

## ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ЭВТРОФНОГО БОЛОТА

А.Г. БЛАГОДАТНОВА

## ORGANIZATION OF SOIL ALGAE OF THE EUTROPHIC BOG

A.G. BLAGODATNOVA

Новосибирский государственный педагогический университет, 630126 Новосибирск, ул. Вилуйская, 28

Novosibirsk State Pedagogical University, 630126 Novosibirsk, Vilyiskaya st., 28

Fax: +7 (383) 244-02-97; e-mail: ablagodatnova@yandex.ru

Исследования проведены на территории эвтрофного болота (Плесецкого района Архангельской области). Определено 116 видов (120 видов и внутривидовых таксонов) водорослей. Лидирующие позиции во флоре занимает отдел *Chlorophyta*. Выявлены полночленные спектры жизненных форм, экологических групп и морфотипов водорослей. В формировании почвенной флоры болота принимают участие как типично эдафотфильные виды, так и гидрофильные — отголосок былой истории биотопа.

**Ключевые слова:** почвенные водоросли, эвтрофное болото, Архангельская область.

Algae were studied in the eutrophic peat bog (Plesetsk Region, Arkhangelsk Oblast). One hundred sixteen species represented by 120 specific and intraspecific algal taxa were identified. The division *Chlorophyta* prevailed. Spectra of life forms, ecological groups and morphotypes of algae were determined. Both typically edaphophilous and hydrophilous species (history of the biotope) take part in formation of soil flora of the bog.

**Key words:** soil algae, eutrophic peat bog, Arkhangelsk Oblast.

### ВВЕДЕНИЕ

Болота, уникальные образования биосферы, занимают более 20 % территории России (Водноболотные угодья, 2000). Экосистемы болот вносят вклад в поддержание биологического разнообразия, участвуют в круговороте воды и глобальном цикле углерода, связанном с изменениями климата, аккумулируют вещество, энергию и информацию о природных процессах в геологическом масштабе времени. В целом болотные экосистемы — явление интразональное, но таежная зона наиболее благоприятна с точки зрения болотообразования. Изучение биологических процессов в почвах приобретает особое значение с точки зрения

рационального использования и охраны почвенного покрова. Почвенные водоросли — чрезвычайно важная составляющая почвы, они несут на себе огромную функциональную, экологическую и фитocenотическую нагрузку в сообществах.

В настоящее время существует острая необходимость комплексного исследования болотных экосистем. Изучение и мониторинг болот является одним из приоритетных направлений, частью которых являются исследования почвенных водорослей — неотъемлемой составляющей почвы и биогеоценоза в целом. Цель работы — изучение видового состава и особенностей организации почвенных водорослей.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на протяжении 2006–2009 гг. Эвтрофное болото находится в 7 квадрате 7 выдела Плесецкого лесхоза на территории Плесецкого района Архангельской области. Общая площадь составляет около 7 км<sup>2</sup>. Выделено две ассоциации высших растений: сфагновая (*Sphagnum warnstorjii* Russ.+ *Sph. teres* Schimp.) и камышовая (*Scirpus palustris* L.). Отбор проб на видовой состав водорос-

лей проводили в пределах выбранных ассоциаций, с учетом всех правил альгологических сборов (Штина и др., 1981). Собрано 1485 почвенных образцов. Параллельно были отобраны пробы на влажность, реакцию среды. Влажность определяли традиционными методами. Кислотность среды измеряли с помощью мобильного рН-чекера HANNA. На месте произведен замер температур почвы. Для выяв-

ния видового состава альгофлоры использовали метод чашечных и водных культур. Просмотр культур проводили после 3-х недель выращивания и заканчивали после 3–4 месяцев, учитывая возможные сукцессионные перестройки водорослевых сообществ. Для увлажнения применяли питательный раствор Кнопа и питательную среду Данилова (Штина и др.,

1981). Таксономическая структура альгофлоры проанализирована традиционно (Толмачев, 1974) Для анализа фитоценотической организации водорослей использован коэффициент эколого-ценотической значимости (ЭЦЗ), показатель активности видов (Кузяхметов, 2002).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Таксономическая структура.** На территории эвтрофного болота было зарегистрировано 116 видов (120 видов и внутривидовых таксонов) водорослей, принадлежащих к 5 отделам, 8 классам, 17 порядкам, 31 семейству, 55 родам. Из них *Chlorophyta* — 82, *Xanthophyta* — 15, *Cyanophyta* — 10, *Bacillariophyta* — 8 и *Euglenophyta* — 1 вид ( $3_{82}Ж_{15}C_{10}Д_{8}Э_1$ ). Почти 3/4 спектра составляют виды отдела *Chlorophyta* (рис. 1).

