

УДК: 591.471.4: 591.3: 599.323.4

В. Н. Песков, И. Г. Емельянов, С. В. Тесленко

### ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЧЕРЕПА СЕРЫХ ПОЛЕВОК ПОЗДНЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ (НА ПРИМЕРЕ *MICROTUS ARVALIS* И *M. SOCIALIS*)

Особливості росту та розвитку черепа сірих гориць у пізньому онтогенезі (на *Microtus arvalis* та *M. socialis*). Песков В. М., Емельянов І. Г., Тесленко С. В. — Встановлено більшість краніальних ознак на різних стадіях постнатального розвитку розріз як за ступенем зрілості або дефінітивності (S):  $S_i = 100 (X_i/X_{\max})$ , так і за відносного приросту (G):  $G_i = 100 (X_i + 1 - X_i) / X_{\max}$ . Між S і G існує пропорційна залежність. Виявлено два типи постнатального росту краніальних. Ця ряду ознак відмічено явище "надолгуючого росту". Організація процесів розвитку черепа в обох видів значною мірою залежить від віку, деяко меншою — тварин, будучи на аналогічних стадіях постнатального розвитку практично одні. Встановлено міжвидові відмінності в характері вікових змін організації росту че Ключові слова: сірі гориці, череп, краніальні ознаки, ріст, розвиток, оптимальний ступінь зрілості, темп росту.

**Features of the Meadow Vole Skull Growth and Development During Late Ontogenesis (Experiments with *Microtus arvalis* and *M. socialis*).** Peskov V. N., Yemelyanov I. G., Teslenko S. V. Cranial characteristics during different stages of postnatal development are established by maturity or definitivity degree (S):  $S_i = 100 (X_i/X_{\max})$  as well as by relative growth (G):  $G_i = 100 (X_i + 1 - X_i) / X_{\max}$ . S and G indices are connected with inverse proportion. Two types of the postnatal cranial characters growth are established. A phenomenon "up-grade development" is found for certain characters. Organization of growth and development processes in two species are found to depend mostly on age and, in certain degree, while at analogous postnatal development stages to be almost identical. Interspecific differences in the skull growth organization are found.

Ключові слова: meadow voles, skull, cranial characters, growth, development, organization, maturity stage, growth rate tempo.

Различные аспекты постнатального развития черепа Arvicolidae освещены в многочисленных публикациях отечественных и зарубежных авторов (Виноградов, 1922; Маза, Cabon-Raczyńska, 1964; Gebczynska, 1964; Башенина, 1977; Нетап, 1979; Шварц, 1980; ва, 1987; Ando et al., 1989; и мн. др.). Анализ результатов, изложенных в этих работах, позволяет сформулировать ряд следующих основных положений.

В постнатальном развитии полевок различные части черепа растут и развиваются равномерно, но в высшей степени организованно. Одним из проявлений организаций черепа является наличие так называемых градиентов созревания. Поясним это на нашем примере. Известно, что в постнатальном развитии серых полевок ширина чешуйки межглазничного сужения (1) всегда ближе к дефинитивному состоянию, максимальная высота (2), которая, в свою очередь, имеет большую степень зрелости (дефинитивности) по сравнению с длиной носовых костей (3). Отсюда по степени зрелости званные краниальные признаки можно ранжировать (упорядочить) следующим образом: 2-3, в то время как по скорости постнатального роста порядок будет иным, а именно: Характер ранжированности (упорядоченности) различных элементов черепа по таковой и общей для них функции, как функция роста и развития, рассматривается как качество интегрального критерия организации роста и развития черепа.

Подобного рода примеров можно привести достаточно много, однако здесь важнее отметить то обстоятельство, что, как свидетельствуют данные литературы, такого рода соотношения стабильны не только в онтогенезе, но и в филогенезе серых полевок. Последнее, видимому, есть нечто иное, как проявление известного явления канализированности процессов развития биосистем, составляющего основу их онтогенетической стабильности (Уоддингтон, 1944; Waddington, 1957).

В этой связи можно вполне определенно говорить о том, что неравномерный (анатомический) рост и организация ростовых процессов — две важнейшие интегральные характеристики развития любой сложной организованной биосистемы. Череп несомненно относится к такому рода системам, поэтому совершенно очевидна необходимость переключения

\* Упорядоченность как рядоположенность вещей в пространстве является характеристикой структуры, в то время как упорядоченность вещей по некоторой общей для них функции — это уже критерий организации (Аверьянов, 1985). В нашем случае в качестве общей для всех краниальных структур функции выступает функция развития.

