

**ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВЫ
В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ**

О. М. Кунах

Дніпропетровський національний університет

**ЕКОЛОГІЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТУ В УМОВАХ
ЗАБРУДНЕННЯ СЕРЕДОВИЩА ВАЖКИМИ МЕТАЛАМИ**

Показано перспективність застосування ряду індексів різноманіття до аналізу структури тваринного населення. Це дозволяє одержати відомості про різні аспекти структури угруповання, що особливо актуально, тому що токсичний вплив на угруповання має складний характер. Для адекватного діагнозу токсичного впливу необхідний множинний підхід із застосуванням індикативних показників, роль і значення яких є визначеними.

Ключові слова: ґрунтова фауна, тваринне населення, розмаїтість, індекси. різноманітності.

O. N. Kunach

Dnipropetrovsk National University

**ECOLOGICAL DIVERSITY OF SOIL ANIMAL COMPLEXES UNDER ENVIRONMENT
HEAVY METAL CONTAMINATION**

Some diversity indexes were been shown in present work to be very useful in animal population structure analysis. This approach allows obtaining the data dealing with different aspects of animal complexes that is very important due to the complicated toxic impact on ecosystem. The multiple approach with determined indicative parameters usage is necessary for the adequate toxic impact diagnosis.

Keywords: soil fauna, animal population, diversity, diversity indexes.

Биоразнообразие – это концепция, которая стала знаменательным событием в культурной эволюции конца XX в. В настоящее время этот термин – один из наиболее часто применяемых в биологических науках. Кроме того, в последнее время он уже вышел за рамки узкого научного обращения. Считается, что термин в нынешнем его понимании возник в 1986 г., когда в Вашингтоне Национальной академией наук США был проведен национальный форум по биоразнообразию («National Forum on BioDiversity»). Труды этого форума, опубликованные в 1988 г. с заголовком «BioDiversity» (в дальнейшем в библиографических ссылках труд ошибочно цитировался как «Biodiversity»), стал бестселлером National Academy Press.

Чрезмерная эксплуатация естественных ресурсов, деградация местообитаний, климатические изменения приводят к снижению биоразнообразия. Скорость вымирания видов в настоящий момент превышает в тысячи раз скорость вымирания в предшествующие периоды развития Земли (Barbaut, Sastrapadja, 1995) и находится на уровне тысячи видов в десятилетие на каждый миллион (Pimm, Raven, 2000). В качестве важных факторов изменения биоразнообразия в будущем будут выступать изменение землепользования, отложения азота, увеличение концентрации углекислого газа в атмосфере (Sala et al., 2000). Увеличение населения Земли может привести к изменению практики землепользования. Результатом нарастающей эксплуатации ресурсов растущим населением Земли будет угрожающий уровень падения биоразнообразия. Охрана биоразнообразия требует тщательного мониторинга и основополагающей информации в количественном виде для каждого уровня организации (от регионального до глобального) (Roy et al., 2004).

Количественная оценка разнообразия является очень важной задачей для выяснения вопроса, как биоразнообразие влияет на функционирование экосистем, как улучшает благополучие человека и как эта функция может быть утрачена в течение текущего времени. Экологи традиционно применяют различные концепции для количественной оценки разнообразия, которые находят свое выражение в видовом богатстве, энтропии Шеннона-Винера, индексе Симпсона (Бигон и др., 1989; Magurran, 1988; Pielou, 1975; Ricklefs, Miller, 2000). В последнее время экономисты добавили в этот список индексы (био)разнообразия, которые основываются на парном сходстве-различии между видами (Gans, Hill, 1997; Solow et al., 1993; Weikard, 1998, 2002) или в общем случае на основе взвешенных свойств видов (Nehring, Puppe, 2002).

В экологической практике применяется широкий круг индексов разнообразия, но каждый из них имеет свои ограничения. Эти индексы в большей степени отражают количество видов в сообществе и пропорцию численности особей каждого вида в экосистеме. Широкая вариабельность таксономических и морфологических свойств сообществ живых организмов, их пространственная неоднородность создают трудности для точной оценки биоразнообразия. Необходимо уделять особое внимание таксономическим различиям между видами. Был предложен способ интеграции разнообразия на уровне вида и рода в индексе Шеннона-Винера (Pielou, 1975). Однако этот индекс все же не представляет информации, которая находится в структуре экосистемы, в таких её аспектах, как таксономический спектр, спектр жизненных форм, функциональные свойства и т. д. Индекс, который основывается на негативной энтропии Шеннона, не может охватить информацию, которая содержится в структуре (Brooks, 2003).

Глобальное биоразнообразие включает разнообразие на всех организационных уровнях от генетического разнообразия до разнообразия экосистем и ландшафтов (Chapin et al., 2000). Иерархия разнообразия состоит из генетического, популяционно-видового, экосистемного и регионально-ландшафтного уровней (Grumbine, 1992; Nagod et al., 1996). Любые изменения в более высоком уровне экологической организации, такие как ландшафт или экосистема, будут также включать более низкие уровни, такие как уровень видовой или генетического разнообразия (Allen, Star, 1982; Noss, 1990). Были выделены свойства биоразнообразия, которые могут быть оценены на каждом уровне экологической организации (Wilson et al., 1996). Например, на ландшафтном уровне – это распределение и пропорция типов местообитаний, на экосистемном уровне – это видовое богатство, выравненность, видовое разнообразие, состав функциональных групп, на видовом уровне – это обилие, плотность и биомасса каждой популяции, на генетическом уровне – это изменчивость индивидуальных организмов в пределах популяции. Обсуждались различные подходы для представления в количественном виде, интерпретации и мониторинга биоразнообразия на всех этих уровнях организации (Gaines et al., 1999).

Для проведения изучения разнообразия необходимо определить концепцию биоразнообразия. Невозможно определить, как биоразнообразие распределено или как быстро оно исчезает до тех пор, пока не будет выделена единица биоразнообразия (Purvis, Hector, 2000). Однако любая попытка измерить биоразнообразие приводит к проблеме того, что многомерность разнообразия нельзя существенно редуцировать к отдельной единице. Считается, что биоразнообразие региона может быть лучше представлено, если в описание будут включены факторы внешней среды (осадки, температура, долгота и широта), таксономическая изменчивость и изменчивость жизненных форм. Невозможно охватить все аспекты экосистемы в одном индексе, поэтому вектор свойств экосистемы является наиболее эффективным способом описания различных аспектов разнообразия экосистемы (Gaines et al. 1999).