Распределение видов между отделами *Bacillariophyta*, *Cyanophyta*, *Xanthophyta* практически равно-

мерное, при некотором преобладании последнего. *Euglenophyta* представлен единственным видом амфибиальной природы. Внутренняя таксономическая структура отделов водорослей достаточно разнообразна, но число таксонов различного ранга многочисленнее по сравнению с другими только в пределах *Chlorophyta*. Число порядков данного отдела в 3 раза больше, чем в *Cyanophyta* или *Xanthophyta* (табл. 1).

Многовидовые семейства и рода имеются только в отделах *Chlorophyta* и *Xanthophyta*. Отдел *Cyanophyta* включает одновидовые рода *Lyngbya*, *Oscillatoria*, а *Bacillariophyta* — *Frustulia* и *Hantzschia*.

Семейственный спектр водорослей, характеризующий внутреннюю структуру флоры, представлен 31 семейством, из которых девять ведущих включают 68 видов (табл. 2), что составляет 56.8 % от всей альгофлоры.

Лидирующие позиции занимает семейство *Desmidiaceae* с наибольшим числом видов относящихся к единственному роду *Cosmarium*. Семейства *Chlamydomonadaceae* и *Chlorococcaceae* находятся в связанных рангах. Предпочтение отдается таксонам (семействам, родам), виды которых проявляют большую (по отношению к сравниваемому таксону) ценотическую нагрузку (Толмачев, 1974).

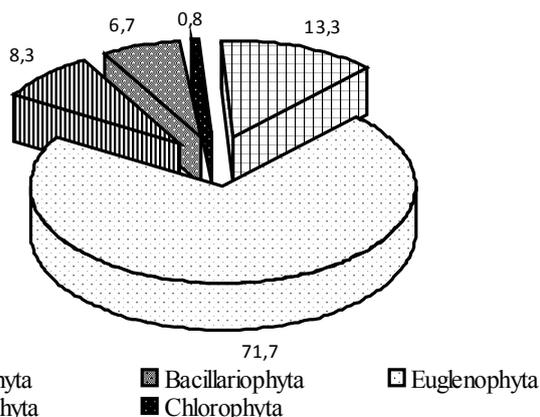


Рис. 1. Долевое участие водорослей (%) в сложении эвтрофного болота

Таблица 1

Таксономическая структура альгофлоры

Таксон	Число единиц				
	<i>Chlorophyta</i>	<i>Cyanophyta</i>	<i>Bacillariophyta</i>	<i>Xanthophyta</i>	<i>Euglenophyta</i>
Класс	2	2	1	2	1
Порядок	9	3	1	3	1
Семейство	18	5	3	4	1
Род	34	7	5	8	1
Семейство с 1 родом	9(50.0)	4(80.0)	1(33.3)	1(25.0)	1(100)
Семейство с 1 видом	3(25.0)	2(40.0)	0	0	1(100)
Семейств с 5 и более видами	8(44.5)	0	0	1(25.0)	0
Род с 1 видом	14(41.2)	3(70.0)	2(40.0)	4(50.0)	1(100)
Род с 5 и более видами	5(14.7)	0	0	1(12.5)	0
Всего видов:	82	10	8	15	1

Примечание: за скобками — абсолютное число, в скобках — %.

Таблица 2

Спектр ведущих семейств водорослей

Семейство	Число видов	% от общего числа видов	Место	Число родов
<i>Desmidiaceae</i>	11	9.2	1	1
<i>Chlamydomonadaceae</i>	9	7.5	2–3	2
<i>Chlorococcaceae</i>	9	7.5	2–3	4
<i>Closteriaceae</i>	8	6.7	4–5	1
<i>Ulotrichaceae</i>	8	6.7	4–5	3
<i>Chlorellaceae</i>	7	5.8	6	3
<i>Mesotaeniaceae</i>	6	5.0	7	3
<i>Tribonemataceae</i>	5	4.2	8–9	1
<i>Radiococcaceae</i>	5	4.2	8–9	3

Отдел *Xanthophyta* представлен в головном спектре единственным семейством *Tribonemataceae*, достаточно часто определяемым в альгофлоре болот. На долю семейств отдела *Cyanophyta* приходится около 9 %, с превалярованием *Oscillatoriaceae*, виды которого обильно развиты в пределах сфагновой ассоциации.

