка межносового шва (Rhinion)
6	Нижняя точка носоверхнечелюстного шва (Nasomaxillare)

ны. При анализе *двух видов отдельно* у *S. torquatus* на ГК1 приходится 58.3% изменчивости, а на ГК2 и ГК3 – 12.0 и 5.7%. У *P. verus* ситуация иная: на ГК1 приходится только 26.6% от общей изменчивости, тогда как на ГК2 приходится лишь немногим меньше – 21.9%. Данные *дисперсионного анализа* показывают, что вклад полового (ПОЛ) и возрастного (ВОЗРАСТ) факторов в оси изменчивости различен у двух исследуемых видов. У *P. verus* ВОЗРАСТ и ПОЛ в значительной степени разобщены, тогда как у *P. verus* возрастная изменчивость равномерно распределена по трем осям.

Морфологический смысл ГК1 анализа двух видов ясен – это относительное усиление выпячивания дистальной части верхнечелюстной и премаксиллярной костей (рис. 3), что полностью со-

гласуется с данными всех предшествующих работ (Corner, Richtsmeier, 1991; Richtsmeier et al., 1993; O’Higgins, Jones, 1998; Collard, O’Higgins, 2001; O’Higgins, Collard, 2002; Cobb, O’Higgins, 2004). Также, как и во всех предыдущих исследованиях, ГК1 была связана высокой ($R = 0.83$, $p < 0.0001$) корреляцией с центроидным размером, то есть эта главная компонента носит выражено аллометрический характер. То. на первом плане в картине морфологической изменчивости оказывается вытягивание “морды”, сильнее выраженное у вида с более прогнатным лицевым скелетом.

Соотношение изменчивости общей конфигурации и конфигурации верхнечелюстной кости. Результаты анализа чрезвычайно похожи на таковые для общей конфигурации: ГК1 описывает

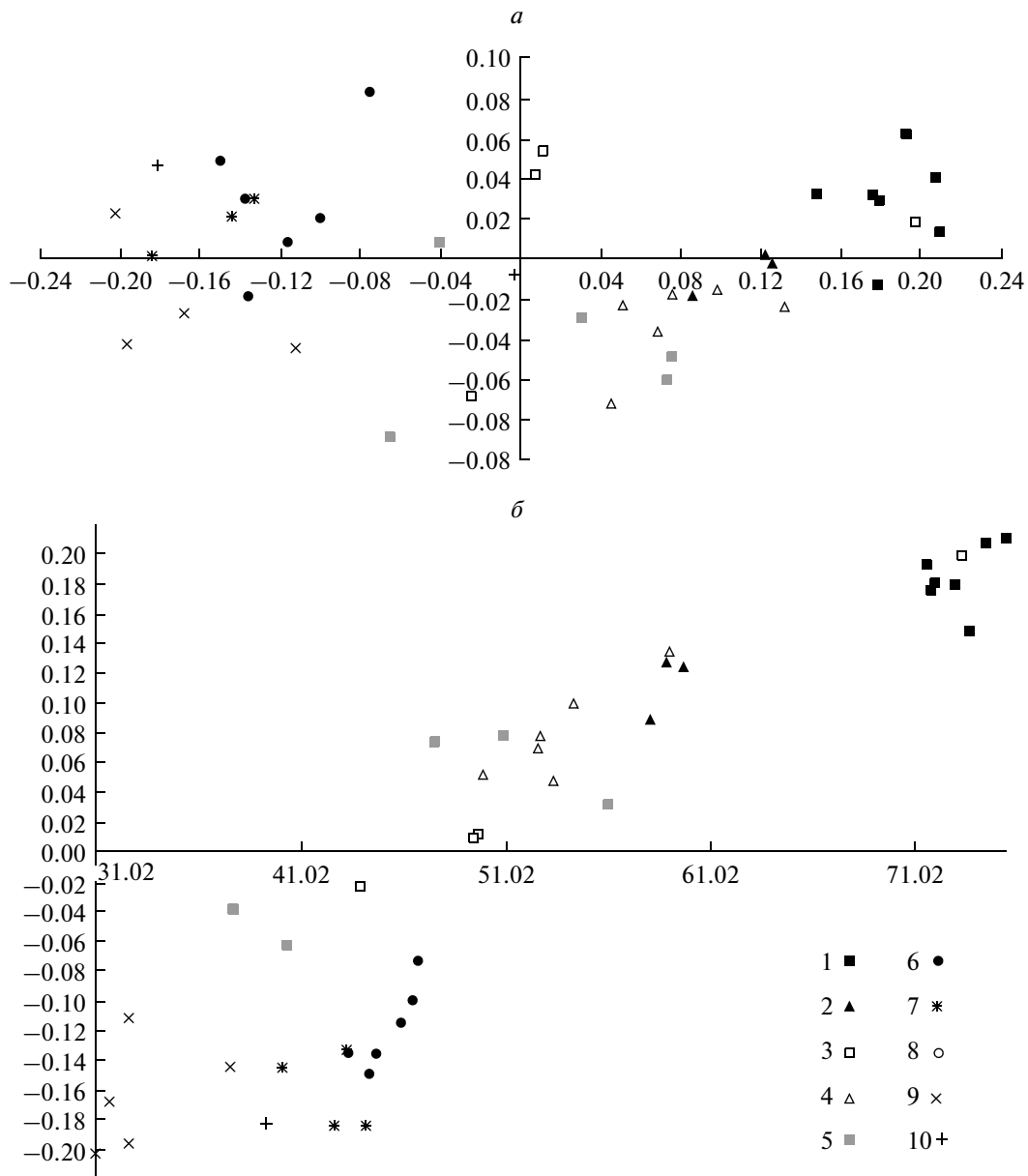


Рис. 2. а – Распределение особей двух видов в пространстве ГК1 (71.8% изменчивости, ось X) и ГК2 (6.0%, ось Y) анализа общей конфигурации лицевого скелета из 13 точек (рис. 1, табл. 1). б – Распределение особей двух видов в пространстве центроидного размера (ось X) и ГК1 (ось Y) того же анализа. *C. torquatus*: 1 – взрослые самцы; 2 – взрослые самки; 3 – молодые самцы; 4 – молодые самки; 5 – молодые особи, пол неизвестен. *P. verus*: 6 – взрослые самцы; 7 – взрослые самки; 8 – молодые самцы; 9 – молодые самки; 10 – молодые особи, пол неизвестен.

71.0% изменчивости, ГК2 – 8.1%. Расположение особей двух видов в морфопространстве двух первых ГК также до деталей совпадает в обоих анализах (сравните рис. 2, 4), а морфологический смысл ГК1 идентичен предыдущему анализу (рис. 3). ГК1 конфигурации верхнечелюстной кости также тесно связано с центроидным размером ($R = 0.87$, $p < 0.0001$). Дополнительным подтверждением огромного сходства тенденций изменчивости общей конфигурации и конфигурации ВЧК являются корреляции показателей размера и

формы двух конфигураций (табл. 3). Напрашивается вывод, что анализируя общую конфигурацию лицевого скелета (неважно, сколько в ней точек) мы, по сути, анализируем изменчивость верхнечелюстной кости.