Полная информация о разнообразии экологического сообщества присутствует только в полном описании системы в терминах числа видов в сообществе, их обилия и свойств. Таким образом, полное описание разнообразия сообщества представляет собой сложный многомерный массив данных. Для сравнения двух систем или описания эволюции системы во времени, что необходимо для решения ряда

теоретических и практических вопросов, очевидно, необходимо представление всей информации о разнообразии сообщества в виде некоторых чисел, которые просто вычисляются и просто интерпретируются. Таким образом, стоит задача снижения размерности пространства, в котором происходит описание системы. Этот процесс связан с потерей определенной части информации о системе, однако более существенным является простота применения полученных чисел. Эти числа обычно называются «мерой разнообразия» или «индексом разнообразия». Так как существует бесконечное множество способов вычисления таких индексов на основании множественной и комплексной информации об изучаемой системе, очень важно точно понимать, какой именно аспект информации находит свое отражение при вычислении индекса, а какой аспект упущен из рассмотрения. Существенным моментом является то, для каких целей индекс вычисляется.

Наиболее простой мерой разнообразия системы является общее число видов, которые входят в систему. Часто этот показатель имеет название *видовое богатство*. Видовое богатство широко используется как мера видового разнообразия. Одним из примеров этого является длительное обсуждение вопроса о том, является ли более разнообразная экосистема более стабильной и продуктивной, чем менее разнообразная экосистема (Odum, 1953; MacArthur, 1955; Elton, 1958; May, 1974; Lehman, Tilman, 2000; McCann, 2000; Loreau, 2001). Другим примером является так называемое отношение виды – площадь, которое является важным для решения проблемы охраны исчезающих видов. Это отношение есть теоретически единственным для оценки числа исчезающих видов в результате крупномасштабной деструкции местообитаний (MacArthur, Wilson, 1967; e, Sayer, 1992; May et al., 1995; Rosenzweig, 1995; Kinzig, Harte, 1997; Gaston 2000).

Важным моментом в оценке разнообразия является инкорпорация функциональной роли видов в меру видового разнообразия путем формулирования индексов, в которых вклад каждого вида соотносится с относительным обилием в экосистеме (Baumgartner, 2003). Интуитивно ясно, что редкие виды делают меньший вклад в разнообразие, чем обычные. Однако теоретически существует бесконечное множество способов, с помощью которых информация о гетерогенности распределения относительного обилия может быть использована для вычисления индекса эффективного числа видов. В общем, этот индекс должен обладать двумя свойствами. Его численное значение должно быть меньше или равно видовому богатству. Этот индекс должен уменьшаться с увеличением гетерогенности относительного обилия видов. Доминирование нескольких видов должно снижать индекс эффективного числа видов от его максимального значения, которое равно числу видов. Только при максимальной гомогенности распределения численности видов, т.е. когда численности всех видов равны, индекс должен равняться числу видов.

Наиболее часто используемые индексы, которые основаны на видовом богатстве и относительном обилии видов, – это индекс Симпсона, энтропия Шеннона-Винера и индекс Бергера-Паркера (Maguitan, 1988; Pielou, 1975). Как было указано Hill (1973), эти индексы могут рассматриваться как особые случаи более общей формальной меры эффективного числа видов, введенной в теорию информации Рени (Renyi, 1961):

$$v_a(n, p) = \left(\sum_{i=1}^n p_i^a \right)^{1/1-a},$$

где $v_a(n, p)$ – функция разнообразия от n – число видов, p – доля каждого вида от суммарной численности сообщества, $a \geq 0$. Рени показал, что $H_a = \ln v_a(n, p)$ удовлетворяет всем свойствам генерализованной энтропии, поэтому называется энтропией порядка a вероятностного распределения p . Для целей характеристики экосистемы в терминах эффективного числа видов более удобно рассматривать непосредственно $v_a(n, p) = \exp H_a$.

Для различных $a \geq 0$ можно из вышеприведенного уравнения получить различные хорошо известные индексы разнообразия как особые случаи генерализованной

энтропии. Совокупность индексов разнообразия для различных $a \geq 0$ составляет профиль разнообразия Хилла. Очевидно, $v_0(n, p) = n$. Это значит, что энтропия распределения нулевого порядка равна просто числу видов и вычисляется без учета относительной численности видов. По мере приближения параметра a к бесконечности $v_a(n, p)$ стремится к $1/p_1$ – обратному относительному обилию наиболее обычного вида. Индекс $v_\infty(n, p)$, также известен как индекс Бергера – Паркера (Berger, Parker, 1970; May, 1975) и может быть интерпретирован в том смысле, что дает эквивалент числа одинаково обильных видов с тем же относительным обилием, что и наиболее обильный вид в сообществе. Иначе говоря, индекс показывает, сколько видов могло бы вмещать сообщество, если бы доля каждого из его видов была бы равна доле доминантного вида. Очевидно, индекс Бергера – Паркера уделяет внимание относительному обилию только наиболее обычного вида, пренебрегая всеми остальными.

Таким образом, для $0 < a < +\infty$ генерализованная энтропия находит свое отражение в индексах эффективного числа видов, которые принимают во внимание как видовое богатство n , так и гетерогенность распределения относительного обилия p . Индексы $v_a(n, p)$ различаются тем, в какой степени они включают или исключают относительно редкие виды. Чем меньше параметр a , тем более редкие виды включаются в меру эффективного числа видов. Случай n_0 является экстремальным, при котором учитываются все виды одинаково. Чем больше параметр a , тем большее внимание уделяется более обычным видам в сообществе, при $v_\infty(n, p)$ мы имеем также экстремальный случай, когда во внимание принимается только один наиболее обычный вид.

