

УДК 595.762.12

Д. Е. Решетняк

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕМОЦИТОВ *HARPALUS RUFIPES* (COLEOPTERA, CARABIDAE) ПРИ ПИТАНИИ КОРМАМИ РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

*Днепропетровский национальный университет им. Олесь Гончара, Украина**пр. Гагарина, 72, Днепропетровск, 49010**email: reshetnyak.ufo@yandex.ru*

Проведено исследование морфологической изменчивости гемоцитов *Harpalus rufipes* (De Geer), изучена структура популяции гемоцитов и выделено семь типов клеток: адипогемоциты, гранулоциты, плазматциты, прогемоциты, сфероциты, цистоциты и эноцитойды. Впервые изучено влияние разных типов рационов питания растительного и животного происхождения на линейные размеры гемоцитов и их ядер. Гемолимфа жуков прозрачная, бесцветная. Редко гемолимфа имеет светло-коричневый или светло-розовый оттенок. По всем выборкам в среднем наибольшие размеры имеют сфероциты и эноцитойды, большой и малый диаметры которых составляет $18,14 \pm 6,51$ и $15,85 \pm 5,03$ мкм и $17,08 \pm 2,93$ и $14,43 \pm 2,16$ мкм соответственно. Наименьшие – прогемоциты: $10,95 \pm 2,11$ и $9,59 \pm 1,85$ мкм. Химический состав потребляемой пищи оказывает различное воздействие на отдельные типы гемоцитов, приводя к увеличению размеров одних и уменьшению других. Из четырех растительных рационов при питании подсолнечником установлены наибольшие размеры для адипогемоцитов, прогемоцитов, сфероцитов и эноцитойдов. По всем выборкам в среднем наибольшие размеры имеют сфероциты и эноцитойды. В условиях присутствия растительной или животной пищи размеры гемоцитов имаго изменяются незначительно, что показывает физиологическую приспособленность жука к питанию любыми кормовыми объектами.

*Ключевые слова: морфологическая изменчивость, гемоциты, *Harpalus rufipes*, типы рационов питания.*

D. Ye. Reshtnyak

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *HARPALUS RUFIPES* (COLEOPTERA, CARABIDAE) HEMOCYTES WITH REGARD TO FOOD OF VEGETABLE AND ANIMAL ORIGIN

*Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University Dnipropetrovsk, Ukraine**Gagarin ave., 72, Dnipropetrovsk, 49010**e-mail: reshetnyak.ufo@yandex.ru*

The study of morphological variability *Harpalus rufipes* (De Geer) hemocytes was carried out. *Harpalus rufipes* (De Geer) is a field polyzonal species found almost throughout the temperate zone of Eurasia and North America. Structure of the population of hemocytes was studied. We identified seven types of cells: adipohemocytes, granulocytes, plasmatocytes, prohaemocytes, shperulocytes, cystocytes, and oenocytes. The effect of different plant and



animal diets on linear dimensions of hemocytes and their nuclei was studied. In all samples the shperulocytes and oenocytes had the largest size; theirs large and small diameter were 18.14 ± 6.51 and 15.85 ± 5.03 μm , 17.08 ± 2.93 and 14.43 ± 2.16 μm respectively. Prohaemocytes were the smallest: 10.95 ± 2.11 and 9.59 ± 1.85 μm . Linear dimensions N_1 and N_2 of oenocytes, cystocytes and shperulocytes were 8.83 ± 3.13 and 6.81 ± 1.64 , 8.70 ± 2.42 and 6.34 ± 1.99 , 8.41 ± 3.15 and 6.71 ± 2.25 μm respectively. Among four sunflower feeding the largest size were registered for adipohemocytes, prohaemocytes, shperulocytes and oenocytes. Maximum sizes of granulocytes, plasmatocytes and cystocytes were fixed during millet and wheat feeding. The chemical composition of food intake had different effects on certain types of hemocytes, leading to increase or decrease in their size. Among six animal feeding we registered the largest size for adipohemocytes, plasmatocytes, cystocytes, and oenocytes towards Sarcophagidae sp. larvae. In all samples the largest size had shperulocytes and oenocytes. The hemocytes of imago changed their sizes insignificantly regards plant or animal food, which testifies a physiological adaptation of beetle feeding towards food items.