ния исследователей с изучения возрастной динамики отдельных краиальных признаков на изучение организации роста и развития черепа как целостной развивающейся системы. Это позволит глубже понять закономерности конкретных морфогенезов, а при их сравнительном изучении — механизмы возникновения многообразия биологических форм.

**Материал и методы.** В основу настоящего исследования положены материалы, собранные в экспедициях Отдела популяционной экологии и биогеографии Института зоологии НАН Украины (1983–1990). Всего исследовано 253 черепа *Microtus arvalis* и 736 черепов *M. socialis*.

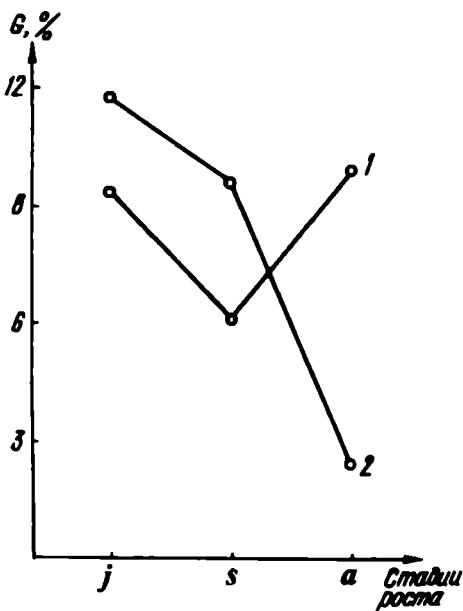
Возраст полевок определяли по степени скульптурированности черепа (Башенина, 1953; Емельянов, Золотухина, 1975) с учетом степени истертости коренных зубов, длины и массы тела зверьков. Черепа измерялись штангенциркулем по предложенной ранее схеме (Песков, 1990): кондилобазальная длина черепа — CbL; межглазничная ширина — IG; максимальная высота черепа — HCr(BW); максимальная ширина черепа — BCr(BW); затылочная ширина (по внешним краям мышцков) — BOc; длина (LBul) и ширина (BBul) слухового барабана; полная длина верхнего зубного ряда — IM<sup>3</sup>; альвеолярная длина верхних коренных зубов — M<sup>1,3</sup>; длина верхней диастемы — Dia; расстояние от M<sup>1</sup> до затылочного мышцелка — M<sup>1</sup>-Oc.

По степени скульптурированности черепа было выделено 11 возрастных классов, начиная с 1-го — самые молодые полевки (0%) и до 11-го — самые старые — senex (100%), которые затем объединили в три основные возрастные категории: juvenilis (0%–30%), subadultus (40%–50%), adultus (60%–100%) (Емельянов, Золотухина, 1975). Степень развития (Si) каждого признака определяли по формуле: Si = 100 (Xi / Xmax); темпы относительного прироста (Gi): Gi = 100 (Xi+1 — Xi) / Xmax, где: Xi и Xi + 1 — величина признака X в i-том и в последующем (i + 1) периодах роста, Xmax — максимальная величина признака X в онтогенезе.

Характер упорядоченности (ранжированности) краиальных признаков по степени их зрелости (S) и темпам постнатального роста (G) рассматривали в качестве интегрального критерия их организации в структуре развивающегося черепа. При сравнительном изучении характера организации использовался коэффициент линейной корреляции Бравэ–Пирсона г (Лакин, 1980). Все расчеты выполнены на ПЭВМ типа IBM PC/AT с использованием статистического пакета CSS (Stat Soft Inc., США) и программ, составленных Б. О. Михалевичем.

**Результаты и их обсуждение. Возрастные изменения.** Согласно данным таблиц 1 и 2, неравномерный рост большинства краиальных признаков — характерная черта всех трех периодов постнатального развития животных

обоих видов. По характеру постнатального роста все исследованные признаки черепа можно разделить на две группы, соответствующие двум типам роста (рисунок). К первому (I) типу относятся те признаки черепа, скорость роста которых с возрастом снижается; ко второму (II) — признаки, для которых характерно снижение темпов роста в возрастной группе "subadultus" и новый подъем у взрослых животных (adultus). Так, у самок общественной полевки по первому типу растет 27,3%, по второму — 92,7% признаков, в то время как у самцов этого вида ростовые процессы осуществляются по первому типу (табл. 1). Снижение темпов роста у полувзрослых *M. socialis*, наиболее отчетливо выраженное у самок, приобретает особое значение в период полового созревания и вступления в размножение, когда физиологическая перестройка организма осуществляется в минимально короткие сроки за счет перераспределения энергетических ресурсов между органами и системами органов (Емельянов, 1976).