При тестировании гипотезы о модульности для максиллы конфигурация была разделена на два набора по 4 точки, и наименьшая ковариация была обнаружена между следующими наборами: 2, 8, 10, 13 и 4, 5, 7, 11. Группа точек 4, 5 и 7 находится в той области, которая рано формируется в

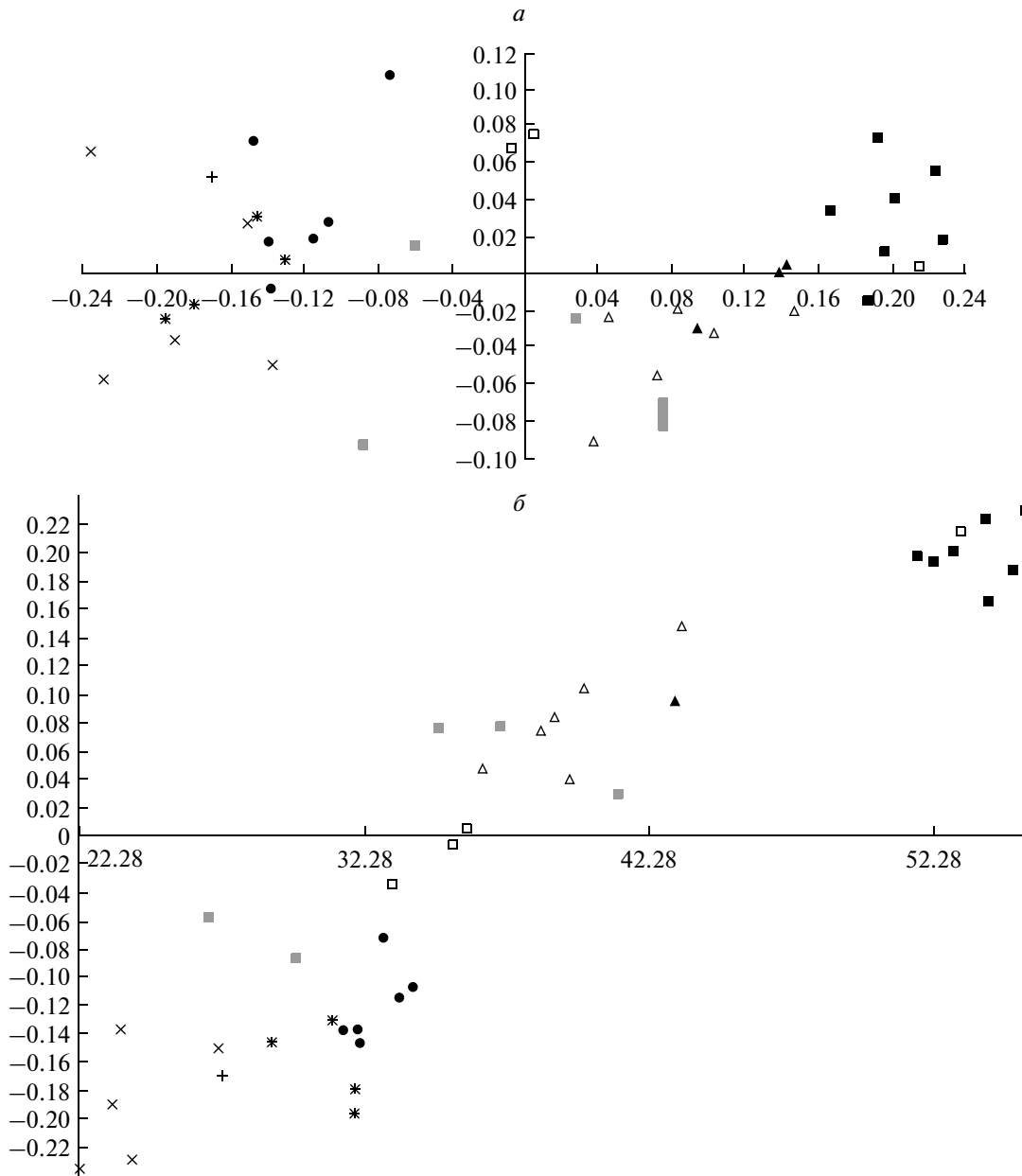


Рис. 3. *a* – Распределение особей двух видов в пространстве ГК1 (71.0% изменчивости, ось X) и ГК2 (8.1%, ось Y) анализа конфигурации верхнечелюстной кости, 8 точек (рис. 2, табл. 1). *б* – Распределение особей двух видов в пространстве центроидного размера (ось X) и ГК1 (ось Y) того же анализа. Обозначения – см. легенду к рис. 2.

онтогенезе, и в дальнейшем эти точки мало меняют свое положение относительно друг друга. Точки 8, 10 и 13 находятся на той части лицевого скелета, которая активно растет вперед, и таким образом эти точки в процессе роста удаляются от точек 4, 5 и 7 в большей степени, чем друг от друга.

Соотношение изменчивости общей конфигурации и конфигурации предчелюстной кости. При сравнении ковариационных матриц отдельных костей двух видов с помощью теста Мантел выяснилось, что структура корреляций верхнечелюстных костей различна у *C. torquatus* и *P. verus* ($R =$

$= 0.2, p = 0.8$), что вполне закономерно, учитывая серьезные морфологические отличия двух видов. Но структура корреляций премаксиллы не подтвердила этих закономерностей и оказалась сходна у *C. torquatus* и *P. verus* ($R = 0.91, p < 0.01$). ГК1 анализа этой кости описывает 53.3% изменчивости, а ГК2 – 17.8% (рис. 5а), т.е. в сумме примерно столько, сколько одна ГК1 анализа ВЧК. На рис. 5а можно отметить большую область трансгрессии особей двух видов. В области больших значений ГК1 находятся, за редким исключением, молодые особи *C. torquatus* (овал 1). Взрослые же особи это-

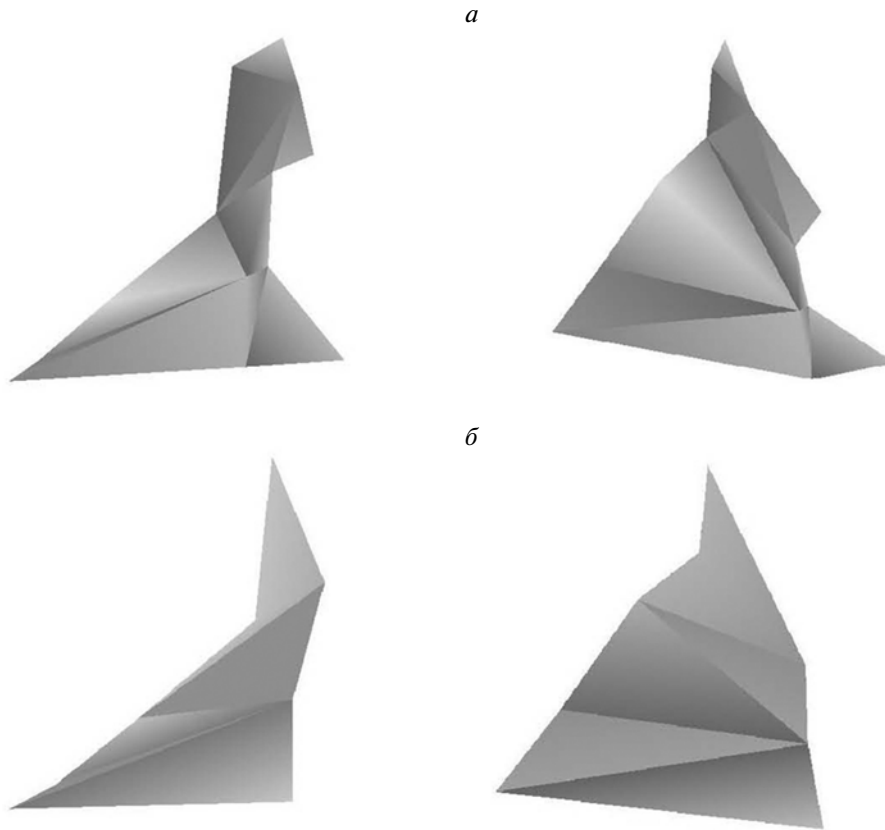


Рис. 4. *а* – Морфология лицевого скелета при крайних значениях ГК1 анализа общей конфигурации лицевого скелета (13 точек); *б* – Морфология лицевого скелета при крайних значениях ГК1 анализа конфигурации верхнечелюстной кости (8 точек). Слева отображена морфология при минимальных значениях ГК1, справа – при максимальных.