Для $a = 1$ и $a = 2$ мы получаем два индекса разнообразия, наиболее широко применяемых в экологии помимо видового богатства, – индексы Шеннона – Винера и Симпсона (Бигон и др., 1989; Ricklefs, Miller, 2000). Оба индекса учитывают видовое богатство и обилие видов для определения эффективного числа видов. Индекс Симпсона имеет вид

$$v_2(n, p) = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2.$$

Он был предложен Симпсоном (1949) на основе идеи о том, что вероятность одновременной случайной встречи двух особей одного вида в неопределенно большом сообществе равна p_i^2 . Обратная величина этого выражения взята в качестве индекса разнообразия. Вклад редких видов в индекс Симпсона меньше, чем более обильных видов, что и требуется для меры эффективного числа видов. Для любого распределения численности видов индекс Симпсона возрастает при увеличении видового богатства. Он принимает максимальное значение, когда численность всех видов в сообществе одинакова. В этом случае индекс Симпсона равен видовому богатству. При неравной численности видов индекс меньше видового богатства. Индекс принимает наименьшее значение, когда доминирует один вид, а остальные виды имеют пренебрежительно малое обилие. Индекс Симпсона помимо своих математических свойств, которые удовлетворяют интуитивным представлениям о разнообразии, обладает еще двумя важными преимуществами. Немаловажно, что он относительно легко может быть рассчитан. Кроме того, при его интерпретации присутствует физический смысл, что также важно для отражения явлений в природе – он основан на мере вероятности встречи особей различных видов в сообществе, что является весьма наглядным событием. Это придает смысл названному индексу при рассмотрении экосистем в аспекте функциональных отношений, т. е. основанных на отношениях хищник – жертва, паразит – хозяин и т. д.

Индекс Шеннона-Винера вычисляется по формуле

$$v_1(n, p) = e^H, \quad H = - \sum_{i=1}^n p_i \times \ln p_i,$$

где H – хорошо известно из теории информации как выражение энтропии Шеннона – Винера (Shannon, 1948; Wiener, 1961). Это выражение было независимо предложено Клодом Шенноном и Норбертом Винером. Иногда на него ссылаются как на энтропию Шеннона – Винера, так оно было популяризировано Шенноном и Винером (1949). Значение $v_l(n, p)$ может быть интерпретировано как эффективное число видов, которое дает число одинаково обильных видов, которое может воспроизвести значение H , вычисленное для образца (Whittaker, 1972). Свойства индекса Шеннона – Винера являются качественно похожими на свойства индекса Симпсона. Как и в случае с индексом Симпсона, большее число индекса Шеннона представляет большее эффективное число видов в смысле комбинации более высокого видового богатства и более однородного распределения относительного обилия. Индекс Шеннона – Винера дает меньший вес более редким, чем более обильным видам. Являясь логарифмической мерой, он более чувствителен к малым различиям относительного обилия редких видов, чем индекс Симпсона. С другой стороны, он менее чувствителен к малым различиям относительного обилия более обычных видов. Индекс Шеннона – Винера не имеет однозначной интерпретации в экологическом аспекте. Однако он является популярной мерой гетерогенности и эффективного числа видов. Это во многом обязано логике его развития в статистической физике (Balian, 1991) и теории информации (Kirchdor, 1986). Из всех возможных мер генерализованной энтропии при $0 < a < +\infty$ только энтропия Шеннона – Винера ($a = 1$) позволяет анализировать гетерогенность системы на различных иерархических уровнях. Энтропия на различных уровнях может быть разложена на основе свойства адитивности энтропии Шеннона – Винера.

Статистики, которые применяются для характеристики формы распределения видов (выравненность), также основываются на генерализованной энтропии. В самом деле, эти меры обычно рассчитываются как отношение между различными порядками функции энтропии (Hill, 1973; Kvalseth, 1991). Наиболее обычная статистика этого типа – это выравнивание Шеннона, которая выражается в виде

$$E = H_1 / H_0 ,$$

где H_1 – энтропия первого порядка; H_0 – энтропия нулевого порядка, или максимальное значение энтропии первого порядка.

Энтропии нулевого и первого порядков очень чувствительны к числу и численности редких видов. Альтернативная статистика выравнивания вычисляется между энтропиями более высокого порядка. Отношение $v_2(n, p)$ и $v_1(n, p)$ часто называется «отношением разнообразия» и является примером такого подхода:

$$E_{2:1} = \frac{v_2(n, p) - 1}{v_1(n, p) - 1} .$$

Видовое богатство является наиболее фундаментальным и однозначным понятием из всех мер разнообразия (Hill, 1973), однако этот показатель очень чувствителен к размеру выборки (Hill, 1973; Kvalseth, 1991; De Benedictis, 1973). Аналогично индекс Шеннона также очень чувствителен к размеру выборки. В расчете выравнивания по индексу Шеннона участвует видовое богатство, поэтому валидность этого индекса также иногда вызывает сомнение (De Benedictis, 1973). В ряде исследований было выявлено, что видовое богатство, индекс Шеннона и индекс выравнивания Пилоу сильно коррелированы (Stirling et al., 2001), что ставит под сомнение практическую ценность энтропийных мер разнообразия низкого порядка (Smith, Wilson, 1996). Напротив, целый ряд авторов определили меры разнообразия на основе генерализованной энтропии более высоких порядков, включая индекс Симпсона, как более подходящие для практического применения (Hurlbert, 1971).

Интерпретация профилей разнообразия может отражать важные экологические процессы (Tothemerész, 1995).

**Синэкологические характеристики мезофауны
в условиях загрязнения почвы свинцом и никелем**

В качестве синэкологических характеристик комплекса почвенной мезофауны центральной поймы р. Самары выбраны такие показатели, как видовое обилие, суммарная численность почвенных животных на единицу почвенной поверхности, суммарная биомасса, индексы Шеннона, Пилоу, Симпсона и Бергера – Паркера как меры видового разнообразия сообщества. Указанные синэкологические характеристики при различных экспериментальных воздействиях на почву приведены в табл. 1, 3 и 5. В качестве критерия достоверности различий численности и биомассы животных выбран критерий парных сравнений Вилкоксона, который является непараметрической альтернативой *t*-критерию для зависимых выборок. С течением времени концентрация тяжелых металлов в различных горизонтах почвенного профиля изменялась. Однако для краткости варианты эксперимента с различными дозами внесенных токсикантов в тексте обозначены по начальным дозам в верхнем 10-сантиметровом слое как 2 и 5 ПДК.