Два типа роста краиальных признаков в постнатальном развитии серых полевок (на примере роста кондилобазальной длины черепа (1) и слуховых барабанов (2) у самок *M. arvalis*).

Two growth patterns in cranial characters during postnatal development (exemplified with condylbasal skull length (1) and tympanal size (2) in female *M. arvalis*).

**Т а б л и ц а 1. Степень зрелости (S, %) и темпы прироста (G, %) краинальных признаков в постнатальном развитии *M. socialis***

**T a b l e 1. Cranial characters maturity degree (S, %) and growth ratio (G, %) in *M. socialis* during postnatal development**

Признак	juvenis		subadultus		adultus	
	S <sub>1</sub>	G <sub>1</sub>	S <sub>1</sub>	G <sub>1</sub>	S <sub>1</sub>	G <sub>1</sub>
самки						
GbL	77,33	12,69	90,02	5,51	95,53	4,47
IO <sub>r</sub>	97,24	2,76	100,00	2,21	97,79	0,83
HCr(Bul)	86,79	7,08	93,87	2,96	96,83	3,17
BCr(Bul)	80,13	11,20	91,33	4,18	95,51	4,49
BOc	88,69	6,02	94,71	2,37	97,08	2,92
LBul	78,37	13,40	91,77	4,00	95,77	4,23
BBul	80,28	10,70	90,98	4,06	95,04	4,96
IM <sup>1</sup>	77,08	12,31	89,39	5,10	94,49	5,51
M <sup>1-3</sup>	81,29	9,44	90,73	3,54	94,27	5,73
Dia	73,86	13,93	87,79	6,37	94,16	5,84
M <sup>1</sup> Oc	78,25	12,41	90,66	5,12	95,78	4,22
самцы						
CbL	75,51	11,62	87,13	7,29	94,42	5,58
IO <sub>r</sub>	96,98	2,72	99,70	0,30	100,00	2,72
HCr(Bul)	88,79	5,34	94,13	3,95	98,08	1,92
BCr(Bul)	80,29	9,89	90,18	5,51	95,69	4,31
BOc	88,69	5,66	94,35	3,28	97,63	2,37
LBul	77,55	13,08	90,63	5,09	95,72	4,28
BBul	83,08	9,85	92,93	4,15	97,08	2,92
IM <sup>1</sup>	76,14	11,02	87,16	7,06	94,22	5,78
M <sup>1-3</sup>	82,88	7,53	90,41	5,82	96,23	3,77
Dia	72,27	12,89	85,16	8,72	93,88	6,12
M <sup>1</sup> Oc	77,01	10,93	87,94	7,21	95,15	4,85

У обыкновенных полевок, которые по сравнению с общественными растут значительно медленнее (Башенина, 1977), как у самцов так и у самок преобладает второй тип роста краинальных признаков (табл. 2). При этом некоторые из них, например, CbL, HCr(Bul), IM<sup>1</sup>, M<sup>1-3</sup>, у взрослых самцов и самок *M. arvalis* растут быстрее, чем у ювенильных (!). Последнее можно объяснить тем, что к началу периода размножения обыкновенные полевки не успевают достаточно вырасти, поэтому после приостановки роста, связанной с началом размножения, животные обоих полов вновь начинают интенсивно расти. Аналогичное снижение темпов роста между первым и вторым месяцами жизни с последующим их повышением отмечено Н. В. Башениной (1977) для некоторых признаков черепа у обыкновенной полевки. Во всех этих случаях имеет место так называемый “наверстывающий рост” (Prader et al., 1963 — цит. по Харрисон и др., 1979). Термин “компенсаторный рост” впервые был применен для обозначения заместительного роста, лежащего в основе развития известного явления гиперфункции — механизма компенсации функций полностью (в случае парных органов) или частично утраченного органа (Харрисон и др., 1979). Поэтому использование термина “компенсаторный рост” в данном контексте вряд ли уместно.

