

3. По мере сукцессионного развития фитоценозов, происходит восстановление половой и возрастной структуры сообществ мелких млекопитающих, обитающих в этих ценозах.

4. Градиент «поле — молодая залежь — старая залежь — целина» представляет собой ряд естественной восстановительной сукцессии, характеризующий, в том числе, восстановление исходного типа сообщества мелких млекопитающих на нарушенных сельскохозяйственным производством землях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Обзор «Экологическое состояние, использование природных ресурсов, охрана окружающей среды Тюменской области». Тюмень: ТОКООСипР, 1999. 177 с.
2. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 704 с.
3. Гашев С. Н. Устойчивость экологических систем // Сб. тр. конф. «Региональные проблемы прикладной экологии». Белгород, 1998. С. 132-134.
4. Гашев С. Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Тюмень: Изд-во ТГУ, 2000. 220 с.
5. Гашев С. Н. Показатель «плохой» агрегированности в оценке качества среды обитания животных // Териологические исследования. СПб.: ЗИН РАН, 2002. С. 131.
6. Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М.: Физматизд., 1963. 469 с.
7. Бойко Н. С., Истомина А. В. Популяционно-демографические процессы во флуктуирующей популяции красно-серой полевки на побережье Белого моря // Тез. докл. конф. «Экология популяций». М., 1988. С. 61-64.
8. Касаткин М. В. Временные поселения общественной полевки в Дагестане // Зоол. журнал. 1997. Т. 76, № 7. С. 878-880.
9. Кучерук В. В. Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. Биол. 1976. Т. 81. № 2. С. 5-19.

Оксана Николаевна ЖИГИЛЕВА —
старший преподаватель
кафедры экологии и генетики
биологического факультета,
кандидат биологических наук;
Рольф Максимович ЦОЙ —
заведующий кафедрой экологии
и генетики биологического факультета,
доктор биологических наук, профессор;
Ирина Владимировна ПАК —
доцент кафедры экологии и генетики
биологического факультета,
кандидат биологических наук

УДК 575:576.895

СОПРЯЖЕННАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИГОВЫХ РЫБ И ИХ ПАРАЗИТОВ

АННОТАЦИЯ. Изучали уровень генетической изменчивости двух видов сиговых рыб и их паразитов. Показано сходство полиморфных белковых систем сиговых и

специфичных к ним паразитов. Генетическое сходство рыб с более специфичными паразитами больше, чем с менее специфичными.

The level of genetic variability of two coregonus fish species and their parasites was studied. The likeness of polymorph proteins systems of coregonus fish species and their specific parasites was observed. The genetic likeness of fish species with more specific parasites is higher.

Сиговые рыбы, являясь ценными объектами промысла и рыбоводства, имеют специфичных паразитов, способных вызывать антропозоонозные инвазии (дифиллоботриоз) и болезни самих рыб. При проведении гидромелиоративных и рыбоводных работ и прочих антропогенных вмешательствах в природные сообщества происходит нарушение равновесия в паразитарных системах, создаются условия для обмена паразитами, складывается непредсказуемая паразитологическая ситуация. Известно, что важным условием поддержания равновесия в биосистемах надорганизменного уровня является генетическое разнообразие составляющих компонентов. Генетические исследования паразитарных систем позволяют выявить особенности коадаптации паразитов и хозяев на популяционном уровне. Исследования генетической изменчивости в паразитарных системах рыб носят фрагментарный характер и не раскрывают всех сторон взаимоотношений паразитов и хозяев, соотношение уровней их изменчивости, состояние генетической структуры популяций в конкретных условиях. Паразитарные системы рыб являются также удобным объектом для изучения общебиологических закономерностей изменчивости в экологически сопряженных популяциях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования служили два вида сиговых рыб: *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) и *C. lavaretus pidschian* (Gmelin). Чир (71 экз.) и пыжьян (64 экз.) были отловлены в р. Пур вблизи пос. Тарко-Сале в октябре-ноябре 1997 г. и транспортировались в замороженном состоянии. Паразитологическому исследованию подвергали полость тела и внутренние органы, а также жабры, по общепринятой методике [1]. Видовую диагностику осуществляли по Определителю паразитов пресноводных рыб фауны СССР Т.3, Ч.2 [2]. Для электрофоретического исследования использовали следующие виды паразитов пыжьяна: цестод *Proteocephalus exiguus* (20 проб от двух гиперинвазированных рыб), *Diphyllobothrium ditremum* (18 от восемнадцати рыб), *D. dendriticum* (7 от семи рыб), нематод *Philonema sibirica* (40 от 14 рыб), скребней *Neoechinorhynchus crassus* (21 от шести особей чира и 30 от семнадцати пыжьянов), ракообразных *Salmincola coregonorum* (12 от двенадцати рыб). Для приготовления экстрактов белков паразитов извлекали из органов пораженных животных, освобождали из капсул, промывали в изотоническом растворе NaCl, затем растирали стеклянной палочкой в фосфатном буфере (pH=7.2). Гомогенат отстаивали, надосадочную жидкость смешивали с 40% раствором сахарозы.