го вида (овал 2) тяготеют к центральной точке графика и по значениям ГК1 ближе к взрослым *P. verus* (овалы 3 а и б), чем к молодым представителям своего вида. При этом ГК1 абсолютно не аллометрична: для ГК1 и лог-центроидного размера $R = 0.01$, $p < 0.62$. Данные *дисперсионного анализа для двух видов отдельно*: у *S. torquatus* для предчелюстной кости факторы ПОЛ и ВОЗРАСТ не вносят значимый вклад в ГК1-ГК3, а у *P. verus* фактор ВОЗРАСТ вносит достоверный вклад только в ГК2. Еще более наглядно описанные тенденции можно видеть на графике, осями которого являются центроидный размер и ГК1 (рис. 5б). Можно отчетливо видеть: резкие отличия молодых особей двух видов, несмотря на сходный центроидный размер; сближение взрослых представителей двух видов по форме, несмотря на очевидные отличия размеров; близкую к линейной связь формы с размером у *P. verus* и явную нелинейность связи у *S. torquatus*. Этот график резко отличается от аналогичных для общей конфигурации и верхнечелюстной кости (рис. 2, 3).

В области больших значений ГК1 происходит резкое расширение и вытягивание вперед нижней части премаксиллы на фоне относительно корот-

кого лобного отростка (рис. 6). В области больших значений ГК2 наблюдается относительное укорочение лобного отростка при уменьшении ширины и выступания вперед нижней части кости. Интересно, что наблюдается высокая достоверная связь ее центроидных размеров с общими размерами лицевого скелета (Spearman $R = 0.86$, $p < 0.01$), т.е. увеличение размеров происходит согласованно с другими костями (табл. 4). *RV*-коэффициент между конфигурациями верхнечелюстной и предчелюстной костей составил 0.29 ($p = 0.006$), то есть согласованное изменение размеров двух костей не сопровождается столь же согласованными изменениями формы. Проверка *гипотезы о модульности* (два набора: 2 и 3 точки) подтвердила большую взаимосвязь точек нижней части премаксиллы между собой, чем с точками лобного отростка.

Изменчивость носовых костей. ГК1 описывает 48.7% изменчивости, ГК2 – 26.0%. Два вида практически без трансгрессии разделяются по ГК1, тогда как по ГК2 можно видеть существенные внутривидовую дифференциацию обоих видов (рис. 7а). В области больших значений ГК1 носовые кости имеют вытянутую и узкую форму, в об-

Таблица 3. Ранговые корреляции Спирмена между центроидными размерами и ГК1-2 формы общей конфигурации, конфигураций верхнечелюстной и предчелюстной костей

Показатель	Центроидный размер, общая конфигурация	ГК1, общая конфигурация	ГК2, общая конфигурация	Центроидный размер, максилла	ГК1, максилла	ГК2, максилла	Центроидный размер, премаксилла	ГК1, премаксилла
Центроидный размер, общая конфигурация								
ГК1, общая конфигурация	0.93*							
ГК2, общая конфигурация	0.14	0.02						
Центроидный размер, максилла	0.99	0.92	0.10					
ГК1, максилла	0.94	0.99	0.04	0.93				
ГК2, максилла	0.11	0.01	0.96	0.09	0.03			
Центроидный размер, премаксилла	0.86	0.73	0.47	0.84	0.75	0.38		
ГК1, премаксилла	0.37	0.44	-0.44	0.35	0.43	-0.49	0.08	
ГК2, премаксилла	-0.17	-0.29	0.32	-0.19	-0.28	0.28	0.09	-0.02

* – жирным шрифтом выделены коэффициенты, достоверные при $p = 0.05$.

Таблица 4. Ранговые корреляции Спирмена между центроидными размерами и ГК1-2 формы общей конфигурации, конфигураций верхнечелюстной, предчелюстной и носовых костей (на выборке 8 *Procolobus* и 11 *Cercoscebus*)

Показатель	Центроидный размер, носовые кости	ГК1, носовые кости	ГК2, носовые кости
Центроидный размер, общая конфигурация	0.93*	0.88	-0.08
ГК1, общая конфигурация	0.96	0.93	-0.17
ГК2, общая конфигурация	-0.04	0.10	0.54
Центроидный размер, максилла	0.95	0.86	-0.29
ГК1, максилла	0.95	0.91	-0.19
ГК2, максилла	0.02	0.09	0.34
Центроидный размер, премаксилла	0.18	0.25	0.45
ГК1, премаксилла	0.55	0.44	-0.18
ГК2, премаксилла	-0.17	-0.24	0.41
Центроидный размер, носовые кости		0.89	-0.23
ГК1, носовые кости	0.89		0.07
ГК2, носовые кости	-0.23	0.07	

* – жирным шрифтом выделены коэффициенты, достоверные при $p = 0.05$.

ласти малых значений – относительно короткие и широкие кости (рис. 8). Это отражает характерные межвидовые отличия строения этих костей, хорошо заметные визуально. ГК2 описывает в первую очередь вариации строения верхней (проксимальной) части носовых костей от короткой и широкой до узкой и вытянутой. Данные дисперсионного анализа показали, что у *C. torquatus*

только фактор ВОЗРАСТ вносит вклад в ГК1 носовых костей, а у *P. verus* ни одна ГК носовых костей не имеет существенного вклада со стороны факторов ПОЛ и ВОЗРАСТ. ГК1 достоверно связана с центроидным размером носовых костей (Spearman $R = 0.66$, $p < 0.0001$) (рис. 7б). Можно сказать, что у мангабеев при значительной вариации размеров носовых костей мало меняется их

