

Материалы конференции "Осенние Зоологические Сессии 2005"

ЭНТОМОЛОГИЯ

ENTOMOLOGY

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

THE SPATIAL TYPOLOGICAL ORGANIZATION OF CARABIDS (COLEOPTERA, CARABIDAE) POPULATION OF THE NORTH-EASTERN ALTAI

С.Б. Иванов¹
S.B. Ivanov¹

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11,
Новосибирск 630091, Россия

¹Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Frunze str. 11,
Novosibirsk 630091, Russia

e-mail: ivanov_sergey_b@rambler.ru

Резюме. На основе количественных учетов жуужелиц в типичных местообитаниях Северо-Восточного Алтая проведен анализ изменений по высотам суммарного обилия и видового богатства. Составлена классификация населения и выявлены факторы, определяющие пространственную неоднородность сообществ. Наибольшие их изменения связаны с теплообеспеченностью, поясностью и составом лесобразующих пород, в меньшей степени - с облесенностью, увлажнением и антропогенным воздействием.

Abstract. Analyses of total abundance and species richness at various altitude zones (from piedmont forest-steppe to high-mountain tundra) were conducted on the basis of quantitative sampling. Classification of Carabidae communities was made. Factors determining spatial heterogeneity of the communities were revealed. The most notable changes in the communities are mostly caused by heat, zoning, and composition of forest-building plant species. Such factors as presence of forest, humifying, and anthropogenous impact had comparatively smaller influence on the communities.

Введение

На Северо-Восточном Алтае четко прослеживается высотная смена ландшафтов и связанная с этим пространственная неоднородность животного населения. Ранее на этой территории проводились работы по выявлению пространственной организации населения ряда позвоночных [Равкин, 1973; Лукьянова, 1980; Граждан и др., 1999; Равкин и др., 2003] и беспозвоночных животных [Дроздова, 1967; Сапегина, 1967; Малков, 2002; Чеснокова, Омельченко, 2004]. По жужелицам проведен анализ фауны и встречаемости видов [Хмельков, Ковригин, 1985; Дудко, Ломакин, 1996], а также изучены особенности пространственно-временной организации населения среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая [Иванов, Дудко, 2006].

Цель данной работы – выявить особенности высотно-поясных изменений и пространственной организации населения жужелиц Северо-Восточного Алтая.

Материалы и методы

Учеты проведены с 17 мая по 1 сентября 2003 – 2004 гг. Всего обследовано 33 местообитания в ранге ландшафтного урочища [Самойлова, 1967]. В 2003 г. учеты проведены в среднегорно-высокогорной части, а в 2004 г. – обследованы предгорья и низкогорья. Ввиду того, что гигрофильные жужелицы составляют 2/3 общей карабидофауны умеренной зоны [Darlington, 1943] дополнительно обследованы типичные береговые участки рек. Жуков собирали в почвенные ловушки (пластиковые стаканчики объемом 200 мл) на четверть заполненные 2-3% раствором уксусной кислоты. В каждом местообитании устанавливали по 10 ловушек. Ловушки проверялись в среднем два раза в месяц. За период учетов во всех местообитаниях отработано около 27 тыс. ловушко-суток и собрано более 30 тыс. экземпляров имаго жужелиц, относящихся к 160 видам.

К фоновым отнесены виды, обилие которых превышало 1 экземпляр на 100 ловушко-суток в пределах рассматриваемого пояса, типа или варианта населения. Для выявления пространственной структуры населения жужелиц по матрице коэффициентов сходства П. Жаккара в модификации Р.Л. Наумова [1964] методом факторной классификации [Трофимов, Равкин, 1980] проведено объединение вариантов населения в группы. После этого рассчитаны коэффициенты внутри- и межклассового сходства сообществ. Для построения классификации населения результаты кластерного анализа рассматриваемых вариантов населения принимались как классы, а сами классы объединялись в типы. Выделенные таксоны маркированы по условиям среды. Структурный граф построен по межклассовым связям методом корреляционных плеяд [Терентьев, 1959]. Правильность ориентации его в факторном пространстве проверена с помощью неметрического шкалирования в Statistica 5.0. При объяснении результатов факторной классификации и анализе структурного графа выявлены факторы среды,