Для исследования белкового полиморфизма применяли стандартный метод электрофореза в 7,5%-м ПААГ, с использованием трис-ЭДТА-боратной буферной системы (pH=8,0) и гелевой трис-ЭДТА-боратной системы (pH=8,6) [3]. Электрофорез проводили в камерах конструкции Трувеллера — Нефедова [4] при 8-12°C, напряжении 200-300 В, силе тока около 100 мА. Гистохимическое окрашивание на малатдегидрогеназу НАДФ-зависимую (1.1.1.40), аспаратаминотрансферазу (2.6.1.1.), лактатдегидрогеназу (1.1.1.27), супероксиддисмутазу (1.15.1.1.), неспецифические эстеразы (3.1.1.1, 3.1.1.2), миогены и неферментные белки проводили по Корочкину с соавт. [5]. Расшифровку и идентификацию фореграмм осуществляли по общим схе-

мам [5,6] и по специальным работам [7]. Дендрограмму строили на основании критерия «средней связи», парно-групповым методом [8] по частотам генов полиморфных белковых систем путем определения стандартного генетического расстояния по Нею [9]. Рассчитаны показатели полиморфности — P (доля полиморфных локусов) и гетерозиготности — H (средняя частота гетерозигот на локус) для выборок паразитов и хозяев [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительная паразитологическая характеристика чира и пыжьяна из реки Пур

У чира и пыжьяна обнаружено 14 видов паразитов, из них 1 вид простейших, 4 — цестод, 1 — трематод, 3 — нематод, 2 — скребней, 1 — пиявок и 2 вида ракообразных (табл. 1). Индекс общности видового состава паразитов у исследованных групп рыб составил всего 21,43%. Паразитофауна чира и пыжьяна отличается не только в качественном, но и в количественном отношении. Индекс инвазированности пыжьяна составляет 9,17, что в 5,15 раз больше аналогичного показателя чира (1,78). Паразитофауна пыжьяна более разнообразна, чем у чира. Индекс разнообразия паразитоценозов у пыжьяна составляет 1,07, а у чира этот показатель равен 0,74. Различия паразитофауны близких видов рыб, обитающих в одном водоеме, объясняются различиями их биологии питания. Чир — бентофаг, пыжьян питается как планктоном, так и бентосом. Более широкий спектр кормовых объектов — промежуточных хозяев гельминтов определяет и большее разнообразие паразитофауны пыжьяна. Более низкая зараженность чира может быть связана с тем, что чир перед нерестом перестает нагуливаться. Голодание хозяина сопровождается уменьшением поступления новых инвазионных стадий гельминтов и частичным освобождением от уже имеющихся паразитов.

Таблица 1

Показатели зараженности сиговых рыб из реки Пур

Вид паразита	Чир		Пыжьян	
	ЭИ, %	ИО	ЭИ, %	ИО
<i>Dermocystidium</i> sp. (число колоний)	16,13	0,81	0	0
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	0	0	5,63	5,20
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	0	0	14,06	0,31
<i>Proteocephalus exiguus</i>	0	0	18,75	6,11
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	3,23	0,10	0	0
<i>Allocreadium isoporum</i>	1,61	0,65	0	0
<i>Cystidicola farionis</i>	4,84	0,05	4,69	0,16
<i>Philonema sibirica</i>	0	0	31,25	0,94
<i>Eustrongilides</i> sp.	30,65	2,18	9,38	0,73
<i>Neoechinorhynchus crassus</i>	35,48	3,10	57,81	6,73
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	1,61	0,02	0	0
<i>Piscicola geometra</i>	0	0	1,56	0,02
<i>Salmincola extumescens</i>	4,84	0,05	0	0
<i>Salmincola coregonorum</i>	0	0	29,69	1,03
всего	67,74		90,63	

