УДК 598.2(476.2)

Возможность использования фенетического анализа пигментации яиц в изучении состояния популяций птиц

О.А. Назарчук
Учреждение образования «Мозырский государственный педагогический университет им. И.П. Шамякина»

Фенетический анализ пигментации яиц речной и белокрылой крачек позволяет выявить внутривидовую структуру птиц. Речная и белокрылая крачки неодинаково реагируют на воздействие антропогенной нагрузки на местообитания птиц. Влияние антропогенных факторов сказывается на физиологическом состоянии птиц. Это в свою очередь проявляется в фенетическом разнообразии и частоте встречаемости фенов окраски скорлупы яиц. В слабоизмененном местообитании речной крачки выявлено 6 фенов пигментации яиц. Частота встречаемости фенов нормальной пигментации составляет 82,96%, промежуточной – 7,18%, ненормальной – 9,87%. В сильноизмененном местообитании речной крачки выделено 7 фенов окраски яиц. Частота встречаемости фенов нормальной пигментации 81,03%, промежуточной – 5,74%, ненормальной – 13,22%.

В трех местообитаниях белокрылой крачки выявлено 5 фенов пигментации яиц. Установлена закономерность увеличения частоты встречаемости фенов нормальной окраски скорлупы по мере повышения антропогенной трансформации местообитаний (92,52% в слабоизмененном, 94,57% в измененном и 95,84% в сильноизмененном).

Ключевые слова: *речная крачка, белокрылая крачка, пигментация яиц.*

The possibility of using phene analysis of egg pigmentation in studying the condition of bird populations

O.A. Nazarchuk
Educational establishment «Mozyr State I.P. Shamyakin Pedagogical University»

Phene analysis of egg pigmentation of the Common tern and the White-winged black tern allows revealing intraspecies structure of the birds. The Common tern and the White-winged black tern react unequally to an anthropogenous influence on bird habitats. Anthropogenous factors affect physiological condition of the birds. In turn, it is shown with phene variety and frequency of occurrence of phene coloring of an egg shell. 6 phenes of egg pigmentation have been revealed in a low-changed habitat of the Common tern. The frequency of phene occurrence with normal pigmentation is 82,96%, the intermediate one – 7,18%, the abnormal one – 9,87%. 7 phenes of egg coloring have been singled out in greatly changed habitat of the Common tern. The frequency of occurrence of phenes with normal pigmentation is 81,03%, the intermediate one – 5,74%, the abnormal one – 13,22%.

5 phenes of egg pigmentation have been revealed in three habitats of the White-winged black tern. The regularity of augmentation of the frequency of phene occurrence with normal shell coloring in the process of increasing of anthropogenous transformation of the habitats is determined (92,52% in the low-changed one, 94,57% in the changed one and 95,84% in the greatly changed one).

Key words: *Common tern, White-winged black tern, egg pigmentation.*

Природа появления окраски на изначально белой скорлупе яиц в процессе эволюции класса птиц остается неизвестной. По мнению А.В. Яблокова [1], возможным источником появления или утраты пигмента на скорлупе яиц являлась реакция генотипической структуры самки на экстремальные абиотические факторы природной среды. Одновременно с этим было отмечено, что вариабельность окраски скорлупы яиц в пределах вида определяется генами. Окраска скорлупы яиц является относительно консервативным признаком таксона на протяжении его эволюции и, очевидно, наследуется по линии самок.

Определенные черты генетической конституции данной особи отражают фены. А частота встречаемости тех или иных фенов отражает генетическую структуру популяции и других групп особей данного вида [2].

Фенетический анализ распределения плотности пигментации яиц модельных видов птиц имеет большое теоретическое и практическое значение. С одной стороны, используя данные фенетического анализа плотности пигментации яиц модельных видов, можно выявить как специфику микроэволюционных процессов, так и внутривидовую структуру птиц. С другой стороны, анализ изменчивости пигментации яиц птиц во времени и пространстве представляет определенный интерес для популяционной экологии.