коррелирующие с неоднородностью сообществ жужелиц. Для оценки силы и общности связи пространственных изменений факторов среды и населения использована программа линейной качественной аппроксимации [Равкин, 1978]. Факторы для расчета заданы в качественном виде, как градации их проявления. Они и сочетания градаций по числу степеней свободы позволяет учесть нелинейность влияния факторов на население. Учетная выявленными факторами дисперсия матрицы коэффициентов сходства служит показателем информативности классификаций.

Результаты и обсуждение

Плотность населения жужелиц уменьшается с увеличением абсолютных высот (Рис. 1). Так в предгорной лесостепи, хорошо прогреваемой и открытой, средневзвешенное обилие достигает максимального значения и составляет 545 экземпляров на 100 ловушко-суток. В лесных низкогорьях этот показатель снижается более чем в четыре раза, что вызвано различной теплообеспеченностью поясов, причем ее резкое снижение в низкогорном лесном поясе вызвано не только абсолютными высотами, но и затененностью кронами деревьев. Далее при переходе к среднегорному лесному поясу плотность снижается менее резко – в 2,8 раза (снижается теплообеспеченность, связанная с абсолютными высотами и экранированием кронами травяного покрова). Переход к среднегорному подгольцовью еще более плавный – снижение в 1,2 раза. Открытость редколесных ландшафтов не может компенсировать падение температуры с высотой, что и приводит к снижению плотности. Плотность в подгольцовье и гольцах одинакова, так как перепад абсолютных высот между ними небольшой и различия по температурному градиенту невелики.



Рис. 1. Изменение плотности и видового богатства населения жужелиц Северо-Восточного Алтая по поясам.

С увеличением абсолютных высот местности характер изменений видового и фоновое богатства в общих чертах сходен с изменениями плотности. Переход от предгорной лесостепи к лесному низкогорью сопровождается весьма незначительным увеличением (на 6 экз./100 л-с) общего числа видов, что связано с большим числом физиономически разных низкогорных местообитаний. Число фоновых видов снижается в 1,2 раза. К среднегорьям видовое богатство уменьшается более чем вдвое. Бедность видового состава жуужелиц в ландшафтах лесных среднегорий Северо-Восточного Алтая уже отмечена ранее [Дудко, Ломакин, 1996]. Низкая теплообеспеченность, связанная с абсолютными высотами в сочетании с затененностью кронами деревьев, создает однородный напочвенный покров, что в свою очередь обуславливает бедность карабидофауны. Фоновых видов, по сравнению с низкогорьями, меньше в 1,4 раза, что с учетом низкой плотности населения среднегорий закономерно. Дальнейшее увеличение абсолютных высот приводит к тому, что в среднегорных редколесьях видовое богатство снижается в 1,7 раза, а число фоновых видов вдвое. В тундрах параметры видового и фоновое богатства достигают наименьшей величины, уменьшаясь по сравнению с редколесьями в 1,3 раза.

Поскольку число урочищ, обследованных в высотных поясах, колеблется от 2 до 11, объем собранного материала в них также различен. В связи с тем, что видовое богатство зависит не только от сложности ландшафта, но и объема собранного материала [Равкин, 1973], для получения достоверных сведений необходимо эти данные снивелировать, пересчитав общее число видов, встреченных в поясе, на одно урочище. В итоге, в предгорной лесостепи отмечено максимальное количество видов (32). Переход к низкогорному лесному поясу сопровождается снижением видового богатства в 1,4 раза. В дальнейшем, снижение видового богатства происходит более плавно.

Итак, изменения плотности и видового богатства жуужелиц носят пирамидальный характер, увеличение, при пересчете, относительного числа видов в редколесьях и тундрах связаны с мозаичностью этих местообитаний. Теплообеспеченность - основной фактор, определяющий неоднородность облика населения, но для видового богатства значима еще и мозаичность ландшафтов.