Обилие почвенной мезофауны в декабре 2003 г. в условиях без загрязнения (контроль) составляло 760 и 840 экз./м² (с изоляцией и без изоляции соответственно, различия не достоверные, $Z = 0,55$, $p = 0,58$), а биомасса – 57,99 и 48,77 г/м² (с изоляцией и без изоляции соответственно, различия не достоверные, $Z = 1,37$, $p = 0,17$). Загрязнение почвы тяжелыми металлами привело к снижению обилия почвенных животных. При загрязнении почвы никелем в концентрации 2 ПДК численность снизилась на 65–71 % в сравнении с контролем и составила 276 экз./м² (без изоляции, $Z = 2,25$, $p = 0,03$) и 288 экз./м² (с изоляцией, $Z = 3,11$, $p = 0,002$). Снижение обилия при изоляции почвенного образца в условиях загрязнения почвы никелем 2 ПДК в сравнении с неизолированным образцом можно рассматривать как устойчивую тенденцию ($Z = 1,68$, $p = 0,093$). В сравнении с численностью, снижение биомассы произошло в меньшей степени – на 24–27 % и биомасса составила 45,42 г/м² (без изоляции, $Z = 2,43$, $p = 0,015$) и 41,64 г/м² (с изоляцией, $Z = 3,06$, $p = 0,02$). Различия изолированного и неизолированного образцов по биомассе при 2 ПДК недостоверны ($Z = 1,36$, $p = 0,17$). Таким образом, на первом этапе поведения эксперимента изоляция образцов в большей степени сказалась на мелких животных, за счет чего наблюдалась тенденция снижения обилия, но биомасса оказалась более устойчивым показателем.

Таблица 1

**Синэкологические характеристики почвенной мезофауны центральной поймы
р. Самары в условиях различного токсического влияния тяжелых металлов
(декабрь 2003 г.)**

Уровень загрязнения	NSp	A	B	H	E	S	BP
Ni 2 ПДК, без изоляции	8	276	45,42	2,36	0,79	4,07	2,46
Ni 2 ПДК, с изоляцией	11	288	41,64	2,83	0,82	5,43	3,00
Ni 5 ПДК, без изоляции	10	152	27,16	2,93	0,88	6,39	4,75
Ni 5 ПДК, с изоляцией	9	148	14,69	2,59	0,82	4,80	3,08
Pb 2 ПДК, без изоляции	12	332	46,62	2,71	0,76	4,47	2,44
Pb 2 ПДК, с изоляцией	13	268	37,13	2,80	0,76	4,69	2,58
Pb 5 ПДК, без изоляции	10	196	35,28	2,70	0,81	4,87	2,72
Pb 5 ПДК, с изоляцией	11	156	32,31	3,09	0,89	7,21	4,88
Контроль без изоляции	15	840	57,99	2,30	0,59	2,57	1,64
Контроль с изоляцией	17	760	48,77	2,38	0,58	2,58	1,64

NSp – количество видов; A – плотность населения, экз./м²; B – биомасса; г/м²; H – индекс Шеннона, бит/вид; E – индекс Пилоу; S – индекс Симпсона; BP – индекс Бергера – Паркера.

Увеличение токсического воздействия никеля до уровня 5 ПДК привело к значительному снижению обилия. Численность мезофауны уменьшилась на 88 и 90 % ($Z = 3,29, p = 0,000$; $Z = 3,52, p = 0,000$, без изоляции и с изоляцией соответственно), а биомасса – на 73 и 74 % ($Z = 3,3, p = 0,000$; $Z = 3,52, p = 0,000$ без изоляции и с изоляцией соответственно). Различия изолированных и неизолированных образцов по численности и биомассе недостоверны.

Загрязнение почвы свинцом в количестве 2 ПДК приводит к снижению численности почвенной мезофауны на 81 и 82% ($Z = 2,84, p = 0,005$; $Z = 3,14, p = 0,002$ без изоляции и с изоляцией соответственно), а биомассы – на 41–42 % ($Z = 2,25, p = 0,03$; $Z = 2,42, p = 0,02$ без изоляции и с изоляцией соответственно). При концентрации свинца 5 ПДК численность животных уменьшается на 89–93 % ($Z = 3,29, p = 0,000$; $Z = 3,48, p = 0,000$ без изоляции и с изоляцией соответственно), а биомасса – на 82–83 % ($Z = 3,29, p = 0,000$; $Z = 3,38, p = 0,000$ без изоляции и с изоляцией соответственно). Изоляция в условиях загрязнения на первом этапе проведения эксперимента не была фактором, который влиял на различия показателей биомассы и численности животных.

Количество видов, обнаруженных при различных уровнях загрязнения, и индексы разнообразия Шеннона, Пилоу, Симпсона и Бергера – Паркера демонстрируют четкую зависимость от уровня загрязнения. В табл. 2 представлена корреляционная матрица индексов разнообразия и обилия почвенной мезофауны, составленная по материалам декабря 2003 г. Из неё четко видно, что между числом видов, плотностью и биомассой, с одной стороны, и прочими показателями, с другой стороны, есть отрицательная корреляционная связь, в то время как индексы Шеннона, Пилоу, Симпсона и Бергера – Паркера имеют тесную положительную связь. С нарастанием уровня загрязнения видовое богатство и обилие почвенной фауны снижается, а значение индексов разнообразия увеличивается. Загрязнение приводит как к выбыванию из сообщества некоторых видов, так и к снижению обилия видов, особенно доминантных. Снижение уровня доминирования является более интенсивным процессом, поэтому при загрязнении выравненность сообщества увеличивается.