Цель работы – выявление фенетических различий плотности пигментации яиц речной

Репозиторий ВГУ

и белокрылой крачек в местообитаниях с различной степенью антропогенной нагрузки. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи: оценка фенетического разнообразия плотности пигментации яиц двух модельных видов крачек; выделение редких фенов плотности пигментации яиц речной и белокрылой крачек в местообитаниях с различной степенью антропогенной нагрузки.

Материал и методы. Исследования проводились на территории юго-востока Беларуси в весенне-летний период 2005–2007 гг. В качестве стационаров был выбран участок поймы реки Припять на территории Житковичского и Мозырского районов, а также участок агробиоценоза на территории Ветковского района. В работу включены неопубликованные результаты, полученные А.Н. Кусенковым за период 1991–1992 гг., за что автор выражает особую благодарность.

В основу типологической характеристики местообитаний птиц семейства *Laridae* были положены следующие формы воздействия на территории, прилегающие к изучаемым поселениям: сельскохозяйственная освоенность территорий, а также выполнение хозяйственных работ; загрязнение территорий, прилегающих к поселениям крачек, органикой сельскохозяйственных животных и фактор беспокойства.

С учетом интенсивности воздействия отмеченных факторов было выделено три типа местообитаний: слабоизмененные, измененные и сильноизмененные. Установлено гнездование белокрылой крачки в местообитаниях трех типов, для речной крачки выделено два типа местообитаний.

За период исследования было описано 571 яйцо речной крачки (*Sterna hirundo*) и 335 яиц белокрылой крачки (*Chlidonias leucopterus*).

Нами предпринята попытка использовать различные типы распределения плотности пигментации яиц птиц семейства *Laridae* для фенетического анализа.

Для этой цели выделенные Р. Мяндом [3] и дополненные А.Н. Кусенковым [4] типы распределения плотности пигментации яиц были приняты в качестве различных фенов окраски яиц. Для фенов, характеризующих нормальную или близкую к ней окраску скорлупы яиц, характерно заметное доминирование пигментации в инфундибулярной зоне яиц с варьированием плотности пигментации яиц в других зонах. Фены, характеризующие промежуточные типы окраски яиц, включают яйца, имеющие выраженное доминирование пигментации в экваториальной зоне яиц с заметными ее колебаниями в инфундибулярной и клоакальной зоне. Для фенов ненормальной или близкой к ней окраски яиц характерно уменьшение плотности пигментации от клоакальной зоны до инфундибулярной зоны яиц [4].

Результаты и их обсуждение. Изучение вариантов окраски яиц речной крачки из двух местообитаний показало, что в слабоизмененном местообитании изучаемого вида из установленных 6 фенов нормальное распределение пигментации яиц характеризуют фены 1А и 3А, промежуточную окраску – 1Б и 1Д и два фена (2Б и 1В) характеризуют ненормальное распределение пигмента.

В слабоизмененном местообитании речной крачки частота встречаемости фенов, характеризующих нормальную пигментацию яиц (1А и 3А), составляет 82,96%. Фены промежуточной окраски яиц изучаемого вида в рассматриваемом местообитании составляют 7,18%. Частота встречаемости фенов 2Б и 1В, характеризующие ненормальное распределение пигмента, составляет 9,87% (табл. 1).

В сильноизмененном местообитании речной крачки выявлено 7 фенов окраски скорлупы яиц. Как и в слабоизмененном местообитании, в данном поселении также выявлены фены 1А, 3А и 1Б, 1Д, характеризующие нормальную и промежуточную окраску. В отличие от ранее рассмотренного местообитания в данном поселении ненормальное распределение пигмента характеризуют три фена – 2Б, 3Б и 1В. Следует отметить, что увеличение фенетического разнообразия происходит на фоне повышения изменчивости плотности пигментации в трех зонах яиц речной крачки сильноизмененного местообитания.

Частота встречаемости фенов, характеризующих нормальное или близкое к нему распределение пигмента, в сильноизмененном местообитании речной крачки несколько меньше (81,03%), чем в слабоизмененном местообитании. Фены, характеризующие промежуточную окраску яиц изучаемого вида, составляют 5,74%, что также значительно меньше, чем в слабоизмененном местообитании речной крачки. Следует отметить, что частота встречаемости фенов ненормальной или близкой к ней окраски яиц в данном местообитании значительно больше (13,22%), чем в слабоизмененном местообитании.