В родовом спектре 11 ведущих родов объединяют 63 вида, что составляет около 53 % всего видового списка (табл. 3). С наибольшим числом видов во флоре превалярует род *Cosmarium*, представлены виды исключительно гидроморфной природы, обнаружены либо у кромки воды сфагновой ассоциации, либо в нанопонижениях камышовой. Род *Carteria*, по мнению ряда авторов, приурочен к заболоченным территориям (Закиева, 2007).

Виды рода *Chlorhormidium*, по мнению Э.А. Штиной с соавторами (1981), имеют связь со сфагновыми мхами эвтрофных и мезотрофных болотных экосистем. Большое число одновидовых родов является отличительной чертой, во-первых, экосистем в экстремальных условиях (Кабиров, 2007), во-вторых, характерно для альгофлоры экосистем высоких широт (Пшенникова, 1995). Одновидовые рода

Таблица 3

Спектр ведущих родов водорослей

Род	Число видов	% от общего числа видов	Место
<i>Cosmarium</i>	10	9.2	1
<i>Closterium</i>	7	6.7	2
<i>Chlamydomonas</i>	6	5.0	3–4
<i>Chlorococcum</i>	6	5.0	3–4
<i>Tribonema</i>	5	4.2	5–6
<i>Chlorella</i>	5	4.2	5–6
<i>Oocystis</i>	4	3.4	7
<i>Bumilleria</i>	3	2.5	8–11
<i>Chlorhormidium</i>	3	2.5	8–11
<i>Ulothrix</i>	3	2.5	8–11
<i>Carteria</i>	3	2.5	8–11

составляют около половины спектра. Большая часть приходится на отдел *Chlorophyta*, флора которого на 58 % состоит из одновидовых родов, среди которых можно отметить типично гидрофильные *Zygnema*, *Desmidium*, *Penium*. В исследованиях Г.Ф. Закиевой (2007) эти рода были обнаружены в болотных почвах. Немалую часть занимают представители *Cyanophyta* ксероморфной природы (*Oscillatoria*, *Nostoc*).

Таксономический анализ показал, что характер почвенной альгофлоры несет черты флор как экосистем в экстремальных условиях, так и в высокоширотных.

**Фитоценотическая структура** позволяет оценить роль водорослей в конкретных условиях. Распределение водорослей в значительной мере зависит от типа почв и характера растительного покрова. Почвенные водоросли распределены в пределах ассоциаций эвтрофной болотной экосистемы неравномерно (табл. 4).

Ассоциации отличаются по ряду показателей. Температура и влажность почвы варьируют в диапазоне 5–6 единиц, проективное покрытие в камы-

Таблица 4

Фитоценотическая структура альгогруппировок

Параметры	Ассоциации	
	<i>Sphagnum warnstorjii</i> + <i>Sph. teres</i>	<i>Scirpus palustris</i>
Температура, °С	15.5	18.9
Ph	4.5	5.0
Влажность, %	85.4	79.4
Проективное покрытие, %	100	80
Число видов и внутривидовых таксонов	52	110
Доминантные виды водорослей	ЭЦЗ	
<i>Chlamydomonas atactogama</i> Korsch.	1	0.8
<i>Frustulia rhomboides</i> (Ehr.) D.T. var. <i>saxonica</i> (Rab.)	0.9	0.4
<i>Closterium pusillum</i> Hantzsch	0.4	0.8
<i>Bumilleria klebsiana</i> Pascher	0.3	0.9

шовой ассоциации, по сравнению со сфагновой, снижается на 20 %. Кроме того, необходимо учитывать агрессивность среды, создаваемую сфагновыми мхами (Ефремов, Ефремова, 2000). Следствием разницы условий является разное число видов и внутривидовых таксонов: в сфагновой ассоциации оно снижается в 2 раза. Интересен тот факт, что в ранге субдоминантов сфагновой ассоциации оказываются преимущественно типичные гидрофиты из *Desmidiaceae*: *Closterium moniliferum* (Bory) Ehr., *C. venus* Kütz., *Cosmarium quadratum* Ralfs. Субдоминанты в пределах камышовой ассоциации — виды мезоморфной природы, среди которых можно выделить *Chlamydomonas elliptica* Korsch., *Chlorella ellipsoidea* Gern., *Heterothrix stichococcoides* Pasch., *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm. и гидрофильные: *Quadrigula korschikoffii* Komarek, *Penium Borgeanum* Skuja.