Key words: morphological variability, hemocytes, Harplus rufipes, feeding.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение клеточных линий насекомых способствовало прогрессу в физиологических исследованиях видов животных, из которых они выделены (Hoshino et al., 2009). Много работ посвящено исследованиям гемолимфы ракообразных (Bauchau et al., 1975; Shimizu et al., 2001), насекомых (Akai and Sato, 1973; Beaulaton, 1979; Brehélin, 1982; Ling et al, 2003; Dushay, 2009), аннелид (Boidin-Wichlacz et al., 2012).

Гемоциты насекомых – гетерогенная популяция клеток, имеющих мезодермальное происхождение. Они участвуют в регенерационных и иммунных процессах, метаморфозе, синтезе некоторых ферментов. Гемоциты секретируют в плазму гемолимфы факторы гуморального иммунитета и осуществляют фагоцитоз аллогенных частиц (Hillyer and Christensen, 2002). Прогемоциты – округлые клетки с крупными ядрами и узкими полосками внеядерной цитоплазмы, лишённые внутриклеточных включений и способные к митотическим делениям. Плазмоциты изменчивы по форме, могут переходить в амёбоидное состояние, лишены внутриклеточных включений и способны к митозам. Гранулоциты сходны с плазмоцитами, содержат гранулы запасных питательных веществ. Эноцитоиды – округлые клетки, в цитоплазме которых содержатся гранулированные или кристаллические включения. Цистоциты покрыты темным ободком цитоплазмы, снабжены немногочисленными гранулами внутриклеточных включений. Сфероциты и адипогемоциты имеют округлую или овальную форму, их цитоплазма заполнена гранулами, жировыми каплями и вакуолями (Chapman, 1969).

Изучение гемоцитов насекомых имеет длительную историю. Все авторы предлагали собственную классификацию, основанную на морфологических и биохимических свойствах кровяных клеток насекомых. В гемолимфе комара

Aedes aegypti четырьмя различными исследованиями описано четыре набора типов гемоцитов (Andreadis and Hall, 1976; Kaaya and Ratcliffe, 1982; Drif and Brehélin, 1983; Hillyer and Christensen, 2002).

Harpalus rufipes (De Geer, 1774) – полизональный полевой вид, обитает практически по всей умеренной зоне Евразии (Kryzhanovskij et al., 1995), занесен в Северную Америку (Harrison and Gallant, 2012). Вид – доминант среди жуужелиц по численности, особенно в условиях антропогенно нарушенных экосистем (вблизи транспортных магистралей, в промышленной зоне и населенных пунктах) и в агроэкосистемах благодаря высокой миграционной активности, изменчивости жизненного цикла и размножению в осенний период (Hartke et al., 1998; Midtgaard, 1999; Birthisel et al., 2014)). Результаты изучения спектра питания *H. rufipes* (Shearin et al., 2008; Brygadyrenko and Reshetniak, 2014a, 2014b) подтверждают значительный вред для зерновых (пшеница, рожь, просо, ячмень, овес, рис, сорго, кукуруза, гречиха), зернобобовых (фасоль, горох, соя, бобы), технических и кормовых культур (Birthisel et al., 2014). В тоже время *H. rufipes* уничтожает семена сорных растений и вредителей сельскохозяйственных культур (Thiele, 1977).

Так как роль *H. rufipes* в различных экосистемах и агроценозах довольно неоднозначна и требует дальнейшего изучения, а гемоцитарный состав гемолимфы жуужелиц мало изучен, данное исследование представляет теоретический и практический интерес.