Таблица 2

Корреляционная матрица синэкологических характеристик почвенной мезофауны (декабрь 2003 г.). Условные обозначения см. в табл. 1

Показатель	NSp	A	B	H	E	S
A	0,85					
B	0,61	0,79				
H	-0,32	-0,71	-0,53			
E	-0,82	-0,96	-0,72	0,80		
S	-0,60	-0,84	-0,65	0,93	0,94	
BP	-0,53	-0,73	-0,66	0,85	0,87	0,95

Обилие почвенной фауны в центральной пойме в естественных условиях в апреле 2004 г. составляло 912 экз./м². В изолированных образцах отмечено статистически недостоверное увеличение обилия почвенной мезофауны до уровня 952 экз./м² ($Z = 1,03, p = 0,31$). Загрязнение почвы тяжелыми металлами приводит к снижению плотности почвенных животных. Масштабы негативного влияния токсикантов на педобионтов зависят от интенсивности воздействия. При уровне загрязнения почвы никелем 2 ПДК происходит снижение обилия мезофауны до 600 экз./м² ($Z = 2,26, p = 0,02$), а в условиях изоляции образцов – до 520 экз./м² ($Z = 2,57, p = 0,01$). Плотность почвенных животных при уровне загрязнения никелем 5 ПДК составляет 184 экз./м² ($Z = 2,02, p = 0,04$) и 412 экз./м² ($Z = 2,81, p = 0,005$) без изоляции и с изоляцией почвенных образцов соответственно.

Аналогичная закономерность наблюдается в изменении биомассы мезофауны. Максимальная биомасса характерна для контрольных участков – 47,91 и 47,30 г/м² в образцах с изоляцией и без изоляции соответственно. Статистически достоверное снижение биомассы сообщества почвенных животных происходит при загрязнении почвы никелем в количестве 2 ПДК – 26,52 г/м² ($Z = 1,93, p = 0,05$) и 36,69 г/м² ($F = 2,1, p = 0,04$) в образцах с изоляцией и без изоляции соответственно. Рост загрязнения почвы никелем до 5 ПДК приводит к уменьшению биомассы почвенных животных в 2–3 раза (до уровня 25,02–26,44 г/м²).

Таблица 3

Синэкологические характеристики почвенной мезофауны центральной поймы р.Самары в условиях различного токсического влияния тяжелых металлов (апрель 2004 г.).

Условные обозначения см. в табл. 1

Уровень загрязнения	NSp	A	B	H	E	S	BP
Ni 2 ПДК, без изоляции	15	600	36,69	2,24	0,57	2,11	1,47
Ni 2 ПДК, изоляция	16	520	26,52	2,62	0,65	2,96	1,76
Ni 5 ПДК, без изоляции	18	184	26,44	3,82	0,92	10,37	4,18
Ni 5 ПДК, с изоляцией	18	412	25,02	3,18	0,76	3,18	1,84
Pb 2 ПДК, без изоляции	15	556	50,51	2,85	0,73	4,10	2,17
Pb 2 ПДК, с изоляцией	13	256	23,44	3,14	0,85	6,08	2,91
Pb 5 ПДК, без изоляции	16	216	29,27	3,52	0,88	8,19	3,60
Pb 5 ПДК, с изоляцией	18	204	22,97	3,35	0,80	5,55	2,55
Контроль без изоляции	18	912	47,91	2,16	0,52	2,20	1,50
Контроль с изоляцией	21	952	47,30	2,50	0,58	2,51	1,61

В условиях загрязнения почвы свинцом также наблюдается снижение биомассы почвенной мезофауны, но различия биомассы между участками с различными уровнями загрязнения незначительны. Биомасса при загрязнении свинцом находится в пределах 23–29 г/м² и только при уровне загрязнения 2 ПДК в условиях без загрязнения биомасса мезофауны составляет 50,51 г/м². Таким образом, между уровнем загрязнения почвы тяжелыми металлами и биомассой почвенных животных есть связь, но эта связь не является линейной при всех диапазонах уровней загрязнения. Комплекс почвенных животных как система может приспосабливаться к стрессовому влиянию загрязнения таким образом, чтобы стабилизироваться и в меньшей мере реагировать на внешнее воздействие, что и наблюдается в ситуации с загрязнением почвы свинцом.

Число видов в сообществе в апреле 2004 г. не имеет четкой и однозначной связи с уровнем загрязнения. Относительно высокий уровень видового обилия характерен для контрольных условий, где обнаружено 18–21 вид почвенных животных. Общий уровень видового богатства для экспериментального участка в условиях загрязнения находится в пределах 15–18 видов. Только при уровне загрязнения почвы свинцом 2 ПДК при изоляции обнаружено 13 видов животных.

В табл. 4 представлена корреляционная матрица индексов разнообразия и обилия почвенной мезофауны, составленная по материалам апреля 2004 г. Эта матрица качественно не отличается от той, которая вычислена для начального этапа эксперимента в декабре 2003 г. Однако коэффициенты корреляции числа видов с индексами разнообразия значительно меньше по абсолютному значению, что свидетельствует об ослаблении связи. С другой стороны, положительные коэффициенты корреляции между индексами разнообразия увеличились по абсолютному значению. Таким образом, к апрелю в экспериментальных условиях произошел отбор толерантных к выбранному уровню загрязнения видов животных и видовое богатство стабилизировалось на определенном уровне. Основные перестройки в сообществе в ответ на загрязнение затрагивают количественный аспект обилия отдельных видов. При этом особенно чувствительными оказываются доминантные виды.

Чувствительность структуры доминирования к загрязнению прослеживается при сравнении чувствительности различных индексов в ответ на загрязнение. Следует упомянуть, что видовое богатство, индекс Шеннона, индекс Симпсона и индекс Бергера – Паркера представляют собой энтропии распределения видов нулевого, первого, второго порядка и порядка, стремящегося к бесконечности. Каждый из этих показателей отражает определенный аспект разнообразия, при этом этот аспект в указанном порядке расположения индексов все большее внимание уделяет доминантным видам, а меньшее – редким видам.