Яркую картину фитоценотической организации дает соотношение жизненных форм, экологических групп и морфотипов, как основных характеристик биологического спектра водорослей и альгосинузии в частности. Традиционно используется классификация жизненных форм, разработанная Э.А. Штиной и М.М. Голлербахом (1976). При всех положительных сторонах, широкое использование данной классификации, есть определенные трудности: наряду с жизненными формами в спектр включены и экологические группы (гидрофильные и амфибиальные). *Hydr.*- и *amph.*-группы имеют свои определенные жизненные формы или экобиоморфы. Среди представителей, например, *hydr*-группы можно найти одноклеточные, колониальные или нитчатые формы, которые могут образовывать обильную слизь (*Ulothrix variabilis* Kütz., *Gonium pectorale* O.F. Müll), что соответствует С-форме. Среди *amph.*-группы встречаются, например, теневыносливые, но не устойчивые к засухе и экстремальным температурам Х-формы (*Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kütz.).

В пределах эвтрофного болота преобладают виды-космополиты Х-формы: *Scenedesmus obliquus*, *Characium ovatum* Reinh., *Ellipsoidion oocystoides* Pasch., виды рода *Chlamydomonas*. Ch-форма достаточно многочисленна в обеих ассоциациях: *Gloeocystis planctonica* (W. et G.S. West) Lemm., *Muriella magna* Fritsch et John, *Scotiellopsis levicostata* Hollerb. В различных ассоциациях меняется соотношение жизненных форм, но доминирование типичных форм остается постоянным (табл. 5).

В камышовой ассоциации несколько возрастает число представителей В-формы, что связано со снижением кислотности среды. По мнению ряда авторов, большинство эдафотрофных видов *Bacillariophyta* чувствительны к повышенной кислотности среды (Гайсина и др., 2008). В пределах камышовой ассоциации нет Р-формы (*Phormidium molle* (Kütz.) Gom., *Lyngbya compressa* Uterm.), снижается число представителей Cf-формы (*Anabaena variabilis* Kütz. f. *rotundospora* Hollerb., *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah.). Виды этих форм имеют ксероморфную природу вследствие недостатка физиологической влаги, который обнаруживается на сфагновых болотах (Ефремов, Ефремова, 2000).

Жизненные формы раскрывают экологическую индивидуальность вида. В то же время, необходимо учитывать, что один и тот же вид, попадая в разные по водоснабжению условия, обнаруживает известную пластичность, приобретая во влажных условиях более гигроморфные, а в сухих — более ксероморфные черты. Относительно фактора влажности среды выделены мезофильные (М), ксерофильные (К), *hydr.*- и *amph.*-экологические группы водорослей. Основываясь на собственных исследованиях (Благодатнова, 2009), касающихся приуроченности к местообитанию отдельных видов, и литературных данных об экологических особенностях видов (Костиков и др., 2001) соотношение групп представлено в табл. 6.

Таблица 5

Распределение жизненных форм водорослей в различных ассоциациях

Параметры	Ассоциации	
	<i>Sphagnum warnstorjii</i> , <i>Sph. teres</i>	<i>Scirpus palustris</i>
Спектр жизненных форм	X <sub>16</sub> C <sub>10</sub> Ch <sub>10</sub> H <sub>6</sub> B <sub>4</sub> P <sub>3</sub> Cf <sub>3</sub>	X <sub>32</sub> C <sub>20</sub> Ch <sub>20</sub> H <sub>19</sub> B <sub>8</sub> Cf <sub>1</sub>
Всего:	X <sub>39</sub> C <sub>25</sub> Ch <sub>22</sub> H <sub>20</sub> B <sub>8</sub> P <sub>3</sub> Cf <sub>3</sub>	

Таблица 6

Распределение экологических групп водорослей по отношению к влажности в различных ассоциациях

Параметры	Ассоциации	
	<i>Sphagnum warnstorjii</i> + <i>Sph. teres</i>	<i>Scirpus palustris</i>
Спектр экологических групп	hydr <sub>28</sub> M <sub>17</sub> amph <sub>4</sub> K <sub>3</sub>	M <sub>64</sub> hydr <sub>27</sub> amph <sub>7</sub> K <sub>2</sub>
Всего:	M <sub>64</sub> hydr <sub>42</sub> amph <sub>7</sub> K <sub>5</sub>	