В целом, подобные закономерности прослежены и по другим группам животного населения. Характер неоднородности плотности и видового богатства жуужелиц наиболее сходен с птицами [Равкин, 1973; Равкин и др., 2003], а по дневным чешуекрылым [Малков, 2002] и муравьям [Чеснокова, Омельченко, 2004] носит ромбовидный характер, что вызвано изменениями гидротермического режима от зоны оптимума в низкогорьях.

Классификация населения представляет собой иерархически упорядоченную идеализированную концепцию, отражающую общие закономерности изменения населения. Все выделенные группировки независимо от таксономического ранга названы по маркерам условий природной среды. Всего выделено 6 типов населения.

1. Предгорный лугово-полевой тип населения с проникновением в предгорно-низкогорные поселки (*Poecilus fortipes* Chaudoir, 1850 – 25%, *P. versicolor* (Sturm, 1824) – 21, *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) – 18; 421 экземпляров на 100 ловушко-суток/ всего видов 87/ из них фоновых 19, далее эти показатели приводятся без наименования).

Подтипы:

1.1 – предгорных лугов-перелесков (*P. versicolor* – 35, *Carabus regalis* Fischer von Waldheim, 1822 – 26, *H. rufipes* – 9; 549/45/17);

1.2 – предгорных лугов-ивняков, предгорно-низкогорных поселков (*C. regalis* – 21, *P. versicolor* – 21, *H. rufipes* – 19; 120/71/15);

1.3 – полей (*P. fortipes* – 50, *H. rufipes* – 25, *P. versicolor* – 9; 594/19/11).

2. Предгорно-низкогорный болотный тип населения (*Trechus secalis* (Paykull, 1790) – 29, *C. regalis* – 12, *Agonum fuliginosum* (Panzer, 1809) – 8; 38/39/8).

3. Предгорно-низкогорный лесной тип населения с проникновением на нижнюю часть среднегорья (*Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822 – 24, *C. henningi* Fischer von Waldheim, 1817 – 21, *Pterostichus ehlnbergi* Poppius, 1907 – 7; 91/94/14).

Подтипы:

3.1 – предгорно-низкогорных лесов, предгорных прирусовых ивняков (*C. regalis* – 20, *Pterostichus magus* Mannerheim, 1825 – 17, *C. aeruginosus* – 16; 93/72/13);

3.2 – среднегорных хвойно-мелколиственных лесов и вырубок (*C. aeruginosus* – 33, *C. henningi* – 32, *P. ehlnbergi* – 15; 155/34/13);

3.3 – среднегорной пихтово-кедровой тайги (*Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) – 38, *C. aeruginosus* – 32, *Pterostichus virescens* Gebler, 1833 – 11; 22/12/5).

4. Низкогорный лугово-залежный тип населения (*P. fortipes* – 38, *Amara aenea* (De Geer, 1774) – 21, *Calathus melanocephalus* (Linnaeus, 1758) – 10; 51/21/9).

5. Низкогорно-среднегорный прирусовой тип населения (*Agonum sexpunctatum* – 42, *Poecilus lepidus* – 14, *P. versicolor* – 8; 81/60/10).

Подтипы:

5.1 – луга в низкогорьях с валунами (*A. sexpunctatum* (Linnaeus, 1758) – 48, *P. lepidus* (Leske, 1758) – 18, *P. versicolor* – 6; 126/44/13).

5.2 – ивняки среднегорий (*A. sexpunctatum* – 23, *P. oblongopunctatus* – 17, *C. henningi* – 16; 35/25/6).

6. Среднегорный темнохвойно-таежный тип населения с проникновением в среднегорные редколесья и высокогорные островные тундры (*Pterostichus triseriatus* Gebler, 1847 – 45, *P. ehlnbergi* – 14, *P. virescens* Gebler, 1833 – 9; 51/36/9).