Таблица 4

Корреляционная матрица синэкологических характеристик почвенной мезофауны
(апрель 2004 г.). Условные обозначения см. в табл. 1

Показатель	NSp	A	B	H	E	S
A	0,42					
B	0,24	0,82				
H	-0,04	-0,87	-0,65			
E	-0,27	-0,93	-0,67	0,97		
S	-0,12	-0,78	-0,49	0,90	0,90	
BP	-0,16	-0,78	-0,49	0,90	0,90	1,00

Индексы разнообразия Шеннона и Пилоу демонстрируют изменчивость, которая определяется в большей степени случайными причинами, а в меньшей степени – уровнем загрязнения. Индекс Шеннона варьирует в пределах 2,88–3,68 бит/вид, а индекс Пилоу – в пределах 0,70–0,87. При уровнях загрязнения 5 ПДК как никелем, так и свинцом значения индекса Шеннона несколько выше контрольных, а при 2 ПДК – несколько ниже. Однако эту вариабельность нельзя признать закономерной. Отсутствие четкой связи между изменчивостью индексов разнообразия Шеннона и Пилоу и загрязнением почвы тяжелыми металлами в выбранном диапазоне концентраций свидетельствует об устойчивости к загрязнению такого аспекта структуры сообщества почвенных животных, как разнообразие. На ранних этапах токсикогенной динамики сообщества (ноябрь–декабрь 2003 г.) между уровнем загрязнения и индексами разнообразия наблюдается отчетливая зависимость, а весной такая зависимость является весьма нечеткой. Подобная зависимость наблюдается не только в случае с разнообразием почвенных животных, но и в случае с разнообразием почвенной микрофлоры в условиях токсического влияния тяжелых металлов. При уровне загрязнения почвы кадмием 50 мкг/г наблюдалось снижение разнообразия почвенной микрофлоры, которое характеризовалось индексом Шеннона, а при нарастании загрязнения до 250 мкг/г происходило восстановление значений индекса до контрольного уровня (Drobne et al., 2002). Поэтому индексы разнообразия могут рассматриваться как сигнал перестройки организации сообщества на ранних этапах реакции на токсическое воздействие, а не как мера пертурбации сообщества.

Более отчетливую картину реакции на загрязнение демонстрируют индексы Симпсона и Бергера – Паркера. Индекс Симпсона в условиях загрязнения увеличивается на 38–96 %, а индекс Бергера – Паркера – на 15–57 %.

Таким образом, сообщество почвенных животных демонстрирует различную изменчивость своих синэкологических характеристик зимой и весной в ответ на загрязнение. Эта изменчивость может рассматриваться как мера устойчивости сообщества. Весной отклонение синэкологических характеристик от контрольного уровня значительно меньше либо отсутствует в сравнении с зимними отклонениями. Причин этого явления может быть несколько. Зимой, на первой фазе проведения эксперимента, сообщество испытывает острую нагрузку. Весной токсическое воздействие становится уже хроническим. Ответ живой системы на острое воздействие

всегда более динамичен, чем на хроническое воздействие. Концентрация токсических веществ снижается весной по сравнению с начальным уровнем загрязнения зимой по причине горизонтальной и вертикальной миграции токсических веществ по профилю почвы. Зимой токсическое воздействие происходит на фоне неблагоприятных условий окружающей среды. Весной происходит период активного роста и развития почвенных животных, что значительно усиливает защитные механизмы сообщества.

В октябре 2004 г. в центральной пойме численность почвенных животных находилась на уровне 900 экз./м². В экспериментальном образце при изоляции численность животных ниже и составила 788 экз./м². Критерий Вилкоксона не позволяет это различие рассматривать как достоверное ($Z = 1,37, p = 0,17$), но можно об этом изменении говорить как о выраженной тенденции.

Таблица 5

Синэкологические характеристики почвенной мезофауны центральной поймы р. Самары в условиях различного токсического влияния тяжелых металлов (октябрь 2004 г.). Условные обозначения см. в табл. 1

Уровень загрязнения	NSp	A	B	H	E	S	BP
Ni 2 ПДК, без изоляции	21	608	40,82	3,14	0,71	4,40	2,24
Ni 2 ПДК, изоляция	22	700	41,67	2,78	0,62	3,04	1,79
Ni 5 ПДК, без изоляции	22	476	33,68	3,27	0,73	5,28	2,64
Ni 5 ПДК, с изоляцией	21	452	42,96	3,00	0,68	3,74	2,02
Pb 2 ПДК, без изоляции	23	476	54,38	3,40	0,75	5,58	2,64
Pb 2 ПДК, с изоляцией	15	428	55,25	2,93	0,75	4,63	2,43
Pb 5 ПДК, без изоляции	21	356	42,69	3,20	0,73	4,71	2,34
Pb 5 ПДК, с изоляцией	21	344	59,89	3,41	0,78	5,84	2,77
Контроль без изоляции	32	900	55,80	3,05	0,61	3,18	1,81
Контроль с изоляцией	22	788	50,89	2,76	0,62	2,98	1,76

При загрязнении почвы никелем и свинцом, даже спустя практически год после эксперимента, плотность населения животных была существенно ниже, чем в контроле. При загрязнении почвы никелем в количестве 2 ПДК плотность населения снизилась до уровня 608 и 700 экз./м² без изоляции и с изоляцией соответственно. Эти значения достоверно не отличаются от контрольных значений ($Z = 1,44, p = 0,15$; $Z = 0,85, p = 0,39$), однако при нарастании загрязнения эта тенденция приобретает достоверность. При загрязнении почвы никелем 5 ПДК плотность населения почвенных животных составляет 476 и 452 экз./м² (без изоляции и с изоляцией соответственно), что достоверно ниже, чем в контроле ($Z = 2,24, p = 0,03$; $Z = 1,96, p = 0,05$).

При загрязнении почвы свинцом в количестве 2 ПДК плотность населения снизилась до уровня 476 и 428 экз./м² без изоляции и с изоляцией соответственно. Эти значения достоверно отличаются от контрольных значений ($Z = 2,40, p = 0,02$; $Z = 2,29, p = 0,02$). При загрязнении почвы свинцом 5 ПДК плотность населения почвенных животных составляет 356 и 344 экз./м² (без изоляции и с изоляцией соответственно), что достоверно ниже, чем в контроле ($Z = 3,51, p = 0,00$; $Z = 2,44, p = 0,02$).

В каждой паре экспериментальных условий загрязнения фактор изоляции статистически не достоверен и снижение плотности населения животных при изоляции имеет характер тенденции.

В октябре 2004 г. биомасса почвенной мезофауны в центральной пойме р. Самары в контрольных условиях составила 55,8 г/м², а в условиях изоляции образца – 50,89 г/м². Различия статистически не достоверны ($Z = 0,39, p = 0,69$). При загрязнении почвы никелем 2 ПДК биомасса достоверно снижается до уровня 40,82 г/м² ($Z = 1,75, p = 0,08$). Различия образцов с изоляцией при том же уровне

загрязнения не достоверны ($Z = 1,13, p = 0,29$). Снижение биомассы при уровне загрязнения почвы никелем 5 ПДК достоверно как для образцов без изоляции, так и для образцов с изоляцией ($Z = 1,94, p = 0,05; Z = 2,28, p = 0,02$). При загрязнении почвы свинцом достоверное снижение биомассы почвенных животных зарегистрировано только для варианта 5 ПДК без изоляции ($Z = 2,54, p = 0,01$).