Обозначения: ЭИ — экстенсивность инвазии, ИО — индекс обилия

Генетическая структура выборок из популяций сиговых рыб и паразитирующих у них скребней Neoechinorhynchus crassus

У чира и пыжьяна исследовано шесть ферментных систем и миогены. Из 21 изученного локуса 18 оказались мономорфными и идентичными. По неспецифическим эстеразам у чира и пыжьяна выявлен полиморфизм и достоверные различия частот аллелей (табл. 2). Эстеразы — ферменты, использующие экзогенные субстраты, поэтому зависят от внешних условий. Очевидно, различия частот аллелей по эстеразным локусам обусловлены различиями во взаимодействии разных генотипов со сходными условия-

ми среды, что отмечалось исследователями на других объектах [5]. Индекс генетического сходства между чиром и пыжьяном, рассчитанный на основании частот генов по 21 локусу, составил 89%, что согласуется с данными других авторов, использующих сходный набор локусов [7]. Чир и пыжьян из р. Пур имеют средний уровень изменчивости по сравнению с сиговыми рыбами из других водоемов Сибири [11].

У скребней *N. crassus*, выделенных из кишечника чира и пыжьяна, обнаружен полиморфизм по локусам эстераз, структурному белку-1 и СОД. Частоты генов по белковым локусам у *N. crassus* из чира и из пыжьяна достоверно различаются, а индекс сходства по Нею, рассчитанный на основании частот генов по пяти локусам, составляет всего 59%, что соответствует межвидовым различиям. Следовательно, обитание в разных, даже филогенетически и экологически близких видах хозяев, в значительной степени сказывается на внутривидовой генетической структуре паразита. Ранее Е. С. Скрябиной [12] при изучении морфологической изменчивости скребней *N. crassus* от разных видов рыб одного водоема показано, что гостальность не отражается на морфометрических показателях отдельных видовых признаков. Различие в показателях морфологической и биохимической изменчивости свидетельствует об отсутствии ассоциации генов, определяющих биохимические и морфологические признаки. Скребни из чира и из пыжьяна достоверно различаются по уровню гетерозиготности. Кроме того, у скребней из чира наблюдаемая гетерозиготность меньше ожидаемой, а у скребней из пыжьяна — превышает ее. Эти различия могут свидетельствовать о разном давлении отбора на гетеро- и гомозигот в различных гостальных группировках скребней. Обитание в разных хозяевах с неизбежностью должно приводить к увеличению изменчивости паразита. У исследованных групп скребней полиморфность и гетерозиготность оказались довольно высоки и составили 0.900 и 0.359 соответственно. Широкая внутривидовая генетическая изменчивость *N. crassus* обеспечивает им успешную реализацию жизненного цикла в различных условиях существования.

Генетическая изменчивость паразитов пыжьяна

Для плероцеркоидов цестод *Diphyllbothrium ditremum* и *D. dendriticum* пыжьян служит вторым промежуточным хозяином. Первым промежуточным хозяином этих паразитов являются планктонные ракообразные, а окончательными — рыбаобразные птицы — гагары и чайки. У личинок дифиллоботриумов изучены неспецифические эстеразы, ЛДГ, МДГ НАДФ-зависимая, СОД, ААТ и структурные белки, кодируемые девятью локусами (табл. 2). У цестод рода *Diphyllbothrium* полиморфизм по локусу Est-1 обусловлен наличием 0-аллеля. Локусы Est -2 и Est -3 у *D. ditremum* и *D. dendriticum* различаются по подвижности быстрого аллеля. По локусу ЛДГ у разных видов дифиллоботриид преобладают альтернативные аллели. По генотипическим частотам во многих локусах у *D. dendriticum* и *D. ditremum* обнаружено отклонение от равновесия ($P < 0.001$) в сторону недостатка гетерозигот. Это может быть связано с высокой вероятностью самооплодотворения, так как эти паразиты — гермафродиты. Дефицит гетерозигот сильнее выражен у *D. dendriticum*, чем *D. ditremum* (табл. 3).