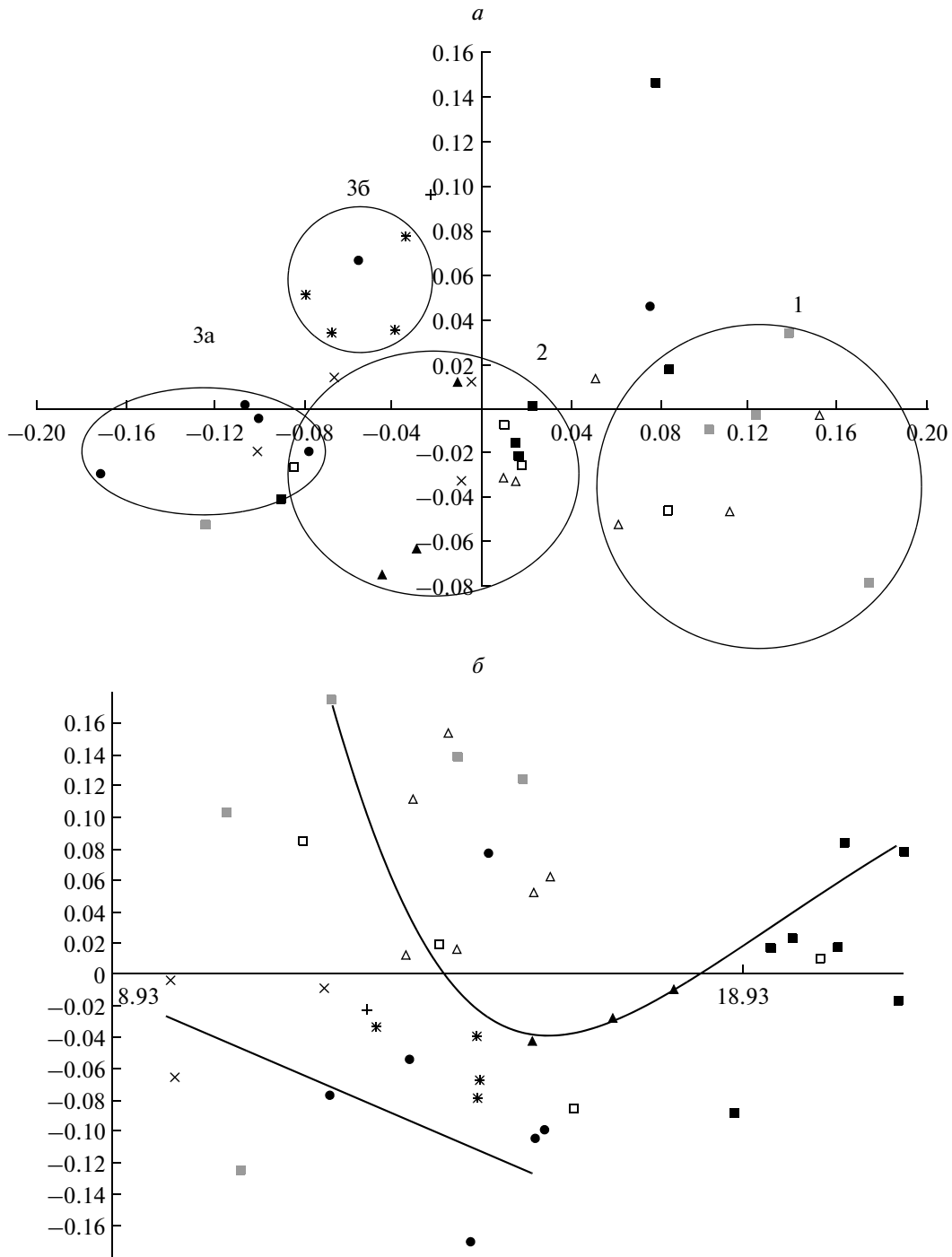


Рис. 5. *a* – Распределение особей двух видов в пространстве ГК1 (53.3% изменчивости, ось X) и ГК2 (17.8%, ось Y) анализа конфигурации предчелюстной кости, 5 точек (рис. 2, табл. 1); *б* – распределение особей двух видов в пространстве центроидного размера (ось X) и ГК1 (ось Y) того же анализа. Обозначения - см. легенду к рис. 2. Комментарии к рисунку см. в тексте.

форма, а у *P. verus* наблюдается противоположная ситуация.

Центроидный размер и ГК1 носовых костей тесно связаны с центроидным размером всего лица (Spearman $R = 0.93$, $p < 0.05$; табл. 4), однако эта

связь по-разному выражена у двух видов: у *C. torquatus* $R = 0.96$, тогда как у *P. verus* – только 0.62 (оба коэффициента достоверны, $p < 0.01$). Можно сказать, что у вида с более грацильным (или менее интенсивно растущим) лицевым ске-

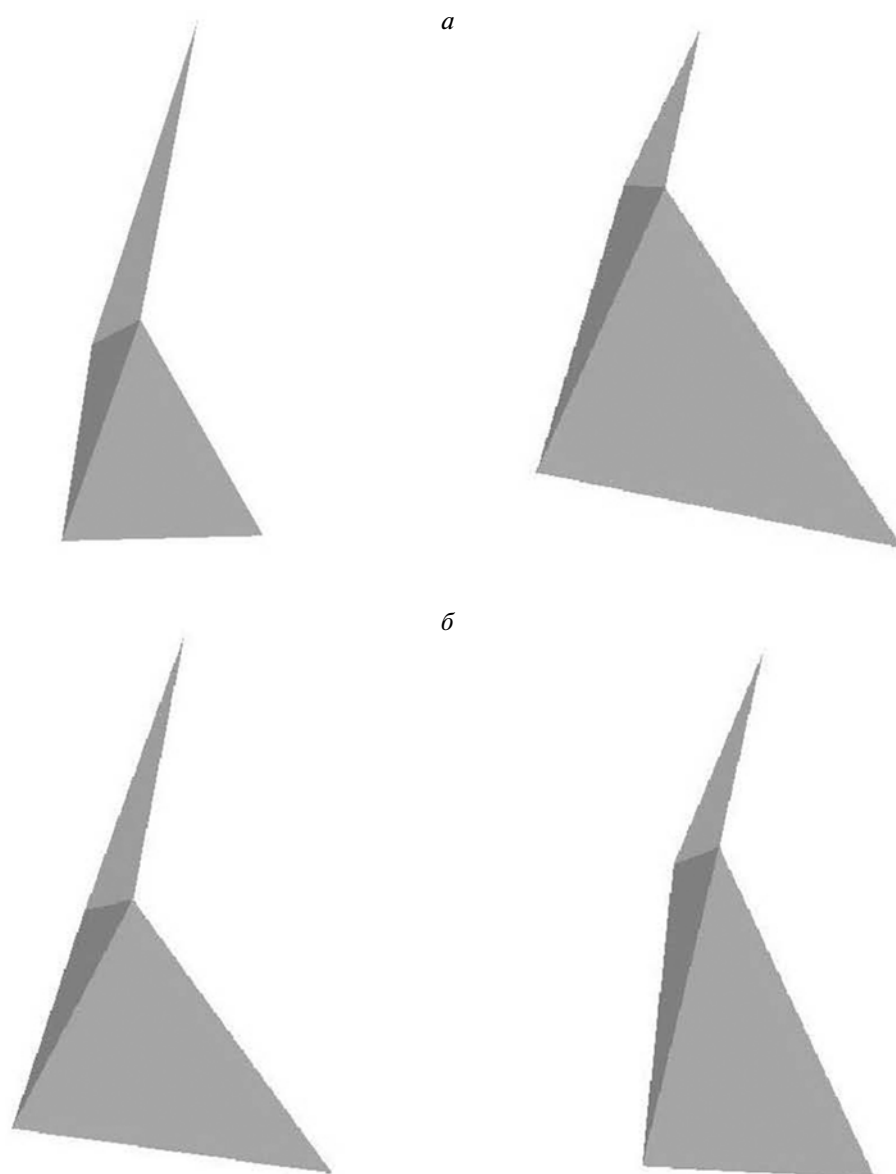


Рис. 6. Варианты строения предчелюстной кости при крайних значениях ГК1 и 2. *a* – Форма предчелюстной кости при минимальных (слева) и максимальных (справа) значениях ГК1; *б* – Форма предчелюстной кости при минимальных (слева) и максимальных (справа) значениях ГК2.

летом, носовые кости более “самостоятельны” в своей изменчивости.

При тестировании гипотезы о модульности для носовых костей в первый модуль были включены точки 1, 2, 3 и 4, а во второй – точки 5 и 6 (рис. 1). Проведенное тестирование подтвердило предложенную гипотезу, поэтому можно достаточно уверенно говорить об относительно независимой вариации нижней и верхней частей носовых костей у рассмотренных видов. RV -коэффициент составил: 0.49 ($p = 0.029$) с ВЧК и 0.45 с предчелюстной костью ($p = 0.052$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные эмбриологии (Latham, 1970; Sonek et al., 2003; Depew et al., 2005; Marimoto et al., 2008; Mogra et al., 2010) и многочисленных морфометрических и функционально-анатомических исследований (Enlow, 1966; Mooney, Siegel, 1986; Richtsmeier et al., 1993; O’Higgins, Jones, 1998; O’Higgins, Collard, 2001; Holton et al., 2010, 2011; Бунак, 1960; Сысак, 1960) наглядно демонстрируют определенную независимость ростовых процессов верхнечелюстных, предчелюстных и носовых костей. Результаты нашего исследования хорошо согласуются с этими данными, показывая,