Подтипы:

6.1 – таежный верхней части среднегорий (*P. triseriatus* – 44, *P. ehlnbergi* – 17, *P. altaiensis* Poppius, 1906 – 13; 169/18/8);

6.2 – редколесный среднегорный (*P. triseriatus* – 43, *P. virescens* – 14, *C. henningi* – 10; 77/28/12);

6.3 – тундровый высокогорный (*P. triseriatus* – 54, *Agonum quinquepunctatum* Motschulsky, 1844 – 12, *P. ehneri* – 12; 62/22/8).

Информативность приведенной классификации составляет 51% дисперсии коэффициентов сходства между рассматриваемыми сообществами жужелиц (коэффициент корреляции – 0,71). Деление на типы связано в основном с высотно-поясным градиентом, а деление на подтипы вызвано главным образом различиями по ряду факторов внутри ландшафтов (теплообеспеченность, увлажнение, состав лесообразующих пород и т.д.).

Под пространственно-типологической структурой животного населения понимается общий характер его территориальных изменений, выявленный по морфологическому сходству независимо от их сопряженности на местности [Трофимов, Равкин, 1980].

Первоначально для отражения общих принципов пространственной неоднородности населения структурный граф построен в ранге наибольшей классификационной единицы, т.е. типа населения (Рис. 2). Порог значимости связей задан как среднее по всей матрице коэффициентов сходства комплексов жужелиц, равный 5 единицам. Межклассовые связи ниже заданного порога считались незначительными и на графе не отображались. Исключение составили классы, не имеющие сверхпорогового сходства с остальной совокупностью, поэтому для них показана максимальная из имеющихся связей. Информативность структуры составила 42% учтенной дисперсии (коэффициент корреляции – 0,65).

Вертикальный ряд структурного графа отображает тренд по градиенту абсолютных высот. В него вошли варианты населения урочищ, занимающих наибольшую площадь на территории провинции. Теплообеспеченность – основной фактор, вызывающий изменения населения в основном ряду. Продвижение вверх по тренду абсолютных высот сопровождается уменьшением плотности, видового и фонового богатства населения (исключение составляет предгорно-низкогорный лесной тип, где общее число видов выше, чем в предгорном лугово-полевом, что объясняется большим числом вариантов населения, вошедших в этот тип). Также происходит и смена видов-лидеров. Так в предгорный лугово-полевой тип входят лугово-полевой, лугово-степной виды и обитатель агроценозов *Harpalus rufipes* [Мордкович, 1964], составляющие 64% от плотности населения. Плотность предгорно-низкогорного типа на 55% составляют таежные и таежно-тундровые виды, а плотность среднегорно-темнохвойно-таежного типа на 68% складывается из особей таежно-тундрового, тундрово-таежного и таежного видов. Отклонения справа от основного тренда образованы вариантами населения, испытывающими воздействие перевыпаса скота, заболоченности и заливания. Переход к этим классам от основного ряда сопровождается уменьшением обилия и видового богатства.



Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения жуужелиц Северо-Восточного Алтая (на уровне типов).

Принятые обозначения населения жуужелиц: а - лесов; б - местообитаний, где открытые участки чередуются с облесенными; в - низкопродуктивных и г - высокопродуктивных открытых местообитаний; д - поселков; внутри значков указаны номера выделенных групп, индексом около этих цифр - внутригрупповое сходство. Цифры у линий, соединяющих значки - оценки межгруппового сходства. Стрелки на схеме указывают в сторону увеличения проявления фактора среды. Рядом со значками приведен список местообитаний, население которых относится к данной группе, три первых по обилию вида и их доля в процентах, плотность населения (экз./100 л-с), общее число встреченных видов и из них число фоновых.

Для более полного отражения пространственной неоднородности населения и выявления определяющих ее полного списка факторов, структурный граф построен в ранге подтипа населения (Рис. 3). Порог значимости - 7 единиц. Информативность этой структуры выше и составила 58% учтенной дисперсии (коэффициент корреляции - 0,76).