Для цестод *P. exiguus* пыжьян служит вторым промежуточным и окончательным хозяином. Он заражается протеоцефалюсами при поедании планктонных ракообразных. У цестод этого вида удалось гистохимически выявить неспецифические эстеразы. Они кодируются тремя локусами, из которых полиморфным по 95%-му критерию оказался Est-1 (табл. 2). Распределение частот генотипов по белковым локусам у *P. exiguus* равновесно. У цестод в целом показатели генетической изменчивости оказались довольно высокими. Ранее показано, что для цестод характерна широкая морфологическая изменчивость, имеющая «значительные и принципиальные черты своеобразия» [13]. Высокая генетическая изменчивость составляет основу морфологической изменчивости и экологической пластичности цестод и, по-видимому, является их характерной чертой.

Генетическая изменчивость сиговых рыб и их паразитов (река Пур, 1997)

Локус	Аллель	Чир	Пыжьян	N.crassus из чира	N.crassus из пыжьяна	D.ditremum	D.dendriticum	P.exiguus	S.coregonorum	Ph.sibirica
Est -1	100	0.786±0.035*	0.893±0.028*			0.420±0.070	0.500±0.134			
	96	0.214±0.035	0.107±0.028	0.781±0.044	0.820±0.038	0.580±0.070	0.500±0.134	0.450±0.079	1.000	1.000
	90			0.219±0.044	0.180±0.038			0.550±0.079		
	75									
	67									
	63									
	0									
Est -2	125	0.543±0.042*	0.258±0.039*							
	122			0.900±0.045*	0.393±0.049*	0.618±0.083	0.667±0.136	0.950±0.034	1.000	1.000
	114	0.457±0.042	0.742±0.039	0.100±0.045	0.607±0.049	0.382±0.083	0.333±0.136	0.050±0.034		
	100									
	97									
	83									
	61									
Est -3	116						0.857±0.094			
	100	0.529±0.042	0.500±0.044	0.650±0.050	0.107±0.058	1.000	0.143±0.094	1.000	1.000	
	92	0.229±0.036*	0.500±0.044*	0.350±0.050*	0.893±0.058*					
	72	0.243±0.036								
	52									
	48									
	0									
Mdh 1	100					0.611±0.115	0.667±0.136			
	92	1.000	1.000			0.167±0.088	0.083±0.080			
						0.222±0.098	0.250±0.125			
	72									

Продолжение табл. 2

	60								
Mdh 2	100	1.000	1.000						
Mdh 3	100	1.000	1.000						
Ldh A1	100	1.000	1.000						
	96					0.833±0.062	0.400±0.150	1.000	1.000
	76					0.167±0.062	0.600±0.150		
Ldh A2	125								1.000
	100	1.000	1.000						
Ldh B1	100	1.000	1.000						
Ldh B2	100	1.000	1.000						
Aat-1	148							0.083±0.080	
	117	1.000	1.000			0.500±0.134	0.250±0.153	0.917±0.080	
	100					0.500±0.134	0.750±0.153		
	87								
Aat-2	167							1.000	
	100	1.000	1.000			1.000	1.000		
	44								
Sod-1	150					0.357±0.091			
	100	1.000	1.000	1.000		0.643±0.091	1.000	1.000	
	95								
	90								
Sod-1	100	1.000	1.000						
Idh-1	100	1.000	1.000						
Idh-1	100	1.000	1.000						
My-1	100	1.000	1.000						
	93					1.000	1.000		

Обозначения: в скобках — ожидаемая гетерозиготность, * достоверные различия (P<0.05).

Таблица 3

Частоты генотипов по белковым локусам у цестод рода *Diphyllbothrium* — паразитов пыжьяна (река Пур, 1997)