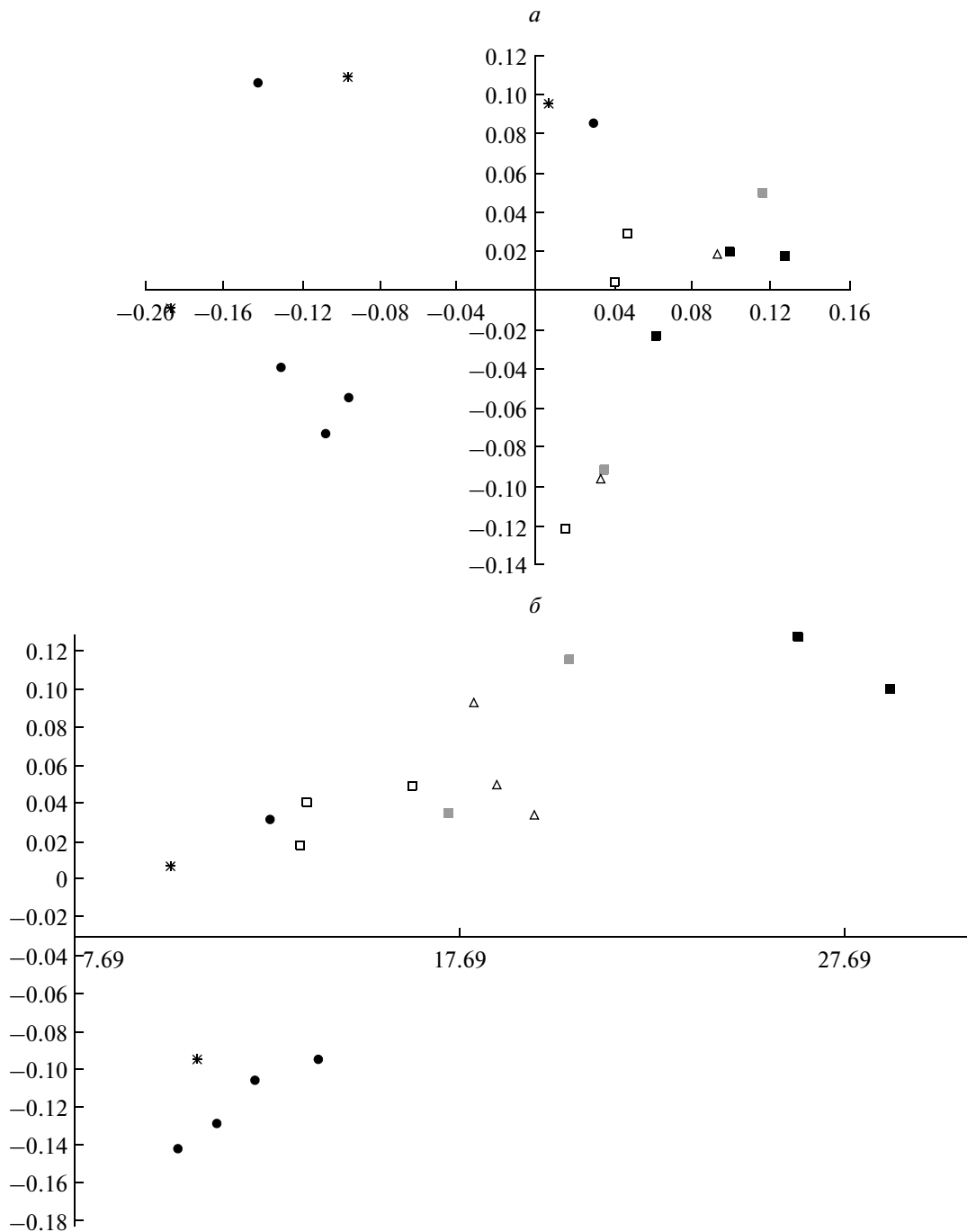


Рис. 7. *а* – Распределение особей двух видов в пространстве ГК1 (48.7% изменчивости, ось X) и ГК2 (26.0%, ось Y) анализа конфигурации носовой кости, 6 точек (рис. 2, табл. 1); *б* – Распределение особей двух видов в пространстве центроидного размера (ось X) и ГК1 (ось Y) того же анализа. Обозначения - см. легенду к рис. 2.

что самостоятельный анализ отдельных костей лицевого скелета может дать дополнительную интересную информацию о морфологии лицевого скелета, которая помогает решению задач функционально-анатомического характера и может быть небезынтересна с точки зрения систематики. Повышению эффективности такого подхода

способствует исключение из анализа анатомических структур, заведомо испытывающих сильную функциональную нагрузку в ходе индивидуального развития (скуловые кости, альвеолярный отросток). Также стоит отметить, что конфигурации отдельных костей, визуализированные методами геометрической морфометрии, лучше восприни-

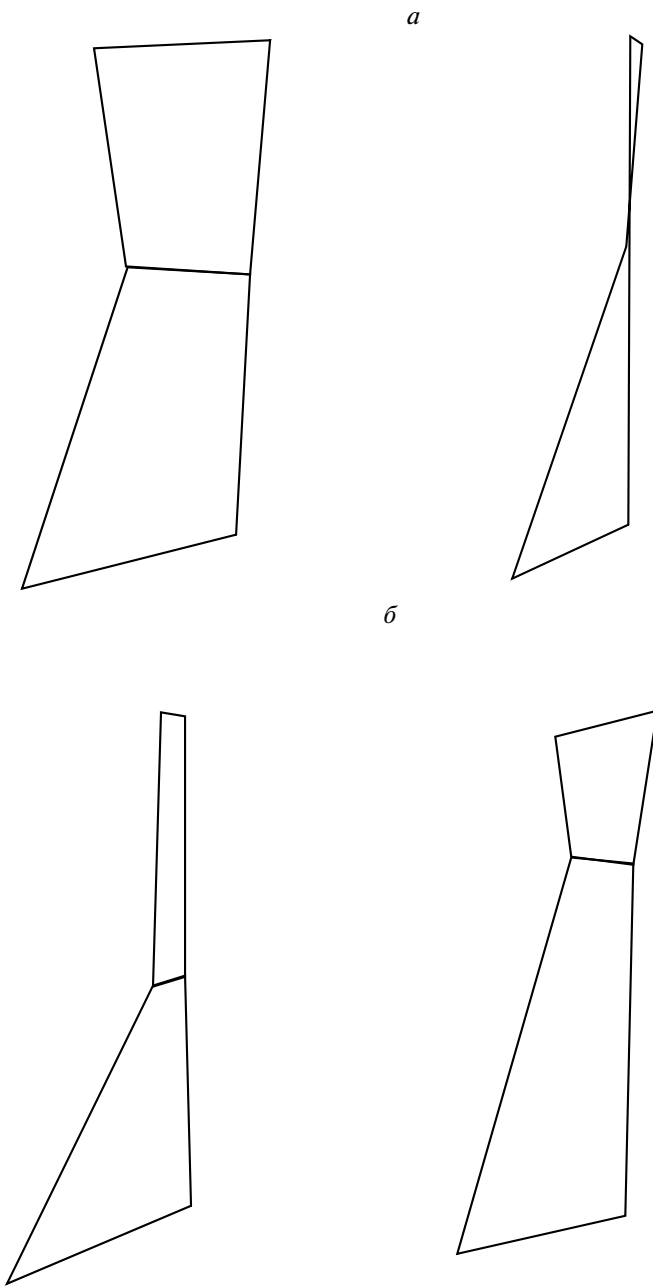


Рис. 8. Варианты строения носовой кости при крайних значениях ГК1 и 2: *a* – форма носовой кости при минимальных (слева) и максимальных (справа) значениях ГК1; *б* – форма носовой кости при минимальных (слева) и максимальных (справа) значениях ГК2.