На втором структурном графе также прослеживается тренд, состоящий в основном из вариантов населения облесенных местообитаний, а также редколесий и тундр. Кроме теплообеспеченности, связанной с абсолютными высотами, на основном тренде при переходе от предгорных лугов-перелесков к предгорно-низкогорным лесам и прирусловым ивнякам проявляется влияние затененности. При продвижении по тренду абсолютных высот обилие уменьшается. Всплеск обилия в среднегорных мелколиственных лесах и на вырубках объясним их меньшей затененностью.

Классы, рассматриваемые как отклонения, более многочисленны, чем на предыдущем графе. Под влиянием распахки выделяются варианты населения предгорных полей, имеющие самый высокий показатель обилия, хотя видовое богатство невелико. Застроенность и перевыпас скота формирует классы 1.2 и 4 и приводит к снижению плотности населения и видового богатства. Варианты населения предгорных и низкогорных болот выделены в отдельный класс, а заболоченность вызывает значительное снижение обилия. Под влиянием экспозиционного уменьшения теплообеспеченности от основного тренда отделяется пихтово-кедровая тайга, обследованная на склоне северной экспозиции. Здесь аномально низкая плотность населения и видовое богатство. Заливание в половодье формирует классы 5.2 и 5.1, состоящие из вариантов населения прирусловых местообитаний.

Под пространственно-типологической организацией животного населения понимается общий характер его территориальной неоднородности, т.е. его пространственная структура, а также набор и взаимосвязь факторов среды, которые ее определяют [Терентьев, 1959]. Пространственная структура описана ранее.

Всего по классификации выделено влияние шести основных факторов (Таб. 1). Наибольшее структурообразующее влияние оказывает теплообеспеченность, объясняющая 40% дисперсии неоднородности населения, отображаемой матрицей коэффициентов сходства. В свою очередь теплообеспеченность делится на связанную с затененностью (21%) и связанную с абсолютными высотами местности (19%). Таким образом, эти факторы взаимно дополняют друг друга. Влияние поясности и состава лесобразующих пород также довольно высоко - 31% и 30%. Причем, хотя состав лесобразующих пород непосредственно не влияет на неоднородность населения жужелиц, но воздействует на него опосредовано через затененность и напочвенный покров. Облесенность снимает только 16% дисперсии, поскольку в значительной степени этот фактор перекрывается с составом лесобразующих пород и затененностью.

Таблица 1. Оценка силы и общности связи факторов и неоднородности населения жуелиц Северо-Восточного Алтая.

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %
Теплообеспеченность	40
в том числе: затененность	21
абсолютные высоты, экспозиция склона	19
Поясность	31
Состав лесообразующих пород	30
Облесенность	16
Увлажнение	8
в том числе: заливание	3
Антропогенное воздействие	3
в том числе: распашка	3
застройка	1
Все факторы	60
Режимы структурные	58
Режимы классификационные	51
Все режимы	57
Все факторы и режимы	67
Коэффициент корреляции	0,82

Увлажнение в совокупности с заливанием объясняет лишь 8% дисперсии, поскольку основные отличия по этому показателю наблюдаются в заболоченных и прирусловых ландшафтах. По тем же причинам еще меньшее воздействие оказывает антропогенное воздействие (3%), причем застройка в значительной степени перекрывается с распашкой.

Общая снятая дисперсия по всем факторам составила 60% (коэффициент корреляции – 0,77%)

Набор факторов, определяющих пространственную неоднородность населения жуелиц, весьма сходен с факторами, определяющими население дневных бабочек [Малков, 2002] и муравьев [Чеснокова, Омельченко, 2004], но сила их проявления различна. Например, для дневных чешуекрылых первое место занимает высотная поясность, затем – состав лесообразующих пород, теплообеспеченность и, наконец, продуктивность. На неоднородность населения муравьев в большей степени оказывает влияние поясность и состав лесообразующих пород, облесенность и абсолютные высоты местности.