Темпы роста краинальных признаков обратнопропорциональны степени их развития (дифинитивности) в начале данной стадии роста, о чем свидетельствуют высокие значения коэффициентов линейной корреляции между показателями S и G ( $r = 0,75 - 0,98$ ) во всех 12 случаях (табл. 3). Эти данные еще раз подтверждают справедливость вывода, сделанного И.И. Шмальгаузеном: “рост тем медленнее, чем старше орган” (1984, с. 103). Следует особо подчеркнуть, что характер организации признаков по степени их зрелости остается неизменным у полевок на всех трех стадиях постнатального развития (табл. 1, 2, 4). При этом основным механизмом, обес-

**Т а б л и ц а 2. Степень зрелости (S, %) и темпы прироста (G, %) краинальных признаков в постнатальном развитии *M. arvalis***

**T a b l e 2. Cranial characters maturity degree (S, %) and growth ratio (G, %) in *M. arvalis* during postnatal development**

Признак	juvenis		subadultus		adultus	
	S <sub>i</sub>	G <sub>i</sub>	S <sub>i</sub>	G <sub>i</sub>	S <sub>i</sub>	G <sub>i</sub>
самки						
CbL	68,65	11,40	80,05	8,10	88,15	11,85
IO <sub>r</sub>	95,60	1,76	97,36	0,00	97,36	-0,88
HCr(Bul)	82,37	6,77	89,14	3,32	92,46	7,54
BCr(Bul)	79,98	8,45	88,43	4,55	92,98	7,02
BOc	93,10	4,39	97,49	0,63	98,12	1,88
LBul	70,26	13,72	83,98	11,58	95,56	4,44
BBul	81,18	9,64	90,82	4,71	95,53	4,47
IM <sup>3</sup>	70,09	9,76	79,85	8,10	87,95	12,05
M <sup>1-3</sup>	80,20	6,60	86,80	5,00	91,80	8,20
Dia	63,27	14,79	78,06	8,61	86,67	13,33
M <sup>1</sup> -Oc	71,34	10,73	82,07	10,98	93,05	6,95
самцы						
CbL	69,44	10,21	79,65	7,69	87,34	12,66
IO <sub>r</sub>	92,63	7,37	100,00	-7,08	92,92	-0,28
HCr(Bul)	83,71	5,69	89,40	2,68	92,08	7,92
BCr(Bul)	79,57	6,01	85,58	4,62	90,20	9,80
BOc	88,90	4,80	93,70	3,00	96,70	3,30
LBul	69,23	12,65	81,88	7,56	89,44	10,56
BBul	82,06	9,43	91,49	0,46	91,95	8,05
IM <sup>3</sup>	72,03	9,26	81,29	7,37	88,66	11,34
M <sup>1-3</sup>	82,47	5,73	88,20	3,37	91,57	8,43
Dia	65,40	10,39	75,79	9,66	85,45	14,55
M <sup>1</sup> -Oc	71,79	9,32	81,11	7,47	88,58	11,42

**Т а б л и ц а 3. Корреляция (r) между степенью зрелости (S) и темпами прироста (G) краинальных признаков в постнатальном развитии обыкновенной и общественной полевок (Handbuch., 1982)**

**T a b l e 3. Correlation (r) between maturity degree (S) and growth ratio (G) in meadow and social voles during postnatal development (Handbuch., 1982)**

Вид связи	Обыкновенная полевка		Общественная полевка	
	самцы	самки	самцы	самки
S <sub>i</sub> — G <sub>i</sub>	-0,75**	-0,92**	-0,90**	-0,95**
S <sub>i</sub> — G <sub>j</sub>	-0,94**	-0,82**	-0,91**	-0,94**
S <sub>j</sub> — G <sub>i</sub>	-0,93**	-0,98**	-0,98**	-0,94**

П р и м е ч а н и е: в этой и других таблицах уровень значимости коэффициента корреляции (r) обозначен звездочками: (\*) — P < 0,05; (\*\*) — P < 0,01.

печивающим возрастные изменения пропорций черепа у обоих видов, по-видимому, является усиление градиентов роста при неизменности самой схемы организации ростовых процессов. К такому заключению нас подводит и то, что аналогичное явление хорошо известно в антропологии (Рогинский, 1960; Бунак, 1961).