Число видов в сообществе почвенных животных в октябре 2004 г. несколько выше, чем в апреле. Видовое богатство не имеет четкой и однозначной связи с уровнем загрязнения. Относительно высокий уровень видового обилия характерен для контрольных условий без изоляции, где обнаружено 32 вида почвенных животных. Общий уровень видового богатства для экспериментального участка в условиях загрязнения находится в пределах 21–23 вида. Только при уровне загрязнения почвы свинцом 2 ПДК при изоляции обнаружено 15 видов животных.

При рассмотрении изменения индекса Шеннона с учетом фактора изоляции формируется четкая картина: с нарастанием загрязнения индекс увеличивается. При этом в варианте без изоляции общий уровень разнообразия выше, а различия между уровнями загрязнения – меньше, чем в вариантах с изоляцией. Подобный индексу Шеннона наблюдается характер динамики индекса Симпсона. Однако последний является более чувствительным, о чем свидетельствует уравнение регрессии $H = 4,08 * S - 8,3$ ($R^2 = 0,8$).

В табл. 6 представлена матрица коэффициентов корреляции индексов разнообразия и обилия сообщества почвенных беспозвоночных, составленная по материалам октября 2004 г. Сравнение этой матрицы с корреляционной матрицей, полученной для ситуации в апреле, показывает, что они статистически достоверно не отличаются (сравнение проведено с помощью SEPATH-анализа на основании статистики генерализованных наименьших квадратов (Jennrich, 1970; Steiger, 1980), $\chi^2 = 12,82, p = 0,91$). Сравнение корреляционной матрицы за октябрь и апрель не подтверждает гипотезы об их отличии ($\chi^2 = 12,82, p = 0,94$), так же, как нет отличия между матрицами за декабрь–апрель ($\chi^2 = 13,36, p = 0,92$). Одновременное сравнение трех матриц также свидетельствует об их равенстве ($\chi^2 = 24,54, p = 0,99$). Таким образом, на протяжении времени проведения эксперимента характер количественной взаимосвязи между синэкологическими характеристиками почвенной мезофауны центральной поймы не изменялся и в качественном отношении система не претерпела изменений, что свидетельствует о толерантности комплекса почвенных животных к токсическому воздействию в выбранном диапазоне уровней загрязнения.

Таблица 6

Корреляционная матрица синэкологических характеристик почвенной мезофауны
(октябрь 2004 г.). Условные обозначения см. в табл. 2

Показатель	NSp	A	B	H	E	S
A	0,67					
B	0,14	0,06				
H	0,06	-0,59	0,13			
E	-0,52	-0,90	0,11	0,77		
S	-0,27	-0,80	0,13	0,90	0,95	
BP	-0,31	-0,80	0,11	0,86	0,96	0,99

В табл. 7 показана консолидированная матрица коэффициентов корреляции синэкологических характеристик почвенной мезофауны, которая получена как результат SEPATH-анализа трех корреляционных матриц за декабрь, апрель и октябрь. Изменения синэкологических характеристик, которые происходили в течение года, обусловлены сезонными колебаниями структуры животного населения почвы и токсическим воздействием. Число видов и численность населения положительно тесно связаны. Нет достоверной связи между числом видов и биомассой. Эти особенности свидетельствуют о том, что видовое обилие изменяется в основном

за счёт мелких видов животных, биомасса которых невелика. Между показателями разнообразия – число видов и индексы разнообразия – существует положительная корреляционная связь. По отношению к числу видов сила связи убывает в ряду

индекс Шеннона, индекс Симпсона, индекс Бергера – Паркера.

Этот количественный результат является следствием свойств указанных индексов. Их чувствительность в указанной последовательности смещается от множества редких видов к оценке количественного участия в сообществе доминантных видов. Выравненность по Пилоу инвариантна к числу видов по определению. Индекс Пилоу имеет обратную корреляционную связь с численностью и биомассой сообщества почвенных животных. Таким образом, изменение численности и биомассы сообщества почвенных животных происходит не за счет пропорционального изменения всех видов сообщества, а за счет изменения в большей степени более обильных видов. Однако индекс Бергера – Паркера не имеет связи ни с показателями обилия почвенной фауны, ни с выравненностью сообщества. Следовательно, существенный вклад в динамику сообщества вносят не только виды-доминанты. Индекс Симпсона имеет тесную положительную связь с индексом Бергера – Паркера, что указывает на его высокую чувствительность к роли доминантных видов.

Таблица 7

Консолидированная корреляционная матрица синэкологических характеристик почвенной мезофауны (декабрь 2003 – октябрь 2004 г.). Условные обозначения см. в табл. 1. Здесь представлены только статистически достоверные коэффициенты корреляции

Показатель	A	B	H	E	S	BP
NSp	0,64		0,81		0,64	0,50
A		0,63		-0,81		
B				-0,53		
H					0,85	0,63
E						
S						0,92

Таким образом, применение ряда индексов разнообразия к анализу животного населения позволяет получить сведения о различных аспектах структуры сообщества. Это особенно актуально, так как токсическое воздействие на сообщество имеет сложный характер и для его адекватного диагноза необходим множественный подход с применением индикативных показателей, роль и значение которых является определенным.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 478 с.
- Allen T. F. H., Star T. B., Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. – Chicago: University of Chicago Press, 1982. – IL. – P. 310.
- Balian R. From Microphysics to Macrophysics. – Springer, Heidelberg, 1991. – Vol. 1. – p. 280.
- Barbaut R., Sastrapadja S. Generation maintenance and loss of biodiversity // Heywood, V. H. (Ed.), Global Biodiversity Assessment. – Cambridge: Cambridge University Press (published for UNEP), 1995. – P. 193-274.
- Baumgartner S. Measuring the diversity of what? And for what purpose? A comparison of ecological and economic biodiversity indices // Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie. – 2003. – № 33. – 490 p.
- Berger W. H., Parker F. L. Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments // Science. – 1970. – № 168. – P. 345-347.
- Brooks Jr. P. F. Three great challenges for half century old computer science // Journal ACM. – № 50, 1. – P. 25-26.