Репозиторий ВГУ

Таблица 1

Фены пигментации яиц речной крачки на территории юго-востока Беларуси

Фены окраски яиц	Местообитания речной крачки			
	слабоизмененное		сильноизмененное	
	n	%	n	%
1А	82	36,77	151	43,39
2А	–	–	–	–
3А	103	46,19	131	37,64
4А	–	–	–	–
1Б	13	5,83	14	4,02
2Б	19	8,52	36	10,34
3Б	–	–	1	0,29
4Б	–	–	–	–
1В	3	1,35	9	2,59
2В	–	–	–	–
3В	–	–	–	–
4В	–	–	–	–
1Д	3	1,35	6	1,72
Всего:	223	100	348	100

Примечание: n – количество яиц.

Таблица 2

Межгодовая изменчивость фенов пигментации яиц речной крачки на территории юго-востока Беларуси

Фены окраски яиц	Местообитания речной крачки											
	слабоизмененное						сильноизмененное					
	1991		2006		2007		2005		2006		2007	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
1А	3	14,29	47	40,17	32	37,65	31	37,35	56	58,95	64	37,65
2А	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3А	11	52,38	54	46,15	38	44,71	34	40,96	29	30,53	68	40,00
4А	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1Б	2	9,52	6	5,13	5	5,88	3	3,61	1	1,05	10	5,88
2Б	3	14,29	8	6,84	8	9,41	10	12,05	6	6,32	20	11,76
3Б	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1,05	–	–
4Б	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1В	1	4,76	1	0,85	1	1,18	3	3,61	2	2,11	4	2,35
2В	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3В	–	–	–	–		–	–	–	–	–	–	–
4В	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1Д	1	4,76	1	0,85	1	1,18	2	2,41	–	–	4	2,35
Всего	21	100	117	100	85	100	83	100	95	100	170	100

Примечание: n – количество яиц.

В сильноизмененном местообитании речной крачки была обнаружена кладка из трех яиц, одно из которых было депигментированно, два других яйца имели очень светлую окраску основного фона. Яйца этой кладки визуально были длиннее остальных яиц обследованных кладок. Данная кладка была расположена на периферии колонии. Это подтверждает высказывания Р. Мянда [5] и J. Coulson [6] о том, что на периферии колонии гнездится менее приспособленная и ослабленная часть популяции.

Фенетическое исследование наиболее продуктивно при достаточно длительном изучении природных популяций [7]. Сравнение вариантов окраски яиц речной крачки слабоизмененного местообитания, проведенное с промежут-

Репозиторий ВГУ

ком в 15 лет (1991 – 2006, 2007 год), не выявило фенетической разнородности изучаемого параметра (табл. 2).

В сильноизмененном местообитании изучаемого вида количество фенов окраски яиц речной крачки во все годы исследования одинаково – 6, однако представлены они в разном соотношении. В 2005 и 2007 годах по два фена характеризуют нормальную (1А, 3А), промежуточную (1Б, 1Д) и ненормальную (2Б, 1В) окраску яиц. В 2006 году наблюдается несколько иная картина: нормальную окраску яиц определяют фены 1А и 3А, промежуточную – 1Б. Ненормальная окраска яиц изучаемого вида представлена фенами 2Б, 3Б и 1В, что значительно больше не только по сравнению с рассматриваемыми годами, но и по сравнению с обсуждаемыми местообитаниями речной крачки. Однако достаточно короткий временной отрезок (2005–2007 гг.) в изучении фенетической структуры изучаемого параметра яиц речной крачки сильноизмененного местообитания не позволяет судить о существенных микроэволюционных процессах.

Фенетический анализ пигментации яиц белокрылой крачки выявил некоторую разнородность, как по годам, так и между обсуждаемыми местообитаниями. Так, в слабоизмененном местообитании изучаемого вида в 2006 году отмечено 4 фена пигментации яиц, причем два фена – 1А и 3А – определяют нормальное распределение плотности пигментации, фен 1Б – промежуточное распределение и фен 2Б характеризует ненормальное распределение пигмента. В 2007 году в изучаемой популяции белокрылой крачки появляется фен 1В, также определяющий ненормальное распределение плотности пигментации. В сравнении с предыдущим годом исследования в 2007 году общее количество фенов, характеризующих пигментацию яиц изучаемого вида, увеличилось до пяти (табл. 3).