Цель работы – изучение морфологических изменений в популяции гемоцитов *H. rufipes* под воздействием разных типов рационов питания растительного и животного происхождения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Имаго *H. rufipes* собирали с использованием почвенных ловушек без фиксатора в окрестностях г. Днепропетровск (Украина) в июле 2013 года на обрабатываемых полях ячменя обыкновенного и кукурузы сахарной. Влияние рациона на гемоцитарный состав гемолимфы имаго *H. rufipes* исследовали в лаборатории кафедры зоологии и экологии Днепропетровского национального университета им. Олеся Гончара. В экспериментах имаго *H. rufipes* содержали по одному экземпляру в пластиковых контейнерах (размером 8 × 12 см и высотой 8 см) в течение 21 суток. Для кормления *H. rufipes* использовали плоды четырех видов кормовых растений (*Triticum aestivum* L., *Panicum miliaceum* L., *Fagopyrum esculentum* Moench и *Helianthus annuus* L.) и предварительно умерщвленных путем замораживания имаго *Chortippus* sp, *Poecilus sericeus* Fischer von Waldheim, гусениц Noctuidae sp, личинок Sarcophagidae sp, *Porcellio scaber* Latr. и червей *Dendrobaena veneta* (Rosa). На дне садка находился лишь один кусочек пластика, который использовался жуком как укрытие в светлое время суток. Пронумерованные садки стояли в случайном порядке на лабораторном столе не освещенным прямыми

солнечными лучами. Температура в лаборатории изменялась от +22 °С в ночное время до +28 °С днем, относительная влажность воздуха составляла 38–54%. В каждом варианте опыта использовано равное количество самцов и самок. Всего в экспериментах использовались 64 жука.

На 21-е сутки все имаго были вскрыты. Мазки гемолимфы получены из переднегруди жуков, высушены на воздухе с предварительной фиксацией этиловым спиртом и окрашены по Романовскому–Гимзе. После просушки мазки фотографировали через микроскоп Levenhuk (США) с помощью цифровой фотокамеры с разрешением 5 мегапиксел. Измерения проводили по цифровым фотографиям в пакете программ TpsDig 2.17 (Rohlf, 2013). Измеряли большой и малый диаметры гемоцитов (C_1C_2) и их ядер (N_1N_2). В тексте данные представлены в виде среднего и стандартного отклонения ($\bar{x} \pm S_x$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Средние размеры гемоцитов. При вскрытии *H. rufipes* отмечено, что гемолимфа жуков прозрачная, бесцветная. Редко гемолимфа имеет светло-коричневый или светло-розовый оттенок. Во всех выборках наибольшие размеры имеют сфероциты и эноцитоиды, большой и малый диаметры которых составляет $18,14 \pm 6,51$ и $15,85 \pm 5,03$ мкм и $17,08 \pm 2,93$ и $14,43 \pm 2,16$ мкм соответственно. Размеры адипогемоцитов и цистоцитов несколько меньше: $16,77 \pm 3,88$ и $11,37 \pm 3,03$; $15,17 \pm 4,48$ и $11,75 \pm 4,01$ мкм соответственно. Плазмоциты и гранулоциты имеют одинаковые размеры: $14,25 \pm 2,50$ и $9,97 \pm 1,91$; $14,09 \pm 2,25$ и $11,29 \pm 1,56$ мкм соответственно. Наименьшими оказались прогемоциты: $10,95 \pm 2,11$ и $9,59 \pm 1,85$ мкм. Размеры N_1 и N_2 эноцитоидов, цистоцитов и сфероцитов составляют $8,83 \pm 3,13$ и $6,81 \pm 1,64$; $8,70 \pm 2,42$ и $6,34 \pm 1,99$; $8,41 \pm 3,15$ и $6,71 \pm 2,25$ мкм соответственно.

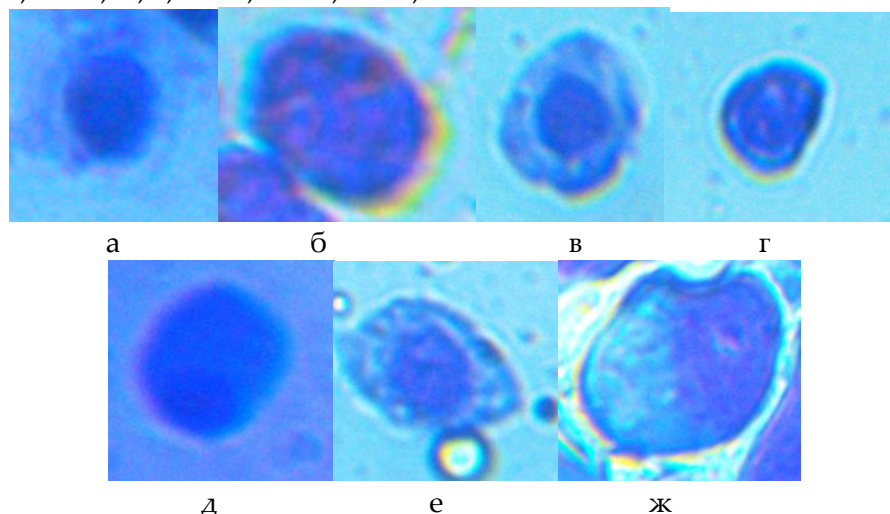


Рис. 1. Гемоциты *H. rufipes* : а – адипогемоциты, б – гранулоциты, в – плазмоциты, г – прогемоциты, д – сфероциты, е – цистоциты, ж – эноцитоиды