- Chapin III F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T., et al. Consequences of changing biodiversity // *Nature*. – 2000. – № 405. – P. 234-242.
- De Benedictis P. A. On the correlations between certain diversity indices // *American Naturalist*. – 1973. – № 107. – P. 295-302.
- Elton C. S. *Ecology of Invasions by Animals and Plants*. – London, UK.: Chapman & Hall., 1958. – 360 p.
- Gaines W. L., Harrod R. J., Lehmkühl J. F. *Monitoring Biodiversity: Quantification and Interpretation* // General Technical Report (PNW-GTR-443). – USDA. – 1999. – 144 p.
- Gans J. S., Hill R. J. Measuring product diversity // *Economics Letters*. – 1997. – № 55. – P. 145-150.
- Grumbine R. E. *Ghost Bears: Exploring the Biodiversity Crisis*. – Washington, DC.: Island Press, 1992. – 290 p.
- Harrod R. J., Gaines W. L., Taylor, R. J. et al. Biodiversity in the blue mountains / R. G. Jaindl, T. M. Quigley (Eds.) // *Search for a Solution: Sustaining the Land People and Economy of the Blue Mountains* // *American Forests*. – Washington, DC., 1996. – P. 81-105.
- Hill M. O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // *Ecology*. – 1973. – № 53. – P. 427-431.
- Hurlbert S. H. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters // *Ecology*. – 1971. – № 52. – P. 577-86.
- Kinzig A. P., Harte J. Implications of endemics-area relationships for estimates of species extinctions // *Ecology*. – 2000. – № 81, Vol. 12. – P. 3305-3311.
- Kvalseth T. O. Note on biological diversity, evenness, and homogeneity measures // *Oikos*. – 1991. – № 62. – P. 123-137
- Lehman C. L., Tilman D. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities // *The American Naturalist*. – 2000. – № 156. – P. 534-552.
- Loreau M., S. Naeem P., Inchausti J. P. et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges // *Science*. – 2001. – № 5 – P. 804-808.
- MacArthur R. H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // *Ecology*. – 1955. – № 36. – P. 533-536.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. *The Theory of Island Biogeography*. – Princeton: Princeton University Press, 1967. – 240 p.
- Magurran A. E. *Ecological diversity and its measurement*. – Princeton: University Press, 1988. – 280 p.
- May R. M. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. – Princeton: Princeton University Press, 1974. – 320 p.
- May R. M., Lawton J. H., Stork N. E. Assessing extinction rates // R. M. May and J. H. Lawton (eds.). – Oxford, UK: Oxford University Press, 1995. – P. 1-24
- McCann K. S. The diversity-stability debate // *Nature*. – 2000. – № 405. – P. 228-233.
- Nehring K., Puppe C. A theory of diversity // *Econometrica*. – 2002. – № 70. – P. 1155-1198.
- Noss R. F. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach // *Conservation Biology*. – 1990. – № 4, 4. – P. 355-364.
- Odum E. *Fundamentals of Ecology*. – Philadelphia: Saunders, 1953. – 420 p.
- Pielou E. C. *Ecological Diversity*. – N.-Y.: Wiley, 1975. – 420 p.
- Pimm S. L., Raven P. Extinction of numbers // *Nature*. – 2000. – № 403. – P. 843-845.
- Purvis A., Hector A. Getting the measure of biodiversity // *Nature*. – 2000. – № 405. – P. 212-219.
- Renyi A. On measures of entropy and information / J. Neyman (ed.) // *Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*. – Vol. 1. – Berkeley: University of California Press, 1961. – P. 547-561.
- Ricklefs R. E., Miller G. L. *Ecology*. – N.-Y.: W. H. Freeman, 2000. – 720 p.
- Rosenzweig M. L. *Species Diversity in Space and Time*. – Cambridge: Cambridge University Press, UK., 1995. – 180 p.
- Roy A., Basu S. K., Singh K. P. Modeling vegetation development on blast-furnace slag dumps in a tropical region // *Simulation*. – 2002. – № 78, 9. – P. 531-542.
- Sala O. E., Chapin III F. S., Armesto J. J. et al. Global biodiversity scenario for the year 2100 // *Science*. – 2000. – № 287. – P. 1770-1774.
- Shannon C. A mathematical theory of communication // *Bell Syst. Tech. J.* – 1948. – № 27. – P. 379-423.
- Shannon C. E., Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University of Illinois Press, 1949. – 278 p.
- Smith B., Wilson J. B. A consumer's guide to evenness indices // *Oikos*. – 1996. – № 76. – P. 70-82.

- Solow A. S., Polasky J. Broadus On the measurement of biological diversity // Journal of Environmental Economics and Management. – 1993. – № 24. – P. 60-68.
- Stirling G., Wilsey B. Empirical Relationships between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity // American Naturalist. – 2001. – № 158. – P. 286-299.
- Tothmeresz B. Comparison of different methods for diversity ordering // Journal of Vegetation Science. – 1995. – № 6. – P. 283-290.
- Weikard H.-P. On the measurement of diversity // Institute of Public Economics, University of Graz, Austria. – Working Paper. – № 9801. – 1998. – 82 p.
- Weikard, H.-P. Diversity functions and the value of biodiversity // Land Economics. – 2002. – № 78. – P. 20-27.
- Whitmore, T. C., J. A. Sayer (eds.) Tropical deforestation and species extinction. – L., UK.: Chapman & Hall., 1992. – 286 p.
- Whittaker R. H. Evolution and measurement of species diversity // Taxonomy. – 1972. – № 21. – P. 213-251.
- Wiener N. Cybernetics. – Cambridge: MIT Press, 1961. – 566 p.
- Wilson D. E., Cole F. R., Nichols J. D. et al. Measuring and Monitoring Biodiversity: Standard Methods for Mammals, 1st ed. Smithsonian Institute Press. – Washington, DC., 1996. – 424 p.

Надійшла до редколегії 15.10.04