локус	генотип	Частоты генотипов			
		<i>D.ditremum</i>	χ^2	<i>D.dendriticum</i>	χ^2
Est-1	AA	0.240(0.176)	6.86*	0.143(0.250)	18.34*
	Aa	0.360(0.487)		0.714(0.500)	
	aa	0.400(0.336)		0.100(0.250)	
Est-2	FF	0.588(0.382)	76.6*	0.667(0.445)	99.9*
	FS	0.059(0.472)		0.000(0.444)	
	SS	0.353(0.146)		0.333(0.111)	
Est-3	FF	1.000	0		
	MM			0.714(0.734)	2.74
	MS			0.286(0.245)	
	SS			0.000(0.020)	
Mdh	AA	0.222(0.373)	34.	0.500(0.445)	34.0*
	AB1	0.333(0.204)	21*	0.167(0.111)	
	AB2	0.444(0.271)		0.167(0.334)	
	B1B1	0.000(0.028)		0.000(0.007)	
	B1B2	0.000(0.012)		0.000(0.042)	
	B2B2	0.000(0.049)		0.167(0.063)	
	Ldh	AA	0.833(0.694)	99.6*	0.400(0.160)
	AB	0.000(0.278)		0.000(0.480)	
	BB	0.167(0.028)		0.600(0.360)	
Aat-1	AA	0.286(0.250)	2.05	0.250(0.063)	99.2*
	AB	0.429(0.500)		0.000(0.375)	
	BB	0.286(0.250)		0.750(0.563)	

Обозначения: в скобках — расчетные частоты генотипов, * — достоверное отклонение от равновесия Харди-Вайнберга ($P < 0.001$)

Ракообразные *Salmincola coregonorum* паразитируют на жабрах сигов. Раздельнополы, самцы карликовые, заражение хозяев происходит путем свободноплавающей планктонной личинки. У *S. coregonorum* из 9 исследованных белковых локусов полиморфизм обнаружен по Aat-1 (табл. 2). Для этого вида характерны низкие для беспозвоночных показатели генетической изменчивости, что может быть связано с его узкой специализацией. Он паразитирует только на жабрах сигов и является единственным видом подрода *Salmincola*, встречающимся у сиговых рыб [2]. У 40 особей нематод *Philonema sibirica* из полости пыжьяна по четырем исследованным локусам, кодирующим неспецифические эстеразы и ЛДГ, полиморфизм не обнаружен, что может быть связано с их специализацией, выражающейся в узкой гостальной специфичности и узких требованиях к условиям внешней среды [14].

Сходство белковых систем пыжьяна и его паразитов

У пыжьяна и его паразитов обнаружено сходство по абсолютной электрофоретической подвижности фракций ряда белковых систем (рис. 1). Сходство белковых спектров паразитов и хозяев может быть конвергентным, выработанным в процессе их длительной коэволюции. В условиях внутренней среды организма хозяина у паразитов отбираются варианты ферментов, близкие к ферментам хозяина по своим характеристикам. В качестве другого фактора отбора может выступать иммунитет хозяина, обеспечивающий худшую приживаемость паразитов с белками, резко отличными от белков хозяина.

На рис. 2 представлена дендрограмма сходства пыжьяна и его паразитов. Наименьшее генетическое расстояние разделяет виды одного рода — *Diphyllbothrium*

ditremum и *D. dendriticum*. Их сходство с другим представителем класса цестод составляет 32,9%. Генетическое сходство нематод *Philonema sibirica* и ракообразных *Salmincola coregonorum*, по всей видимости, конвергентное, обусловленное сходством их экологии: наличием свободноплавающей планктонной личинки, узкой специфичностью к одному и тому же хозяину — сига. Генетическое сходство пыжьяна со специфическими паразитами — *Philonema sibirica* и *Salmincola coregonorum* больше, чем с цестодами, которые более характерны для планктоядных сиговых рыб. Наибольшее генетическое расстояние отделяет от других паразитов скребней. Это может быть связано с тем, что эти группы паразитов приспособились к разным группам промежуточных хозяев. В то время как для нематод и цестод промежуточными хозяевами служат планктонные ракообразные, жизненный цикл неоэхиноринхусов реализуется с участием бентосных ракушковых раков.