маются и легче поддаются интерпретации, нежели конфигурации всего лицевого скелета и тем более - всего черепа. Рассмотрение отдельных костей позволяет более четко проследить “локальные” ростовые процессы, имеющие место наряду с основными тенденциями постнатального роста (Enlow, 1966). Сказанное не отрицает значения высокой интегрированности лицевого скелета в процессе роста, достигаемой действием общих

ростовых факторов (СТГ, половые гормоны), биомеханическими воздействиями, а также просто топографическими корреляциями, когда одни костные элементы служат матрицами для других, выступая в качестве источника квазистатического механического воздействия, стимулирующего рост кости (Kopher, Mao, 2003; Herring, 2008). Полностью самостоятельный рост отдельных костей в постнатальном онтогенезе, конечно же, исключен, если учесть, что они прочно связаны между собой швами, а зоны резорбции и аппозиции костной ткани не совпадают с границами отдельных костей (Enlow, 1966; O’Higgins, Jones, 1998). Это подтверждают высокие корреляции центроидных размеров отдельных костей у обоих видов. Но при этом очевидно, что премаксилла и носовые кости сохраняют форму, приобретенную во многом пренатально, и внимательное изучение их изменчивости приближает нас к пониманию ранних эмбриональных событий, которые столь важны в формировании межвидовых отличий (Franciscus, 1995; O’Higgins et al., 2001). То, что эти особенности формируются до начала интенсивного воздействия механических и гормональных стимулов, а значит их размер и форма находятся под более жестким генетическим контролем, может способствовать их пригодности для филогенетических построений (Cardini, Elton, 2008a). Уловить эти рано формирующиеся особенности без рассмотрения каждой кости в отдельности сложно, так как в дальнейшем они “маскируются” интенсивным постнатальным ростом, в который в той или иной степени неизбежно вовлечены все кости лицевого скелета. Поэтому нужно согласиться с мнением о том, что рассмотрение ростовых процессов зачастую важнее анализа их “результата”, то есть дефинитивной морфологии (O’Higgins, Collard, 2002).

Известная в краниологии дилемма “пренатальные отличия против изменения ростовых траекторий” (O’Higgins et al., 2001; Ackermann, Krovitz, 2002; Vidarsdyttir et al., 2002; Cobb, O’Higgins, 2004) решается по-разному в зависимости от того, какой элемент лицевого черепа мы рассматриваем. Например, по нашим данным, “scaling” явно играет доминирующую роль в ростовых процессах верхнечелюстной кости, тогда как характерные особенности премаксиллы гораздо больше зависят от ранних ростовых процессов. Для носовых костей наблюдается отличие двух их частей – проксимальной и дистальной. Особенности первой формируются очень рано (вероятно, во втором триместре беременности; Sonek et al., 2003; Mogra et al., 2010), тогда как рост второй происходит постнатально и в тесной связи с ростовыми процессами верхнечелюстной кости (Richtsmeier et al., 1993; O’Higgins, Jones, 1998). Из этого следует, что рассмотрение тенденций изменчивости отдельных костей вне контекста из-

менчивости их “соседей” (Lang, Baumeister, 1982; Hwang et al., 2005) бесперспективно, так как при этом некоторые морфологические изменения просто не могут найти объяснения.

Поскольку значимость отдельных функций лицевого скелета и его частей, а также набор действующих регуляторных факторов очень сильно меняется от одной стадии онтогенеза к другой, трудно выделить “постоянные” модули лицевого скелета, которые будут сохраняться в течение всего периода роста. Более перспективным на наш взгляд выглядит выделение модулей применительно к каждой определенной стадии развития. Например, премаксилла является самостоятельным модулем в пре- и перинатальный период, а позднее включается в модуль, ядро которого составляет верхнечелюстная кость (“морда”). Следы обоих периодов в той или степени сохраняются в дефинитивной морфологии этой кости. То же самое происходит и с носовыми костями: эта структура явно обладает большой самостоятельностью роста в пренатальный период, но в дальнейшем также “следует” за ростовыми процессами верхнечелюстной кости. Верхнечелюстная кость играет подчиненную роль в архитектуре лицевого скелета новорожденных приматов, но в дальнейшем становится мощным “организатором” роста всех его структур, что особенно выражено у “длинномордых” животных.

Сопоставление общей конфигурации точек лицевого скелета и конфигурации верхнечелюстной кости. Результаты анализа общей конфигурации и конфигурации верхнечелюстной кости, на наш взгляд, свидетельствуют о том, что удлинение “морды” является наиболее масштабным и динамичным морфологическим изменением в постнатальном онтогенезе рассматриваемых видов, но при этом оно в значительной степени “затмевает” изменчивость других элементов. По сути дела, результаты не различаются при использовании 31 конфигурации точки (O’Higgins, Jones, 1998; O’Higgins et al., 2001), 13 точек (исключая точки лобной кости, скуловой области и альвеолярного отростка) или 8 точек (только максилла). Наши результаты показывают, что резкое удлинение лицевого скелета связано в первую очередь с ростовыми процессами именно верхнечелюстной кости, тогда как две другие кости играют подчиненную роль. Для интерпретации этого феномена нужно вспомнить об эмбриологическом происхождении максиллы, которая является производным 1-й жаберной дуги. Высокая связь ростовых процессов обеих челюстей с общими ростовыми процессами тела общеизвестна (Sperber, 2001; Bulygina et al., 2006; Funatsua et al., 2006), в том числе у близких видов узконосых обезьян (Collard, O’Higgins, 2001). Удлинение лицевого скелета с биомеханической точки зрения ведет к уменьшению силы укуса, особенно передними зубами

(Koyabu, Endo, 2009; McGraw et al., 2011), поэтому удлинение “морды” *C. torquatus*, питающихся очень твердой пищей, нельзя рассматривать как адаптивный процесс, а скорее как косвенный результат увеличения размеров тела.

Изменчивость премаксиллы и ее возможная функциональная интерпретация. Наиболее интересным и неожиданным результатом нашего исследования, являются возрастные изменения у *C. torquatus*, у которых ГК1 формы связана с центроидным размером нелинейной зависимостью. Премаксилла молодых мангабеев имеет расширенную, выдвинутую вперед нижнюю часть, тогда как лобный отросток относительно укорочен. Это может быть вызвано, во-первых, необходимостью размещения характерных для мангабеев крупных резцов, во-вторых – усилением механической прочности кости в связи с предстоящими ей уже на первом году жизни животного сильными механическими нагрузками (McGraw, 2011). Т.е. речь идет об адаптации к жеванию, но не к фактической механической нагрузке, напрямую стимулирующей рост костной ткани (Herring, 2008; Kopher, Mao, 2003; Curtis et al., 2008), а о подготовке к этой нагрузке. Можно предполагать значительную роль внутреннего, заложенного генетически, потенциала роста предчелюстной кости. В этой связи интересно вспомнить, что ширина премаксиллы в нижней части является одним из немногих признаков лицевого отдела, обладающих высокой наследуемостью (Cheverud, 1982). Более точной реализацией генетической программы способствует “сдвиг” ростовых процессов премаксиллы на ранние стадиях роста, до начала неспецифического роста всех костей черепа под действием СТГ и половых гормонов и до начала воздействия жевательных нагрузок. Далее собственные ростовые процессы премаксиллы затухают, а лобный отросток начинает вытягиваться вслед за растущей верхнечелюстной костью, с которой связан прочным швом. У взрослых самцов *C. torquatus* характерный для них интенсивный рост лицевого скелета в передне-нижнем направлении, затрагивает и премаксиллу, и *относительная* длина лобного отростка вновь уменьшается. Резкие межвидовые различия строения премаксиллы в самом раннем возрасте отмечала Richtsmeier (1993). Подобные различия хорошо известны и для человеческих рас (Latham, 1970; Mooney, Siegel, 1986; Franciscus, 1995), и даже дети разных рас первых лет жизни хорошо различаются при дискриминантном анализе (Vidarsdottir et al., 2002). Можно предполагать, что “traction model” (Mooney, Siegel, 1986), описывающая связь роста носовой перегородки и премаксиллы при “посредничестве” септо-премаксиллярной связки, является универсальным механизмом у приматов (см. также Schultz, 1963).