Ядра меньшей величины наблюдаются у плазмоцитов, прогемоцитов и гранулоцитов, продольные и поперечные размеры которых составляют $7,97 \pm 2,25$ и $5,71 \pm 1,80$; $7,17 \pm 1,07$ и $5,50 \pm 0,71$; $7,02 \pm 2,68$ и $5,20 \pm 1,97$ мкм.

Наименьшие размеры ядра характерны для адипогемоцитов – $6,96 \pm 2,22$ и $4,85 \pm 1,58$ мкм (см. рис. 1).

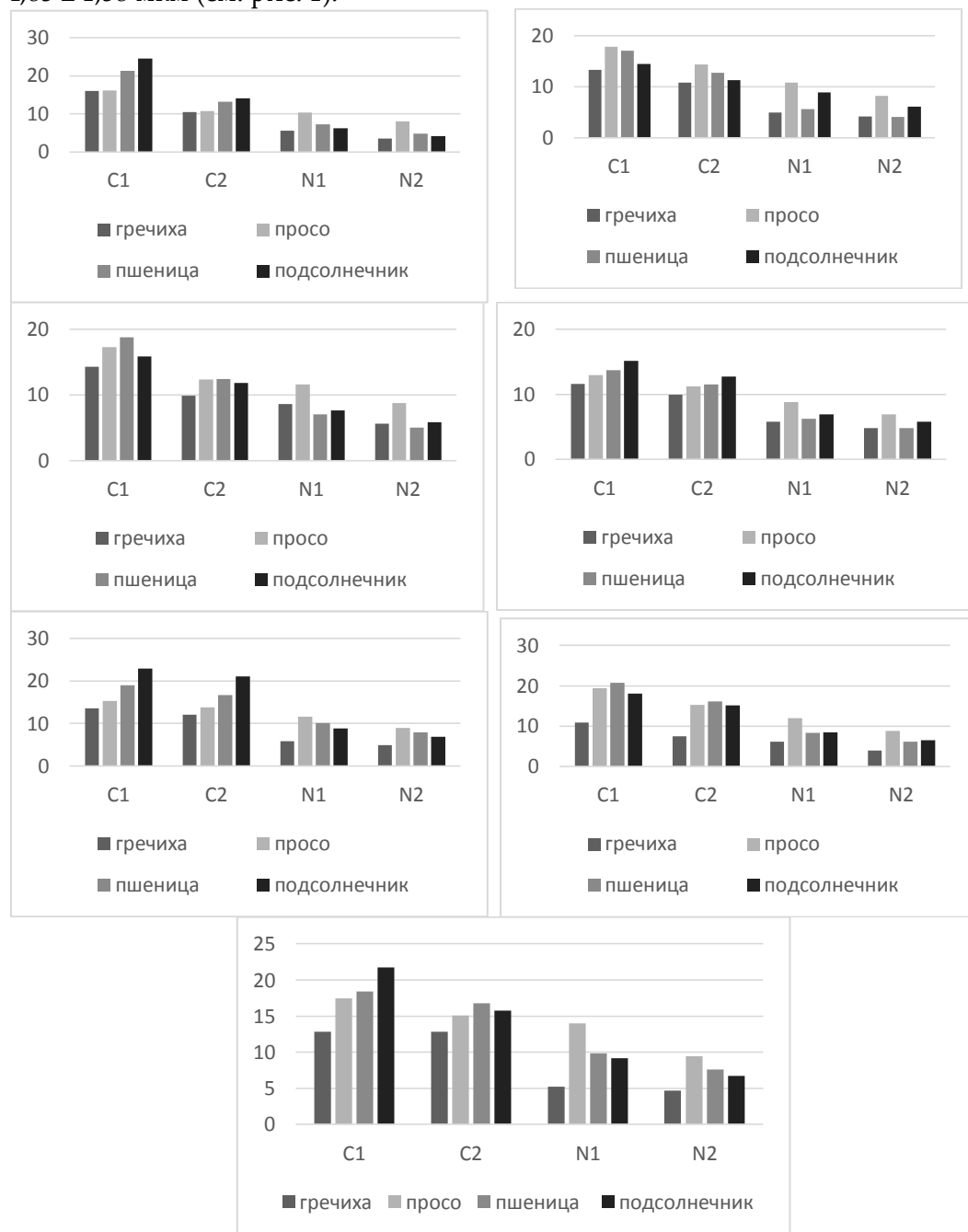


Рис. 2. Зависимость размеров большого и малого диаметров гемоцитов (C₁, C₂) и их ядер (N₁, N₂) от типа рациона растительного питания *H. rufipes* : а –



адипогемоциты (n = 51), б – гранулоциты (n = 54), в – плазмоциты (n = 311), г – прогемоциты (n = 205), д – сфероциты (n = 42), е – цистоциты (n = 38), ж – эноцитойды (n = 49)

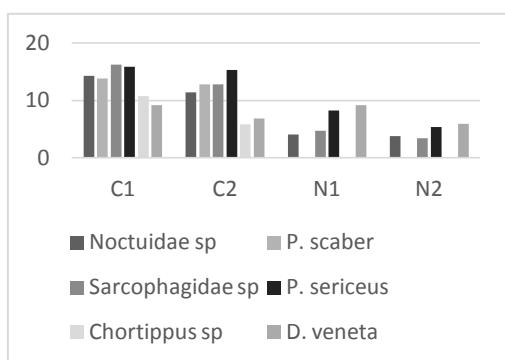
Размеры гемоцитов в зависимости от растительного рациона питания. Из четырех растительных рационов нами установлены наибольшие размеры при питании подсолнечником для адипогемоцитов ($C_1 = 24,54 \pm 8,75$ и $C_2 = 14,07 \pm 4,06$ мкм), прогемоцитов ($15,13 \pm 3,20$ и $12,71 \pm 4,76$ мкм), сфероцитов ($22,97 \pm 7,46$ и $21,13 \pm 7,59$ мкм) и эноцитойдов ($21,77 \pm 6,65$ и $15,73 \pm 5,73$ мкм).