В измененном местообитании белокрылой крачки отмечена некоторая флуктуация фенов окраски яиц по годам. Так, в 2005 году пигментация яиц представлена тремя фенами, из которых 1А и 3А характеризуют нормальное распределение пигмента, а фен 1В определяет ненормальное распределение пигмента по яйцу. Уже в 2006 году количество фенов окраски яиц возрастает до четырех, причем два из них 1А и 3А определяют нормальную окраску яиц и два фена 2Б и 1В характеризуют ненормальное распределение пигмента. После некоторого увеличения в 2007 году отмечается резкое уменьшение фенетического разнообразия пигментации яиц. Следует отметить, что в этот год исследования отмечены только два фена окраски 1А и 3А, характеризующих нормальное распределение пигментации яиц белокрылой крачки. Фены, характеризующие промежуточное распределение пигментации яиц в данном местообитании изучаемого вида, выявлены только в 2006 году.

Таблица 3

Межгодовая изменчивость фенов распределения пигментации яиц белокрылой крачки на территории юго-востока Беларуси

Фены окраски яиц	Местообитания белокрылой крачки													
	слабоизмененное				измененное						сильноизмененное			
	2006		2007		2005		2006		2007		1992		2006	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
1А	34	59,65	35	38,89	6	33,33	33	61,11	7	35,00	2	4,65	26	49,06
2А	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1,89
3А	19	33,33	48	53,33	11	61,11	17	31,48	13	65,00	39	90,70	24	45,28
4А	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1Б	3	5,26	2	2,22	–	–	–	–	–	–	2	4,65	1	1,89
2Б	1	1,75	4	4,44	–	–	1	1,85	–	–	–	–	1	1,89
3Б	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4Б	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1В	–	–	1	1,11	1	5,56	–	–	–	–	–	–	–	–
2В	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3В	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4В	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1Д	–	–	–	–	–	–	3	5,56	–	–	–	–	–	–
Всего	57	100	90	100	18	100	54	100	20	100	43	100	53	100

Примечание: n – количество яиц.

Репозиторий БГУ

Таблица 4

Фены пигментации яиц белокрылой крачки на юго-востоке Беларуси

Фены окраски яиц	Местообитания белокрылой крачки					
	слабоизмененное		измененное		сильноизмененное	
	n	%	n	%	n	%
1А	69	46,94	46	50,00	28	29,17
2А	–	–	–	–	1	1,04
3А	67	45,58	41	44,57	63	65,63
4А	–	–	–	–	–	–
1Б	5	3,40	–	–	1	1,04
2Б	5	3,40	1	1,09	3	3,13
3Б	–	–	–	–	–	–
4Б	–	–	–	–	–	–
1В	1	0,68	1	1,09	–	–
2В	–	–	–	–	–	–
3В	–	–	–	–	–	–
4В	–	–	–	–	–	–
1Д	–	–	3	3,26	–	–
Всего	147	100	92	100	96	100

Примечание: n – количество яиц.

Изучение фенетического разнообразия пигментации яиц белокрылой крачки сильноизмененного местообитания проводилось в годы, отличающиеся большим временным интервалом. Так, в 1992 году в обсуждаемом местообитании выявлено три фена окраски яиц, два из которых определяют нормальную пигментацию – 1А и 3А, и один фен (1Б) характеризует промежуточную окраску скорлупы яиц. В 2006 году установлено пять фенов окраски. Нормальное распределение пигмента по яйцу характеризуют три фена: 1А, 2А и 3А. Фен 1Б определяет промежуточную окраску, а фен 2Б характеризует ненормальное распределение пигментации.