Половые различия прежде всего проявляются в характере постнатального роста отдельных признаков, о чем было сказано выше. Примечательно, что организация роста и развития краинальных признаков практически одинакова у самцов и самок обоих видов на всех трех возрастных стадиях, однако, степень сходства с возрастом заметно снижается (табл. 5, I). Так, если на стадии juvenis организация признаков по степени их зрелости практически одинакова у самцов и самок ( $r = 0,99$ ), то на стадии adultus уровень сходства заметно меньше ( $r = 0,71$  у обыкновенной и  $r = 0,73$  — у общественной

**Т а б л и ц а 4. Сравнение трех стадий постнатального развития у *M. arvalis* и *M. soc* степени зрелости (S) и темпам прироста (G) краинальных признаков с помощью коэффициента корреляции (r)**

**T a b l e 4. Comparison of three postnatal development stages in *M. arvalis* and *M. soc* characters after maturity degree (S) and growth ratio (G) obtained with the use of correlation coefficient (r)**

Вид связи	Обыкновенная полевка		Общественная полевка	
	самцы	самки	самцы	самки
S <sub>1</sub> - S <sub>2</sub>	0,96**	0,96**	0,91**	0
S <sub>2</sub> - S <sub>3</sub>	0,93**	0,93**	0,89**	0
S <sub>1</sub> - S <sub>3</sub>	0,92**	0,92**	0,73*	0
G <sub>1</sub> - G <sub>2</sub>	0,40	0,77**	0,75**	0
G <sub>2</sub> - G <sub>3</sub>	0,91**	0,81**	0,65*	0
G <sub>1</sub> - G <sub>3</sub>	0,52	0,83**	0,43	0

**Т а б л и ц а 5. Сравнение аналогичных стадий постнатального развития *M. arvalis* и *M. soc* по степени зрелости (S) и темпам прироста (G) краинальных признаков с помощью коэффициента корреляции (r)**

**T a b l e 5. Comparison of postnatal development analogous stages in *M. arvalis* and *M. soc* cranial characters maturity degree (S) and growth ratio (G) obtained with the use of coefficient (r)**

Вид сравнения	I		II	
	Сравнение по полу		Сравнение видов	
	арвалис	социалис	самцы	самки
S <sub>1</sub> - S <sub>2</sub>	0,99**	0,99**	0,95**	0
S <sub>2</sub> - S <sub>3</sub>	0,97**	0,95**	0,96**	0
S <sub>1</sub> - S <sub>3</sub>	0,71*	0,73*	0,80**	0
G <sub>1</sub> - G <sub>2</sub>	0,85**	0,98**	0,77**	0
G <sub>2</sub> - G <sub>3</sub>	0,83**	0,94**	0,92**	0
G <sub>1</sub> - G <sub>3</sub>	0,79**	0,83**	0,94**	0

полевок). Аналогичная тенденция отмечена и при сравнении самок различного возраста по организации ростовых процессов (таб.

Таким образом, организация роста и развития черепа в постнатальном развитии серых полевок прежде всего определяется возрастом живо-меньшей степени зависит от их пола.

**Межвидовые различия.** Как и следовало ожидать, у самых молодых особей общественной полевки степень развития черепа в целом большинства его частей заметно выше, чем у обыкновенной полевки (таб. 2). Это объясняется более быстрыми темпами постнатального развития краинальных полевок по сравнению с обыкновенными (Башенин: В то же время оба вида на стадиях *juvenis* и *subadultus* имеют практически одинаковую степень развития некоторых промеров мозговой части ВСГ(Bul), Вос, BBul, M<sup>1/3</sup>, что, по всей видимости, определяется итальной функциональной значимостью данных параметров черепа. Тем и здесь сказываются различия исследуемых видов по скорости тального развития. Сказанное можно продемонстрировать на примере развития ширины слуховых барабанов, которая у взрослых общественной полевки (S<sub>3</sub> = 97,1%) несколько больше по сравнению с у обыкновенной (S<sub>1</sub> = 91,9%).

По характеру возрастных изменений соотносительного роста краинальных признаков обыкновенная и общественная полевки отличаются существенно. Так, если для общественной полевки характерна тен-

то у обыкновенной полевки, особенно у самцов, мы наблюдаем противоположную картину (табл. 4). У последнего вида степень сходства между молодыми и полузврелыми самцами ( $r = 0,40$ ) более чем в два раза меньше таковой между полузврелыми и взрослыми ( $r = 0,91$ ). Аналогичная зависимость, хотя и менее выраженная, отмечена и для самок *M. arvalis*. Отсюда можно сделать вывод о видоспецифичности морфогенеза черепа в постнатальном развитии серых полевок.

