

УДК 57:001.4

А. А. Дюльдин

## СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ СЕМЕЙСТВА ЗЕМЛЕРОЕК (SORICIDAE, INSECTIVORA)

Изучение изменчивости признаков в систематических группах является одной из актуальных задач современной систематики. Закономерности статистического распределения признаков в таксонах позволяют изучать структуру изучаемой группы организмов и особенности ее филогенеза. Различным филогенетическим механизмам соответствуют различные типы статистических распределений признаков. К настоящему времени накоплены данные об изменчивости многих десятков признаков и разработаны различные статистические методы для их анализа. Мы ограничимся одним из наиболее изученных признаков — дефинитивными размерами тела организмов данного вида.

На основе фактических данных в литературе описано 4 типа распределений дефинитивных размеров в надвидовых таксонах: нормальный (Смирнов, 1924), логнормальный (Hemmingsen, 1934), монотонно убывающий (Стрельников, 1970) и полимодальный (Численко, 1969; Anadon, 1971). Для объединения этих типов распределений нами (Дюльдин, 1974) предложена формула составного распределения:

$$p(x) = \sum_{i=1}^n \alpha_i p_i(x) \quad (1)$$

где  $x$  — изучаемый количественный признак,  $p(x)$  — плотность распределения признака в изучаемом таксоне,  $p_i(x)$  — плотность распределения признака в  $i$ -ом подтаксоне данного таксона,  $\alpha_i$  доля  $i$ -го подтаксона по числу видов,  $n$  — число подтаксонов в таксоне. Доли  $\alpha_i$  выражаются через число видов в таксоне и его подтаксонах:

$$\alpha_i = \frac{s_i}{s}, \quad i = \overline{1, n}, \quad (2)$$

где  $s_i$  — число видов в  $i$ -ом подтаксоне,  $s$  — суммарное число видов в таксоне:

$$s = \sum_{i=1}^n s_i.$$

По сравнению с перечисленными выше 4 типами распределений предлагаемое нами распределение (1) биологически более обосновано, т. к. в явном виде учитывает иерархическую структуру таксонов. Все другие типы распределений являются частными случаями составного распределения. В математической статистике составное распределение применяется в случае неоднородности выборки (Урбах, 1963). Поэтому для применения формулы (1) необходимо проверить статистическую однородность изучаемой группы. Одним из признаков статистической неоднородности таксона является полимодальность распределения изучаемого признака. В частности, полимодальность распределений в некоторых таксонах животных, описанная Л. Л. Численко (1969) и Э. Анадоном (Anadon, 1971), говорит о статистической неоднородности этих групп

животных. Формула (1) дает точное выражение для размерной структуры неоднородных таксонов.

В более сложном случае статистическая неоднородность может быть менее очевидной и выявляется только при детальном анализе. В теории неоднородных выборок известно, что объединенная выборка может иметь одновершинное асимметричное распределение, которое приближенно описывается логнормальной плотностью. Асимметрия распределения также является одним из признаков возможной статистической неоднородности таксона. Удовлетворительное сглаживание логнормальной плотностью не дает оснований для вывода об однородности таксона. Необходимо проверить статистическую однородность данной группы организмов.

Рассмотрим подобный случай на примере данных по дефинитивным размерам тела 222 современных видов семейства землероек (*Soricidae*, *Insectivora*) по материалам сводки А. А. Гуреева (1971). Данные обрабатывались общепринятыми статистическими методами (Урбах, 1963) на ЭВМ МИР-2\*. В сводке приведены лимиты длины тела взрослых особей для 86% известных современных видов землероек.

В аналитических исследованиях полагают, что данные по остальным 14% видов отсутствуют в силу различных случайных факторов, поэтому подобные выборки считаются репрезентативными (Hemmingsen, 1934; Численко, 1969; Майр, 1971).

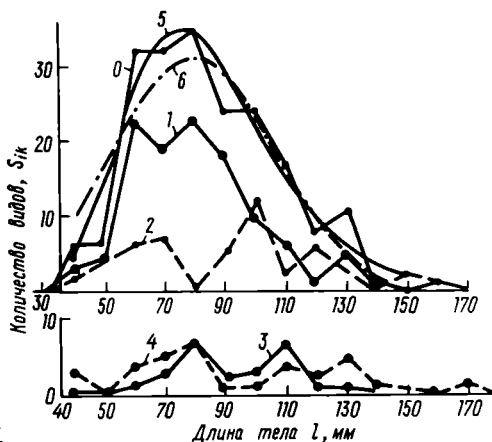
Для каждого вида оценивалась средняя длина тела организма:

$$\bar{l}_j = \frac{1}{2} (l_{j\min} + l_{j\max}),$$

где  $j$  — номер вида,  $l_{j\min}$ ,  $l_{j\max}$  — лимиты длины тела организмов  $j$ -го вида по данным А. А. Гуреева. Эта оценка незначительно отличается от предлагаемой Л. Л. Численко (1969) средней геометрической в виду малого размаха длины тела во внутривидовых выборках. На рисунке приведена гистограмма распределения числа видов в семействе землероек в зависимости от средних размеров тела и аппроксимации этой гистограммы нормальной и логнормальной плотностями. Проверка точности аппроксимации с помощью пробит-анализа и критериев  $\chi^2$  и  $\lambda$  показала, что эмпирическое распределение размеров в семействе землероек удовлетворительно сглаживается нормальной и логнормальной плотностями при уровне значимости 0,05. Причем обе аппроксимации оказались достаточно близкими между собой, т. к. известно, что при  $\sigma \lg l = 0,10 \div 0,13$  логнормальное распределение близко к нормальному.

Распределение видов в родах и семействе землероек по материалам А. А. Гуреева (1971):

0 — семейство; 1, 2, 3 — большие роды; 4 — объединение 20 малых родов; 5, 6 — аппроксимация нормальной и логнормальной плотностями.



Однако подобный подход не учитывает иерархическую структуру семейства, состоящего из родов. Распределение размеров в семействе можно разложить на взвешенную сумму распределений в родах по фор-

\* Автор благодарен А. А. Гурееву и Л. И. Францевичу за полезное обсуждение материалов и методов работы.

мулам (1)—(2). В данном случае  $l$  — размеры тела,  $p(l)$  — плотность распределения дефинитивных размеров в семействе,  $p_i(l)$  — плотность распределения размеров в  $i$ -ом роде,  $n$  — число родов,  $s_i$  — число видов в  $i$ -ом роде,  $s$  — число видов в семействе,  $\alpha_i$  — доля  $i$ -го рода в семействе по числу видов. В таблице приведены значения  $\alpha_i$  для современных

Современные роды семейства землероек, упорядоченные по числу видов  
(по материалам Гуреева, 1971)

i	Род	Число видов			Характеристика рода
		$S'_i$	$S_i$	$\alpha_i$ %	
1	<i>Crocidura</i> Wagler	118	114	51,35	Большие роды ( $\alpha > 10\%$ )
2	<i>Sorex</i> L.	50	49	22,07	
3	<i>Cryptotis</i> Pomel	25	25	11,26	
4	<i>Suncus</i> Ehrenberg	15	4	1,00	Малые роды ( $\alpha < 10\%$ )
5	<i>Syvoisorex</i> Thomas	10	2	0,90	
6	<i>Chimarogale</i> Anderson	8	1	0,45	
7	<i>Myosorex</i> Gray	6	1	0,45	
8	<i>Notiosorex</i> Baird	5	5	2,25	
9	<i>Neomys</i> Kaup	3	3	1,35	
10	<i>Soriculus</i> Blyth	3	3	1,35	
11	<i>Microsorex</i> Coues	2	1	0,45	
12	<i>Scutisorex</i> Thomas	2	2	0,90	
13	<i>Blarina</i> Gray	2	2	0,90	
14	<i>Blarinella</i> Thomas	1	1	0,45	
15	<i>Surdisorex</i> Thomas	1	1	0,45	
16	<i>Feroculus</i> Kelaart	1	1	0,45	
17	<i>Paracrocidura</i> Heim de Balsac	1	1	0,45	
18	<i>Solisorex</i> Thomas	1	1	0,45	
19	<i>Praesorex</i> Thomas	1	1	0,45	
20	<i>Diplomesodon</i> Brandt	1	1	0,45	
21	<i>Podihik</i> Deraniyagala	1	1	0,45	
22	<i>Nectogale</i> Milne — Edwards	1	1	0,45	
23	<i>Anourosorex</i> Milne — Edwards	1	1	0,45	
	$\Sigma$	259	222	99,80	

Примечания:  $i$  — номер рода;  $S'_i$  — число современных видов в  $i$ -ом роде;  $S_i$  — число видов, у которых приведены данные о размерах в сводке;  $\alpha_i$  — доля  $i$ -го рода в семействе по числу видов. Не приведены роды, у которых отсутствуют данные о размерах тела хотя бы одного вида из этих родов.