Заключение

Пространственная неоднородность населения жуелиц Северо-Восточного Алтая связана с изменением абсолютных высот местности и связанной с ними теплообеспеченности. При увеличении абсолютных высот снижаются как плотность населения, так и видовое богатство.

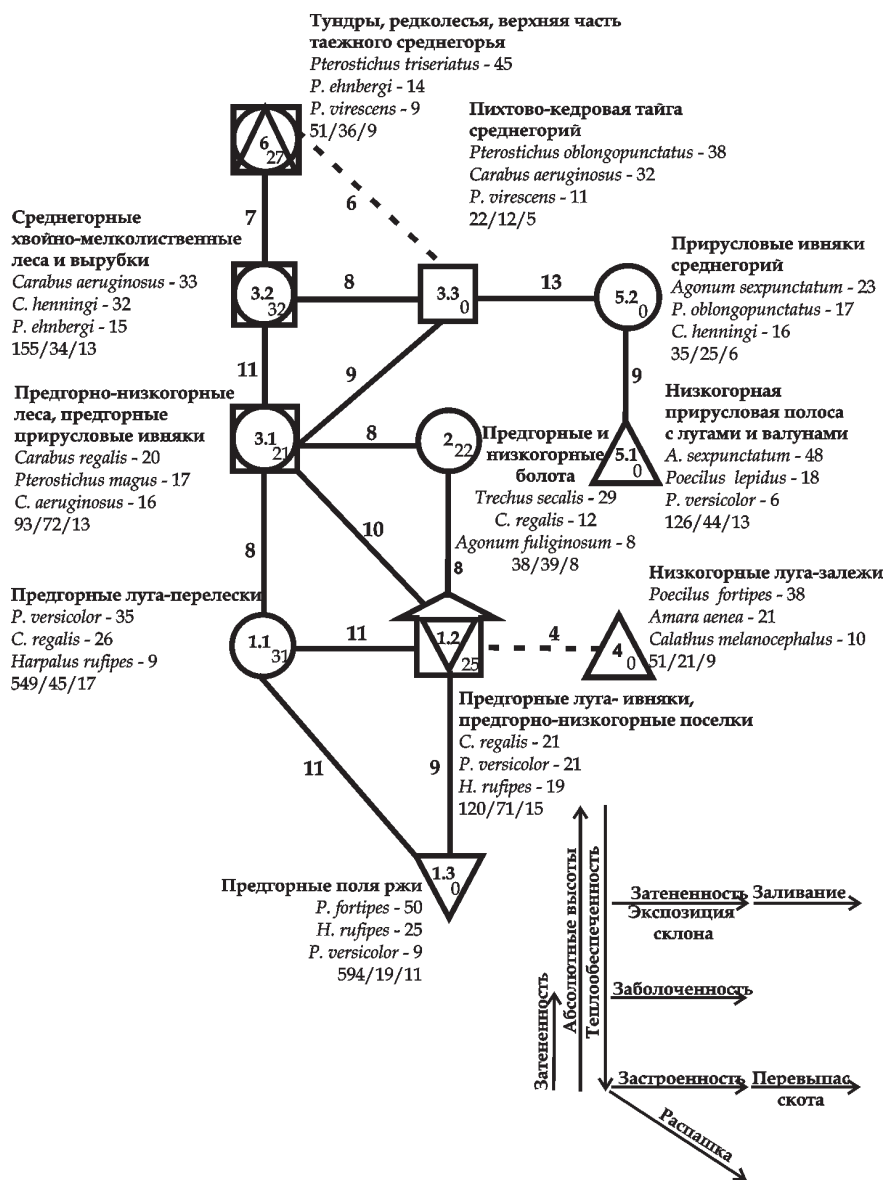


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения жуужелиц Северо-Восточного Алтая (на уровне подтипов).

Условные обозначения как на рис. 2.

Основными структурообразующими факторами являются теплообеспеченность, поясность и состав лесообразующих пород. Другие факторы, такие как антропогенное воздействие, заболоченность, заливание формирующие разного рода отклонения влияют в меньшей степени.