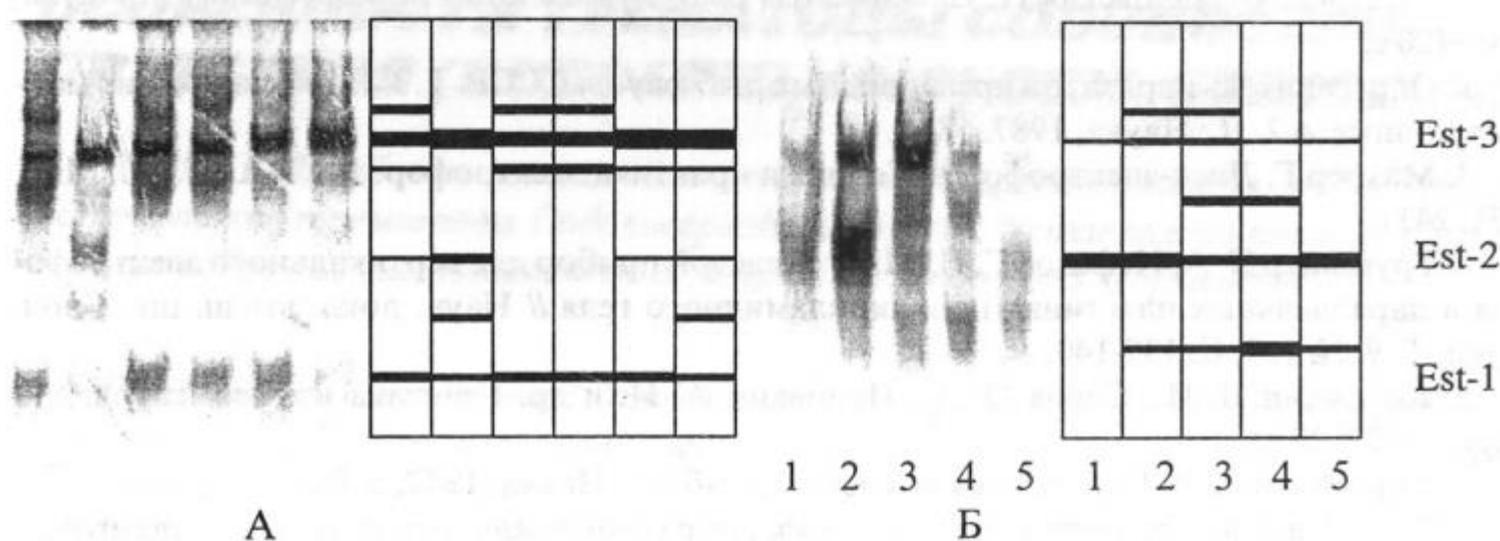


Рис. 1. Электрофореграммы неспецифических эстераз пыжьяна (А) и плероцеркоидов лентецов *Diphyllbothrium dendriticum* (Б)

У цестод генотипы по локусу Est-1: 1 — 0/0; 2, 3, 5 — 100/0; 4 — 100/100; по локусу Est-2: 1,2,5 — 122/122; 3, 4 -122/100; Est-3: 1, 4, 5 — 116/116; 2, 3 — 116/92.