Частота встречаемости фенов, характеризующих нормальное или близкое к нему распределение пигмента яиц белокрылой крачки в изучаемых местообитаниях, различна. Увеличение доли яиц с преобладанием пигментации в инфундибулярной зоне происходит в направлении сильноизмененного местообитания белокрылой крачки. Частота встречаемости таких фенов составляет 92,52% для слабоизмененного местообитания, 94,57% для измененного местообитания и 95,84% для сильноизмененного местообитания белокрылой крачки (табл. 4).

Обратная картина наблюдается с процентным соотношением доли яиц, имеющих промежуточные фены окраски с выраженным доминированием пигмента, в экваториальной зоне. Частота встречаемости фенов, характеризующих промежуточную окраску яиц белокрылой крачки увеличивается в направлении слабоизмененного местообитания и составляет 1,04% для сильноизмененного местообитания, 3,26% для измененного и 3,40% для слабоизмененного местообитания белокрылой крачки.

Наибольшая частота встречаемости фенов, характеризующих ненормальную окраску яиц, характерна для слабоизмененного местообитания и составляет 4,08%, а наименьшая – для измененного местообитания 2,18%. Ненормальный или близкие к ним типы окраски в сильноизмененном местообитании белокрылой крачки составляют 3,13% от общего числа яиц в выборке.

Одним из важнейших путей изучения действия естественного отбора является сопоставление фенофонда разных поколений. Важным аспектом в этом плане является выделение признаков, меняющихся в каком-либо определенном направлении на протяжении многих поколений.

А.В. Яблоков [7], ссылаясь на работы американских ученых школы Ф.Г. Добржанского, отмечает, что за 30 лет исследований (около сотни поколений дрозофил) частота встречаемости главных фенотипов и генотипов не изменилась, тогда как концентрация редких фенов резко колебалась.

К главным фенам окраски скорлупы яиц следует отнести фены 1А и 3А. Они встречаются в популяции как речной, так и белокрылой крачки в обсуждаемых местообитаниях во все

Репозиторий ВГУ

годы исследования. Частота встречаемости данных фенов несколько меняется по годам (табл. 2–3).

Следует отметить, что фены 1Б, 2Б, 1В и 1Д имеют различные черты проявления в зависимости от видовой принадлежности птиц. Так, в популяции речной крачки выделенные фены окраски скорлупы яиц встречаются в обсуждаемых местообитаниях во все годы исследования. Исключение составляет только фен 1Д, который не был отмечен в сильноизмененном местообитании изучаемого вида в 2006 году. Данный фен характеризует повышенную плотность пигментации в экваториальной зоне и ее уменьшение в направлении инфундибулярной зоны яиц. Важно отметить, что выделенные фены в местообитаниях речной крачки встречаются с меньшей частотой по сравнению с главными фенами окраски скорлупы яиц.

К редким фенам окраски скорлупы яиц речной крачки следует отнести 3Б. Этот фен впервые отмечен в сильноизмененном местообитании речной крачки в 2006 году и характеризует повышенную плотность пигментации в клоакальной зоне яиц и равномерное ее распределение в экваториальной и инфундибулярной зоне яиц. Повышенная плотность пигментации в клоакальной зоне яиц характеризует ненормальную окраску скорлупы.

В популяции белокрылой крачки фены окраски скорлупы яиц 1Б, 2Б, 1В и 1Д встречаются с меньшим постоянством. Для них отмечена видимая флуктуация, как по годам, так и по изучаемым местообитаниям. Для окраски скорлупы яиц белокрылой крачки выделенные фены можно отнести к категории редких.

К очень редким фенам окраски яиц белокрылой крачки можно отнести фен 2А, который характеризует повышенную плотность пигментации в инфундибулярной зоне и равномерное ее распределение в клоакальной и экваториальной зоне. Этот фен характеризует нормальное распределение пигментации. Следует отметить, что фен 2А выявлен в сильноизмененном местообитании изучаемого вида в 2006 году.

Колебание концентрации редких фенов окраски яиц и устойчивость концентрации массовых фенов свидетельствуют о существовании стабилизирующего отбора по окраске скорлупы яиц. Сравнительный анализ фенетического разнообразия пигментации яиц двух видов птиц показывает, что популяция белокрылой крачки подвержена повышенному действию стабилизирующего отбора, нежели популяция речной крачки.