Набор выявленных факторов можно считать достаточно полным, так как информативность структурно-классификационных режимов составила порядка 67%, что соответствует коэффициенту корреляции – 0,82.

Благодарности

Математическая обработка данных выполнена с использованием программного обеспечения банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Автор признателен Р.Ю. Дудко за неоценимую помощь в определении жуужелиц, И.Н. Богомолловой, Л.В. Писаревской за помощь в обработке материалов, И.И. Любечанскому за помощь в проведении сборов, а также Ю.С. Равкину за участие в планировании работ и интерпретации результатов анализа.

ЛИТЕРАТУРА

- Граждан, К.В., К.В. Торопов, У.Ю. Веряскина, 1999. *Животный мир Алтае-Саянской горной страны*. Горно-Алтайск. С.43-50.
- Дроздова, Ю.В., 1967. *Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае*, Новосибирск. Наука. Сиб. отд-ние. С. 21-30.
- Дудко, Р.Ю., Д.Е. Ломакин, 1996. Вертикально-поясное распределение жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северо-Восточного Алтая. *Сиб. экол. ж.* 2: 187-194.
- Иванов, С.Б., Р.Ю. Дудко, 2006. Пространственно-временная организация населения жуужелиц среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая. *Сиб. экол. ж.* В печати.
- Куперштох, В.Л., В.А. Трофимов, 1974. *Алгоритм статистической обработки информации*. Новосибирск. С.88-89.
- Лукьянова, И.В., 1980. *Проблемы зоогеографии и истории фауны*. Новосибирск. Наука. Сиб. отд-ние. С.255-273.
- Малков, П.Ю., 2002. *Пространственно-временная организация населения дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Северо-Восточного Алтая*, Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск. Институт систематики и экологии животных СО РАН. 24 с.
- Мордкович, В.Г., 1964. Население герпетобионтных жуков (Coleoptera, Carabidae, Silphidae, Tenebrionidae) в микроландшафтах севера Барабинской лесостепи и его изменения под влиянием хозяйственной деятельности человека. *Зоологический журнал* 43: 680-694.
- Наумов, Р.Л., 1964. *Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края*. Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. М. Московский обл. пед. ин-т. 18 с.

- Равкин, Ю.С., 1973.** *Птицы Северо-Восточного Алтая*. Новосибирск. Наука. Сиб. отд-ние. 374 с.
- Равкин, Ю.С., 1978.** *Птицы лесной зоны Приобья*. Новосибирск. Наука. Сиб. отд-ние. 288 с.
- Равкин, Ю.С., 1984.** *Пространственная организация населения птиц лесной зоны*. Новосибирск. Наука. Сиб. отд-ние. 264 с.
- Равкин, Ю.С., С.М. Цыбулин, С.Г. Ливанов, и др., 2003.** Особенности биоразнообразия Российского Алтая на примере модельных групп животных. *Успехи современной биологии*. 123: 409-420.
- Самойлова, Г.С., 1967.** *Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае*. Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние. С. 5-18.
- Сапегина, В.А., 1967.** *Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае*, Новосибирск. Наука. Сиб. отд-ние. С. 38-46.
- Терентьев, П.В., 1959.** Метод корреляционных плеяд. *Вестник Ленингр. ун-та. Сер. биол.* 9: 137-141.
- Трофимов, В.А., Ю.С. Равкин, 1980.** Количественные методы в экологии животных. Л: Изд-во Зоол. ун-та АН СССР. С. 113-115.
- Хмельков, Н.Т., А.Н. Ковригин, 1985.** *Наземные и водные экосистемы*, Горький. С. 50-60.
- Чеснокова, С.В., Л.В. Омельченко, 2004.** Пространственно-типологическая организация населения муравьев Северо-Восточного Алтая. *Сиб. экол. ж.* 4: 481-492.
- Darlington, P.J., 1943.** Carabidae of mountains and islands: data on the evolution of isolated faunas, and on atrophy of wings. *Ecological monographs* 13: 37-61.