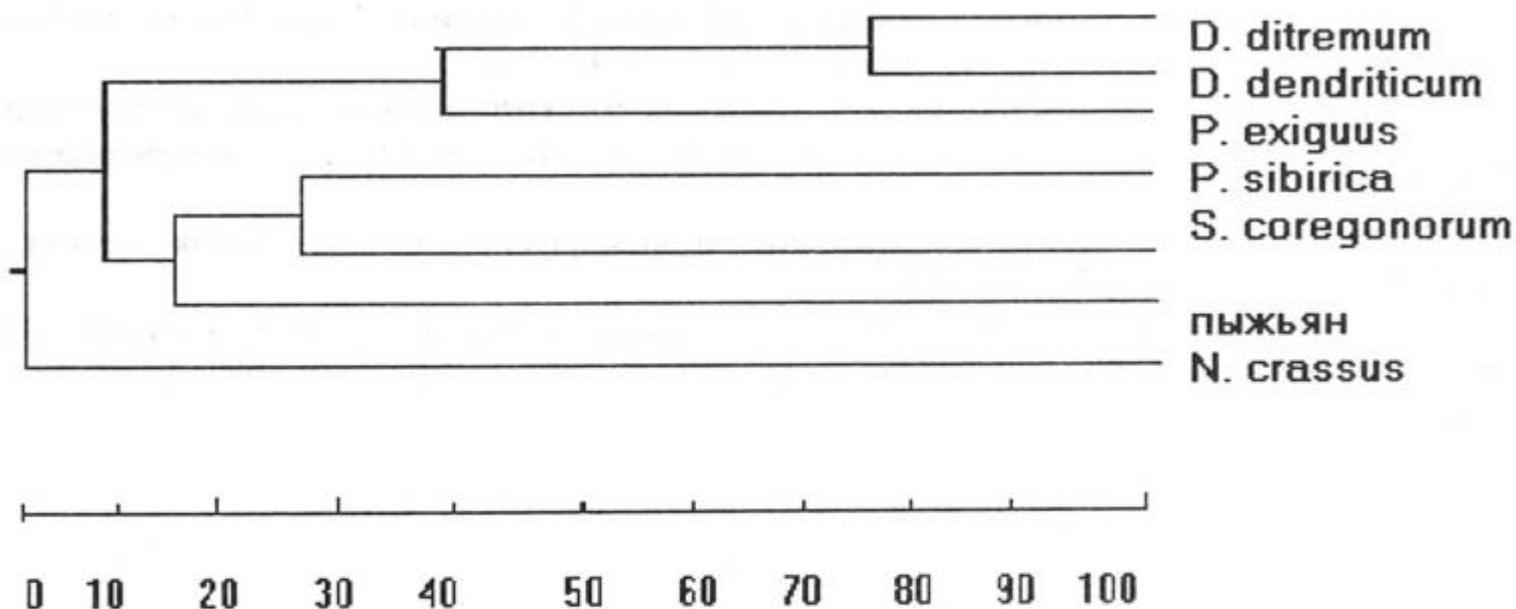


Рис. 2. Дендрограмма генетического сходства пыжьяна и его паразитов.

ВЫВОДЫ

Два вида сиговых рыб, обитающих в одном водоеме, имеют различную в качественном и количественном отношении паразитофауну, что определяется особенностями их биологии питания; паразитофауна пыжьяна более многочисленна и разнообразна, чем у чира.

Чир и пыжьян из реки Пур имеют сходные показатели полиморфности и гетерозиготности, сопоставимые со средним для сиговых рыб уровнем изменчивости. Высокоспецифичные паразиты сига имеют пониженную генетическую изменчивость, менее специфичные широко распространенные паразиты — высоко изменчивы.

Скребни *Neoechinorhynchus crassus*, паразитирующие у разных видов сиговых рыб из одного и того же водоема, образуют генетически различающиеся популяционные подразделения.

Сиговые рыбы и их специфичные паразиты обладают сходством белковых систем, что является следствием их коэволюции. Генетическое сходство рыб с более специфичными паразитами больше, чем с менее специфичными.

ЛИТЕРАТУРА

1. Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 120 с.
2. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3. Паразитические многоклеточные. 4.2. Л.: Наука, 1987. 583 с.
3. Маурер Г. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в ПААГ. М.: Мир, 1971. 243 с.
4. Трувеллер К. А., Нефедов Г. Н. Многоцелевой прибор для вертикального электрофореза в параллельных пластинах полиакриламидного геля // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. Т. 9. № 129. С. 137-140.
5. Корочкин Л. И., Серов О. А., Пудовкин А. И. и др. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 278 с.
6. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
7. Локшина А. Б. Сравнительный электрофоретический анализ некоторых белков сиговых рыб // Проблемы генетики и селекции рыб: Сб. н. тр. ГосНИИОРХ. М., 1980. Т. 153. С. 46-56.
8. Бейли Н. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 1970. 326 с.
9. Пудовкин А. И. Использование аллозимных данных для оценки генетического сходства // Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л.: Инст-т цитол. АН СССР, 1977. С. 10-17.
10. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. Т. 3. М.: Мир, 1988. 331 с.
11. Пак И. В., Цой Р.М., Сергиенко Л. Л., Жигилева О.Н. Генетическая изменчивость сиговых рыб // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Труды Института проблем освоения Севера СО РАН. Вып. 1. Тюмень, 2000. С. 56-60.
12. Скрыбина Е. С. Морфологическая изменчивость скребней рода *Neoechinorhynchus*, паразитирующих у рыб Ледовитоморской провинции в пределах СССР // Паразитология. 1978. Т. 12, № 6. С. 512-522.
13. Аникиева Л. В. Принципы популяционной морфологии в систематике цестод // Проблемы цестодологии. СПб., 1998. С. 33-40.
14. Коренченко Е. А. Первые сведения о биологии *Philonema sibirica* (Nematoda: Philometridae) — полостного паразита сиговых рыб // Паразитология. 1993. Т. 27, № 5. С. 385-390.