Изменчивость носовых костей. Известно, что носовые кости приматов морфологически очень вариабельны, в том числе и на внутривидовом уровне (Schultz, 1963). У *Homo sapiens* строение носовых костей имеет очень важное значение для выделения и классификации расовых вариантов (Martin, 1928; Woo, Morant, 1934; Алексеев, 1969; Howells, 1989). При этом специальные исследования, посвященные детальному описанию и анализу изменчивости носовых костей, остаются очень немногочисленными (Lang, Baumeister, 1982; Hwang et al., 2005). По данным компонентного, регрессионного анализов и тестирования гипотезы о модулях подтверждается априорное представление об относительно независимой изменчивости верхней и нижней части этих костей. Также как и премаксилла, носовая кость быстро растет в пренатальном периоде, тогда же ее проксимальная часть практически достигает “взрослых” размеров (Sonek et al., 2003; Mogra et al., 2010; Сысак, 1960). Но в отличие премаксиллы, ее форма и размеры не несут явной адаптивной нагрузки. Таким образом, проксимальная часть носовых костей удовлетворяет критериям “хорошего” модуля (Cardini, Elton, 2008a): растет под жестким генетическим контролем и при этом избавлена от функциональной нагрузки и эпигенетических влияний. Возможно, более широкое применение признаков этой структуры в морфологических исследованиях черепа приматов позволит получать дополнительную информацию о филогенезе и взаимосвязях групп. В постнатальном онтогенезе носовые кости “вытягиваются” вслед за растущей максиллой, что подтверждает результаты ряда других исследований (Richtsmeier et al., 1993; O’Higgins, Jones, 1998; Cardini, Elton, 2008b). Но это сказывается преимущественно на росте дистальной части костей, тогда как проксимальная сохраняет свою специфику.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность проф. Полу О’Хиггинсу из Университета Йорка (Paul O’Higgins, University of York) за возможность работы с коллекциями черепов и ценные советы при написании статьи; В.М. Харитонову, заведующему лабораторией антропогенеза НИИ и Музея антропологии МГУ за постоянную помощь и поддержку. А. Евтеев признателен Wenner-Gren Foundation, финансировавшему его поездку в Йорк. Особая благодарность проф. Шаре Бейли, Университет Нью-Йорка (Shara E. Bailey, New York University), без помощи которой это исследование никогда бы не состоялось.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта Президента Российской Федерации (МК-1681.2012.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.П., 1969. Происхождение народов Восточной Европы (краниологическое исследование). М.: Наука. 324 с.
- Бунак В.В., 1960. Лицевой скелет и факторы, определяющие вариации его строения // Антропологический сборник II (ТИЭ, Новая серия, Т. L). М.: Изд-во АН СССР. С. 84–152.
- Сысак Н.С., 1960. Материалы для возрастной морфологии черепа человека // Антропологический сборник II (ТИЭ, Новая серия, Т. L). М.: Изд-во АН СССР. С. 29–41.
- Abzhanov A., Protas M., Grant B.R., Grant P.R., Tabin C.J., 2004. Bmp4 and Morphological Variation of Beaks in Darwin’s Finches // *Science*. V. 305. P. 1462–1465.
- Ackermann R.R., Krovitz G.E., 2002. Common patterns of facial ontogeny in the hominid lineage // *Anat. Rec.* V. 269. P. 142–147.
- Adams D.C., Cardini A., Monteiro L.R., O’Higgins P., Rohlf F.J., 2011. Morphometrics and phylogenetics: Principal components of shape from cranial modules are neither appropriate nor effective cladistic characters // *J. Human Evol.* V. 60. P. 240–243.
- Bastir M., Rosas A., O’Higgins P., 2006. Craniofacial levels and the morphological maturation of the human skull // *J. Anat.* V. 209. № 5. P. 637–654.
- Bjork A., 1968. The use of metallic implants in the study of facial growth in children: method and application // *Am. J. Phys. Anthropol.* V. 29. P. 243–254.
- Bulygina E., Mitteroecker P., Aiello L., 2006. Ontogeny of facial dimorphism and patterns of individual development within one human population // *Am. J. Phys. Anthropol.* V. 131. P. 432–443.
- Cardini A., Elton S., 2008. Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons // *Biol. J. Linnean Soc.* V. 93. P. 813–834. — 2008a. Variation in guenon skulls (I): species divergence, ecological and genetic differences // *J. Human Evol.* V. 54. P. 615–637.
- Cheverud J.M., 1982. Phenotypic, Genetic, and Environmental Morphological Integration in the Cranium // *Evolution*. V. 36. № 3. P. 499–516.
- Cobb S.N., O’Higgins P., 2004. Hominins do not share a common postnatal facial ontogenetic shape trajectory // *Mol. Dev. Evol.* V. 302B P. 302–321.
- Collard M., O’Higgins P., 2001. Ontogeny and homoplasy in the papionin monkey face // *Evol. & Dev.* V. 3. № 5. P. 322–331.
- Corner B.D., Richtsmeier J.T., 1991. Morphometric analysis of craniofacial growth in *Cebus apella* // *Am. J. Phys. Anthropol.* V. 84. P. 323–342.
- Creuzet S., Couly G., Le Douarin N.M., 2005. Patterning the neural crest derivatives during development of the vertebrate head: insights from avian studies // *J. Anat.* V. 207. P. 447–459.
- Curtis N., Kupczik K., O’Higgins P., Moazen M., Fagan M., 2008. Predicting Skull Loading: Applying Multibody Dynamics Analysis to a Macaque Skull // *Anat. Rec.* V. 291. P. 491–501.