Межвидовые сравнения организаций признаков как по степени дефинитивности ( $S$ ), так и по темпам относительного прироста ( $G$ ) на аналогичных стадиях постнатального развития показали, что характер организации по изучаемым показателям у обоих видов весьма сходен (табл. 5, II). Это значит, что морфофункциональная организация аналогичных стадий развития у обыкновенной и общественной полевок практически одинаковы. Последнее, в свою очередь, свидетельствует о филогенетической устойчивости данной интегральной характеристики развивающегося организма мышевидных грызунов семейства полевковых.

- Аверьянов А. Н.** Системное познание мира: Методологические проблемы. - М.: Политиздат, 1985. - 263 с.
- Башенина Н. В.** К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) // Зоол. журн. - 1953. - 32, вып. 4. - С. 730 -743.
- Башенина Н. В.** Пути адаптаций мышевидных грызунов. - М.: Наука, 1977. - 354 с.
- Бунак В. В.** Закономерности относительного роста как основного фактора формообразования в позднем (постэмбриональном) онтогенезе // Арх. анат., гистол. и эмбриологии. - 1961. - 40, N 2. С. 3 -16.
- Виноградов Б. С.** Процесс роста и возрастная изменчивость черепа *Arvicolidae* // Изв. Петроград. обл. станции защиты растений. - Петербург : Гос. изд-во, 1922. - Т. 3. - С. 73 -81.
- Емельянов И. Г.** Изучение относительного роста некоторых внутренних органов общественных полевок популяции целинной степи Аскания-Нова // Вестн. зоологии. - 1976. - N 3. - С. 14 -19.
- Емельянов И. Г., Золотухина С. И.** О выделении возрастных групп у полевки общественной (*Microtus socialis* Pall.) // Докл. АН УССР. Сер. Б. - 1975. - N 7 -С. 661 -663.
- Мина М. В., Клебезаль Г. А.** Рост животных. Анализ на уровне организма. - М.: Наука, 1976. - 199 с.
- Песков В. Н.** Сравнительное изучение морфофункциональной конституции черепа в систематике млекопитающих // Вестн. зоологии. - 1990. - N 4. - С. 58 -64.
- Рогинский Я. Я.** О формировании пропорций тела путем усиления градиентов роста (в связи с проблемой антропогенеза) // Вопр. антропологии - 1960, вып. 2. - С. 45 -54.
- Харрисон Дж. и др.** Биология человека. - М.: Мир, 1979. - 612 с.
- Уоддингтон К.** Канализация развития и наследование приобретенных признаков // Усп. совр. биологии, 1944. - 18, N3. - С. 393 -396.
- Шварц С. С.** Экологические закономерности эволюции. - М.: Наука, 1980. - 278 с.
- Шмальгаузен И. И.** Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. - М.: Наука, 1982. - 383 с.
- Шмальгаузен И. И.** Рост и дифференцировка. Избр. тр. В 2-х томах. - Киев : Наук. думка, 1984. - Т. 1. - 176 с.
- Ando A., Shiraishi S., Higashibara N., Uchida T. A.** Relative growth of the skull in the laboratory-reared Smith's red-backed vole, *Eothenomys smithii* and so-called "Kade" red-backed vole, *E. kadeus* // J. Fac. Agr. Kyushu Univ. - 1989. - 33, N 3/4. - P. 297 -304.
- Cabon-Raczyńska K.** Studies on the European Hare. III. Morphological variation of the skull // Acta theriol. - 1964. - 9, N 15/20. - P. 249 -285.
- Gebczynska Z.** Morphological changes occurring in laboratory *Microtus agrestis* with age // Ibid. - 1964. - 9, N 8. - P. 67 -80.
- Heran J.** A contribution to the problem of relative size in vertebrate morphology // Vest. Cs. spol. Zool. - 1979. - 43, N 1. - S. 22 -29.
- Mazak V.** Wachstum und Entwicklung des Schadels von *Clethrionomys glareolus* Schr. 1780 (Mammalia, Microtidae) in Laufe des postnatale Lebens // Ibid. - 1962. - 26, N 3. - S. 257 -270.
- Waddington C. H.** The strategy of the genes. - London: Allen and Unwin, 1957. - 262 p.
- Zimova I.** Biology of reproduction and postnatal development of the pine vole, *Pitymys subterraneus* (Mammalia: Rodentia) under laboratory conditions // Acta Univ.carol.Biol. - 1985 (1987). - N 5.6. - P. 367 -417.