При общем доминировании видов мезоморфной природы, соотношение экологических групп оказывается строго специфично в пределах ассоциаций. Во флоре камышовой ассоциации преобладают виды мезоморфной природы, среди которых встречаются представители всех отделов: *Microspora quadrata* Hazen, *Bumilleria sicula* Borzi, *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Gloeocapsa minor* (Kütz.) Hollerb. В формировании альгофлоры сфагновой ассоциации большую роль играют типично водные формы (*Closteriaceae*, *Desmidiaceae* из *Chlorophyta* и *Eunotiaceae* из *Bacillariophyta*), что свидетельствует о нескольких путях ее формирования.

Встает вопрос о разделении альгофлоры болот на эдафотильную и гидрофильную. Ответ заключен в экологической индивидуальности вида, который, попадая в ту или иную среду, естественным образом адаптируется в ней, проявляя в большей мере гидроморфные, мезоморфные или ксероморфные черты.

Амфибиальная экологическая группа имеет представителей во всех отделах, кроме *Bacillariophyta*. Виды ксероморфной природы немногочисленны (5%), но достаточно обильно развиты как в пределах сфагновой ассоциации (*Lyngbya compressa*, *Phormidium molle*), так и камышовой — на повышениях (*Nostoc linckia*).

Концентрация водородных ионов играет определяющую роль в распределении водорослей (Rachlin, Grosso, 1991). Выделены индифференты (И), ацидофилы (А), для части видов нет сведений (16%). Несмотря на разницу в показателях кислотности среды для исследованных ассоциаций, соотношение и доминирование основных групп остается постоянным. Индифферентные виды составляют большую часть альгофлоры (45%): *Hantzschia amphioxys*, *Chlorella ellipsoidea*, *Scenedesmus obliquus*, *Heterococcus chodatii* Visch. Наряду с индифферентами во флоре присутствуют ацидофильные виды гидрофильной природы (около 39%), например, *Eunotia gracilis* (Ehr.) Rabenh., *Frustulia rhomboides*, *Cosmarium abbreviatum* Racib., *Closterium venus*. Весомая часть видов, предпочитающих кислые среды, указывает на специфику альгофлоры, которая заключается в значительной роли типично водных болотных форм в формировании почвенной флоры болотных экосистем.

При характеристике альгосинузии важно определить тип морфологического строения водорослей, играющих основную роль в синузии. Для почвенных водорослей типичны следующие морфологические структуры: монадная, пальмеллоидная, коккоидная, нитчатая, разноритчатая, пластинчатая и сифональная (Масюк, 1985). Виды водорослей эвтрофной

экосистемы различных жизненных форм и экологических групп представлены разнообразными морфотипами: коккоидным (К), колониально-коккоидным (К), монадным (М), трихальным (Т), колониально-трихальным (КТ) (рис. 2).

Существенной разницы в соотношении морфотипов между ассоциациями не выявлено. В сложении коккоидного морфотипа в основном принимают роли гидрофильные и мезофильные виды родов, например, *Closterium*, *Chlorococcum*, *Pleurochloris*, *Eunotia*. В сложении же трихального морфотипа немалый вклад, наряду с мезофильными и гидрофильными, вносят ксерофильные виды родов, например, *Oscillatoria*, *Lyngbya*. Показательным является соотношение числа коккоидных и трихальных типов, что указывает на степень экстремальности среды (Новичкова-Иванова, 1980). В совокупности на долю коккоидных и трихальных типов приходится более половины спектра. Соотношение морфотипов (2:1) указывает на некоторую степень экстремальности среды, выраженной в высокой влажности (83.4%) и кислотности среды (4.9). Доказано, что сферическая форма является наиболее выгодной и оптимальной для существования в среде с кислой реакцией (Меньщикова и др., 2006), что является одним из важных факторов превалирования коккоидных морфотипов в пределах данной болотной экосистемы.

Во флоре преобладают виды отдела *Chlorophyta* (71.7%). Видовой состав водорослей, разнообразие жизненных форм, экологических групп, биоморф представлены как широко распространенными видами, так и видами, характерными для болотных экосистем, которые, как правило, выступают в качестве доминантов и субдоминантов, определяя в целом облик альгофлоры эвтрофного болота.