- Davies G., Oates J. (Eds). 1995. Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution. Cambridge University Press. 415 p.
- Depew M.J., Simpson C.A., Morasso M., Rubenstein J.L.R., 2005. Reassessing the Dlx code: the genetic regulation of branchial arch skeletal pattern and development // *J. Anat.* V. 207. P. 501–561.
- Enlow D.H., 1966. A comparative study of facial growth in *Homo* and *Macaca* // *Am. J. Phys. Anthropol.* V. 24. P. 293–308.
- Franciscus R.G., 1995. Later Pleistocene Nasofacial Variation in Western Eurasia and Africa and Modern Human Origins. Ph. D. Thesis. University of New Mexico. 377 p.
- Funatsua M., Sato K., Mitani H., 2006. Effects of growth hormone on craniofacial growth // *Angle Orthodont.* V. 76. № 6. P. 970–977.
- Hallgrímsson B., Willmore K., Dorval C., Cooper D.M.L., 2004. Craniofacial Variability and Modularity in Macaques and Mice // *Mol. Dev. Evol.* V. 302B. P. 207–225.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica* V. 4 № 1. P. 9 (http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Herring S.W., 2008. Mechanical Influences on Suture Development and Patency // *Craniofacial Sutures: Development, Disease, and Treatment*. Ed. D.P. Rice. *Frontiers of Oral Biology*. V. 12. Basel. P. 41–56.
- Holton N.E., Franciscus R.G., Marshall S.D., Southard T.E., Nieves M.A., 2011. Nasal septal and premaxillary Developmental integration: implications for facial reduction in *Homo* // *Anat. Rec.* V. 294. P. 68–78.
- Holton N.E., Franciscus R.G., Nieves M.A., Marshall S.D., Reimer S.B., Southard T.E., Keller J.C., Maddux S.D., 2010. Sutural growth restriction and modern human facial evolution: an experimental study in a pig model // *J. Anat.* V. 216. P. 48–61.
- Howells W.W., 1989. Skull shapes and the map. Peabody Mus. Pap. 79.189 p.
- Hwang T.-S., Song J., Yoon H., Cho B.-P., Kang H.-S., 2005. Morphometry of the nasal bones and piriform apertures in Koreans // *Ann. Anat.* 187. P. 411–414.
- Klingenberg C.P., 2010. MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Res.* P. 1–5.
- Kopher R.A., Mao J.J., 2003. Sutural growth modulated by the oscillatory component of micromechanical strain // *J. Bone Miner Res.* V. 18. P. 521–528.
- Koyabu D.B., Endo H., 2009. Craniofacial variation and dietary adaptations of African colobines // *J. Human Evol.* V. 56. P. 525–536.
- Lang J., Baumeister R., 1982. Über das postnatale Wachstum der Nasenhöhle // *Gegenbaurs Morphol. Jahrb.* V. 128. P. 354–393.
- Latham R.A., 1970. Maxillary development and growth: the septo-premaxillary ligament // *J. Anat.* V. 107. № 3. P. 471–478.
- Lieberman D.E., Ross C., Ravosa M.J., 2000. The primate cranial base: ontogeny, function, and integration // *Yrbk Phys. Anthropol.* V. 43. P. 117–169.
- Martin R., 1928. *Lehrbuch der Anthropologie in Systematischer darstellung*. 2-e Bd. *Kraniologie. Osteologie*. Jena. 1182 p.
- Martinez Abadias N., 2007. Evolutionary patterns of the human skull. A quantitative genetic analysis of craniofacial phenotypic variation. PhD thesis. Universitat de Barcelona. 256 p.
- McGraw W.S., Vick A.E., Daegling D.J., 2011. Sex and age differences in the diet and ingestive behaviors of Sooty Mangabeys (*Cercocebus atys*) in the Tai Forest, Ivory Coast // *Am. J. Phys. Anthropol.* V. 144. P. 140–153.
- Mogra R., Schluter P.J., Ogle R.F., O'Connell J., Fortus L., Hyett J.A., 2010. A prospective cross-sectional study to define racial variation in fetal nasal bone length through ultrasound assessment at 18–20 weeks' gestation // *Australian and New Zealand J. Obstetrics and Gynaecol.* V. 50. P. 528–533.
- Mooney M.P., Siegel M.I., 1986. Developmental relationship between premaxillary-maxillary suture patency and anterior nasal spine morphology // *Cleft Palate J.* V. 23. P. 101–107.
- Morimoto N., Ogihara N., Katayama K., Shiota K., 2008. Three-dimensional ontogenetic shape changes in the human cranium during the fetal period // *J. Anat.* V. 212. P. 627–635.
- Moss M.L., Young R.W., 1960. A functional approach to craniology // *Am. J. Phys. Anthropol.* V. 18. P. 281–292.
- O'Higgins P., Chadfield P., Jones N., 2001. Facial growth and the ontogeny of morphological variation within and between the primates *Cebus apella* and *Cercocebus torquatus* // *J. Zool. Lond.* V. 254. P. 337–357.
- O'Higgins P., Collard M., 2002. Sexual dimorphism and facial growth in papionin monkeys // *J. Zool. Lond.* V. 257. P. 255–272.
- O'Higgins P., Jones N., 1998. Facial growth in *Cercocebus torquatus*: an application of three-dimensional geometric morphometric techniques to the study of morphological variation // *J. Anat.* V. 193. P. 251–272.
- Oxnard C., O'Higgins P., 2009. Biology Clearly Needs Morphometrics. Does Morphometrics Need Biology? // *Biological Theory: Integrating Development, Evolution and Cognition*. V. 4. № 1. P. 84–97.
- Rice D.P., 2008. Developmental Anatomy of Craniofacial Sutures // *Craniofacial Sutures: Development, Disease, and Treatment*. Ed. D.P. Rice. *Frontiers of Oral Biology*. V. 12. Basel. P. 1–21.
- Richtsmeier J.T., Corner B.D., Grausz H.M., Cheverud J.M., Dahaney S.E., 1993. The role of post natal growth in the production of facial morphology // *Syst. Biol.* V. 42. P. 307–330.
- Schultz A.H., 1963. Age changes, sex differences and variability as factor in the classification of primates // *Classification and human evolution*. Chicago. P. 85–115.
- Smith H.F., Terhune C.E., Lockwood C.A., 2007. Genetic, geographic and environmental correlates of Human temporal bone variation // *Am. J. Phys. Anthropol.* V. 134. P. 312–322.
- Sonek J.D., Mckenna D., Webb D., Croom C., Nicolaidis K., 2003. Nasal bone length throughout gestation: normal ranges based on 3537 fetal ultrasound measurements // *Ultrasound Obstet Gynecol.* V. 21. № 2. P. 152–155.

Sperber G.H., 2001. Craniofacial development. Hamilton, BC: Decker Inc. 220 p.

Vidarsdyttir U.S., O'Higgins P., Stringer C., 2002. A geometric morphometric study of regional differences in the

ontogeny of the modern human facial skeleton // J. Anat. V. 201. № 1. P. 211–229.

Woo T.L., Morant G.M., 1934. A biomechanical study of the "flatness" of the facial skeleton in man // Biometrika. V. 26. P. 196–250.

THE GENERAL AND THE PARTICULAR IN THE GROWTH DYNAMICS OF INDIVIDUAL BONES IN THE MIDDLE FACIAL SKELETON OF TWO OLD WORLD MONKEY SPECIES (*CERCOCEBUS TORQUATUS*, CERCOPITHECINAE AND *PROCOLOBUS VERUS*, COLOBINAE)

A. A. Evteev¹, O. G. Nanova²

¹ Institute and Museum of Anthropology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 125009, Russia
e-mail: evteandr@gmail.com

² Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow 125009, Russia
e-mail: nanova@mail.ru

This work is directed to the solution of the methodological problem of whether or not the data on the variation and growth of individual bones provide some additional information as compared to those on "general" configuration or conventional modules. The configuration of 13 landmarks from the middle part of the upper facial skeleton of 25 skulls of *Cercocebus torquatus* and 16 skulls of *Procolobus verus* of different sexes and ages was digitized by a Microscribe 3D digitizer. The additional configuration of 6 landmarks for nasal bones was digitized in 8 *P. verus* and 11 *C. torquatus* skulls. Our results suggest that despite the strong ontogenetic integration in the postnatal growth of the primates' facial skeleton (due to common growth factors, masticatory stimulation and adhesion with the sutures), studying of the growth of individual bones can provide additional information. The elongation of the snout is far more pronounced in *C. torquatus* and related to the growth of only one of the three bones analyzed, namely the *maxilla*. This process can be successfully described by the linear growth model; it is suggested to be closely related to the general somatic growth. These morphological transformations seem not to be of direct adaptive significance, since they decrease the bite force generation capacity. The growth of premaxilla is independent to a great extent of the growth of the maxilla and cannot be described using the linear growth model. The lower part of the bone attains its species-specific shape early in ontogeny that can be speculatively attributed to the adaptation to both large incisors accommodation and increase in mechanical hardness of bones as a preparation for strong masticatory loads in crushing very hard episperm of *Sacoglottis gabonensis* seeds. Such loads begin very early in ontogeny. Later on, the premaxilla's growth is closely related to the growth of the maxilla. As a result, the shape of frontal premaxilla's process, as well as the whole bone, is modified. The proximal part of the nasal bones attains its specific morphology shape prenatally. This shape can be different among individuals of the same species, while not being dependent on sex and age of those individuals. At the late postnatal ontogenetic stages, the nasal bones grow and elongate together with the maxilla.