В ходе сравнения встречаемости редких фенов окраски в трех изучаемых местообитаниях белокрылой крачки было установлено, что проявление фенетических характеристик пигментации яиц в слабоизмененном местообитании белокрылой крачки характеризуется однородностью. Только в 2007 году отмечен фен 1В, частота встречаемости которого минимальна. В измененном и сильноизмененном местообитании изучаемого вида встречаемость редких фенов значительно колеблется. Это свидетельствует об ужесточении действия стабилизирующего отбора для этих двух местообитаний. Однако в измененном местообитании белокрылой крачки отбор направлен в сторону уменьшения фенетического разнообразия с элиминацией фенов, определяющих ненормальную окраску скорлупы яиц. В то время как в сильноизмененном местообитании действие отбора направлено в сторону увеличения фенетического разнообразия.

Некоторые фены могут иметь непосредственное адаптивное значение. Выяснение адаптивного значения того или иного фена является одним из возможных путей изучения действия естественного отбора. Можно предположить, что появление в сильноизмененном местообитании белокрылой крачки фена 2А, характеризующего нормальное распределение пигментации скорлупы яиц, является проявлением адаптации и обеспечивает эффективность размножения птиц в нарушенных условиях среды обитания.

Фенетическое разнообразие популяций связано с разнообразием природных условий, в которых существуют эти популяции. Изучение географического, а также биотопического распространения фенов окраски яиц изучаемых видов может способствовать установлению генофонда данной популяции. Поскольку, как было отмечено выше, определенные черты генетической конституции каждой отдельной особи отражают фены, то выяснение частоты встречаемости тех или иных фенов отражает генетическую структуру популяции.

Заключение. Таким образом, можно сделать вывод, что речная и белокрылая крачки неодинаково реагируют на воздействие антропогенной нагрузки на местообитания птиц. Обобщая данные фенетического анализа окраски яиц речной крачки можно предположить, что негативное влияние антропогенных факторов в сильноизмененном местообитании сказывается на физиологическом состоянии птиц. Это в свою очередь проявляется в фенетическом раз-

Репозиторий БГУ

нообразии и повышенной частоте встречаемости фенов, определяющих ненормальную окраску скорлупы яиц.

В популяции белокрылой крачки частота встречаемости фенов, характеризующих нормальную окраску скорлупы, увеличивается в направлении сильноизмененного местообитания. Можно предположить, что в местообитаниях белокрылой крачки с повышенной степенью антропогенной нагрузки увеличение частоты встречаемости фенов нормальной окраски яиц и уменьшение частоты встречаемости фенов, характеризующих промежуточную и ненормальную окраску скорлупы яиц, обеспечивают успешность размножения птиц в нестабильных условиях среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Яблоков, А.В. Изменчивость структур пера и окраски яиц у некоторых птиц / А.В. Яблоков, А.В. Валецкий // Зоологический журнал. – 1972. – Т. 51, № 2. – С. 248–258.
2. Тинберген, Н. Мир серебристой чайки / Н. Тинберген; под ред. К.Н. Благосклонова. – М.: Мир, 1974. – 272 с.
3. Мянд, Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц / Р. Мянд. – Таллинн: Валгус, 1988. – 193 с.
4. Кусенков, А.Н. Изменчивость окраски яиц птиц и ее использование для оценки стабильности популяций / А.Н. Кусенков, Е.В. Хохлач. – Гомель: ГомГУ им. Ф. Скорины, 2001. – 95 с.
5. Мянд, Р. Естественная элиминация нормальных и не полностью пигментированных яиц полярной крачки / Р. Мянд // Известия АН Эстонской ССР. Сер. Биология. – 1984. – Т. 33, № 1. – С. 7–14.
6. Coulson, J.C. Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edgs of a colony / J.C. Coulson // Nature. – 1968. – Vol. 217, № 5127. – P. 478–479.
7. Яблоков, А.В. Фенетика / А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1980. – 132 с.

Поступила в редакцию 07.05.2012. Принята в печать 14.06.2012
Адрес для корреспонденции: e-mail: nazarchuk_olga@tut.by – Назарчук О.А.

Репозиторий ВГУ