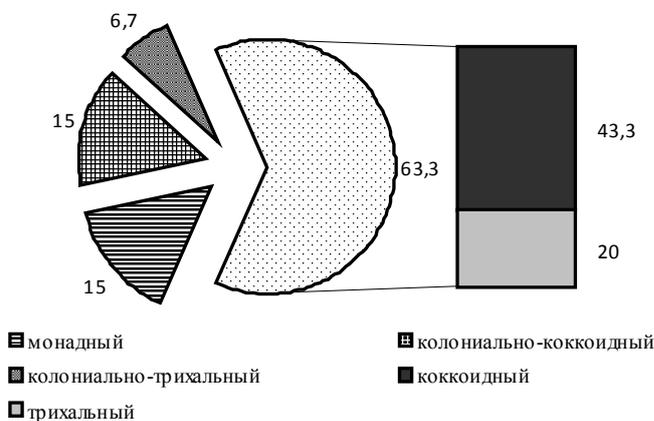


Рис. 2. Долевое участие (%) морфотипов водорослей

## ВЫВОДЫ

В пределах эвтрофного болота выявлено 116 видов (120 видов и внутривидовых таксонов) водорослей. Основной фон флоры создают представители *Chlorophyta*, что типично для экосистем высоких широт и для болот в частности. На семейственном уровне превалирует *Desmidiaceae*, *Chlamydomonadaceae* и *Chlorococcaceae*. Первое семейство отражает гидрофильную компоненту флоры, в то время, как последующие 2, как правило, типично эдафотфильную.

В фитоценотическом отношении наиболее активной оказывается эдафотфильная составляющая

флоры, гидрофильная же часть, несмотря на весомое число видов, имеет достаточно низкие показатели ценоценотической нагрузки.

Большая доля типично водных видов в формировании почвенной альгофлоры указывает на достаточно молодой возраст эвтрофного болота. В то же время, наличие типичных для болотной флоры таксонов различного ранга и полночленные фитоценологические спектры указывают на оструктуренность, стабильность альгосинузий, и, как следствие, болотной экосистемы в целом.

## ЛИТЕРАТУРА

- Благодатнова А.Г. Фитоценотическая организация почвенных водорослей эвтрофного болота (Плесецкий район Архангельской области) // Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии / Материалы Всерос. конф. Новосибирск, 2009. С. 29–30.
- Водно-болотные угодья России. Т. 3. Водно-болотные угодья, внесенные в Перспективный список Рамсарской конвенции. Wetlands International, 2000. 490 с.
- Гайсина Л.А., Фазлутдинова А.И., Кабиров Р.Р. Популяционная альгология. Уфа, 2008. 152 с.
- Ефремов С.П., Ефремова Т.Т. Строение и продуктивность сообществ сфагновых мхов на болотах Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2000. № 5. С. 615–626.
- Закиева Г. Ф. Альгофлора низинных болот степной зоны: на примере Стерлибашевского района Республики Башкортостан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2007. 32 с.
- Кабиров Р.Р. Использование альгологических критериев при экологическом прогнозировании антропогенной нагрузки на наземные экосистемы // Успехи современного естествознания. 2007. № 3. С. 21–29.
- Кузьяметов Г.Г. Влияние почвенно-климатических и фитоценологических факторов на пространственное распределение водорослей в почвах Предуралья (Россия) // Альгология. 2002. № 12. С. 111–124.
- Масюк Н.П. О типах морфологической структуры тела водорослей и основных направлениях их эволюции // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 8. С. 1009–1017.
- Меньшикова Е.Б., Зенков Н.К., Ланкин В.З. и др. Окислительный стресс. М., 2006. 556 с.
- Новичкова-Иванова Л.Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л., 1980. 255 с.
- Пшеничникова Е.Е. Почвенные водоросли аласов Лено-Амгинского междуречья (Якутия, Россия) // Альгология. 1995. Т. 5. № 3. С. 269–275.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
- Штина Э.А., Антипина Г.С., Козловская Л.С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л., 1981. 269 с.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М., 1976. 143 с.
- Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М. и др. Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори). Київ, 2001. 300 с.
- Rachlin J., Grosso A. The effects of pH on the growth of *Chlorella vulgares* and its interactions with cadmium toxicity // Arch. Environ. Contam. and Toxicol. 1991. Vol. 20. № 4. P. 505–508.