родов семейства землероек. Пользуясь терминологией Э. Майра (1971), назовем большими родами те роды, которые содержат более 10% видов семейства. Оставшиеся малые роды формально объединим в одну группу с суммарным параметром

$$\alpha_{k+1}^* = \sum_{i=k+1}^n \alpha_i = 15,32\%, \quad (3)$$

где  $k$  — число больших родов, в данном случае  $k=3$ . Распределение размеров в семействе примет вид:

$$p(l) = \sum_{i=1}^k \alpha_i p_i(l) + \alpha_{k+1}^* p_{k+1}^*(l), \quad (4)$$

где  $p(l)$  — плотность распределения размеров в семействе,  $p_i(l)$  — плотность распределения в  $i$ -ом большом роде,  $p_{k+1}^*(l)$  — плотность распределения в формально объединенных малых родах. Большие роды *Crocidura*, *Sorex* и *Cryptodis* имеют соответственно номера  $i=1, 2, 3$ . Слагаемое  $\alpha_{k+1}^* p_{k+1}^*(l)$  в формуле (4) играет роль остаточного члена, характерного для всех асимптотических разложений.

Для проверки гипотезы о статистической неоднородности семейства достаточно сопоставить между собой плотности  $p_i(l)$ ,  $i=1, 3$  с помощью критериев  $\chi^2$  и  $\lambda$ . Оказалось, что при уровне значимости 0,01 статически достоверное различие существует между родами *Crocidura* и *Sorex*  $\left(\frac{\chi^2}{\chi_{01}^2} = 1,3, \frac{\lambda}{\lambda_{01}} = 1,07\right)$ , где  $\chi_{01}^2$  и  $\lambda_{01}$  — табличные значения критериев.

Семейство землероек оказалось статистически неоднородным по своей размерной структуре. Распределение размеров в этом семействе наиболее точно описывается формулой составных распределений (4). Нормальная и логнормальная аппроксимация являются приближенным выражением для составного распределения.

Этот вывод имеет большое значение для понимания путей формирования данного признака в филогенезе. Рассмотрим филогенетическую интерпретацию нормального и логнормального распределений. В случае нормального распределения в соответствии с центральной предельной теоремой теории вероятностей (Крамер, 1975) следует ожидать, что в процессе филогенеза изучаемого таксона имел место аддитивный механизм формирования дефинитивных размеров:

$$x_{n+1} = x_n + a_n, \quad n = 0, 1, \dots, \quad (5)$$

где  $x_n$  — величина признака у предковой формы,  $x_{n+1}$  — величина признака у вида, возникшего из предковой формы,  $n$  — номер предковой формы,  $a_n$  — случайное независимое изменение признака в процессе видообразования.

Аддитивный механизм (5) описывает простейший вариант формирования количественного признака, когда в процессе видообразования величина признака приобретает небольшое случайное приращение, не зависящее от величины признака у предковой формы. По-видимому, этот простейший процесс может происходить при микроэволюционных преобразованиях в таксонах невысоких рангов.

В случае логнормального распределения из теоремы Кептена (Крамер, 1975) следует ожидать, что в филогенезе действовал мультипликативный механизм формирования признака:

$$x_{n+1} = b_n x_n, \quad n = 0, 1, \dots, \quad (6)$$

где  $b_n$  — случайный коэффициент пропорциональности между значением признака  $x_n$  у предковой формы и у вида — потомка  $x_{n+1}$ . В этом случае величина признака у потомка в среднем пропорциональна величине признака у предка, что биологически более оправдано, чем в случае аддитивного механизма (5). Однако обе схемы (5) — (6) являются слишком жесткими и не соответствуют современным эволюционным представлениям. Напротив, составные распределения (1) допускают значительно более тонкие интерпретации типа ветвящихся диффузионных процессов, которые точнее отражают современные эволюционные представления.

## ЛИТЕРАТУРА

- Гуреев А. А. Землеройки (Soricidae) фауны мира. М., «Наука», 1971. с.
- Дюльдин А. А. Неоднородность статической структуры таксономических иерархических систем. В. кн.: Системный подход в биологии растений. К., «Наук. думка», 1974.
- Крамер Г. Математические методы статистики. М., «Мир», 1975.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., «Мир», 1971.
- Смирнов Е. С. Анализ распределения и соотношения признаков в систематических категориях.— Докл. Российск. Акад. наук, сер. А., 1924, апр.—июль, с. 81—84.
- Стрельников И. Д. Анатомо-физиологические основы видообразования позвоночных. М., «Наука», 1970.
- Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Численко Л. Л. О размерной структуре фауны млекопитающих.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1969, 74, № 1, с. 5—12.
- Ападон Е. La evolucion en el tamaño en los animales.— Acta salmant. Ser. cienc., 1971, N 36, p. 113—116.
- Hemmingsen A. M. A statistical analysis of body size in related species.— Vidensk. Medd. Fra. Dansk naturh., 1934, N 98.

Зоологический музей  
Киевского университета

Поступила в редакцию  
5.VIII 1975 г.