Наибольшие размеры гранулоцитов зафиксированы при питании просом и пшеницей ($17,85 \pm 5,12$ и $14,40 \pm 4,57$ мкм; $17,13 \pm 6,51$ и $12,71 \pm 4,78$ мкм для пшеницы), плазмоцитов ($17,32 \pm 4,20$ и $12,36 \pm 2,9$; $18,78 \pm 7,84$ и $12,44 \pm 4,23$ мкм соответственно) и цистоцитов ($19,43 \pm 8,95$ и $15,24 \pm 5,33$; $20,74 \pm 8,12$ и $16,12 \pm 3,76$ мкм соответственно) – см. рис. 2.

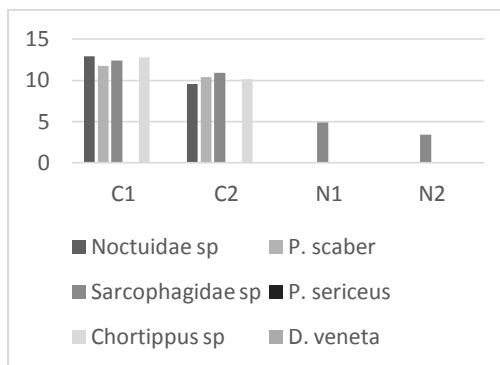
Brygadyrenko и Reshetniak (2014a) указывают, что диета с высокожировым содержанием не способствует быстрому накоплению массы тела жуков и характеризуется минимальным уровнем потребления по сравнению с углеводным и смешанным рационом, т. е. химический состав потребляемой пищи оказывает различное воздействие на отдельные типы гемоцитов, приводя к увеличению размеров одних и уменьшению других. Т. к. в условиях лабораторного эксперимента с возможностью выбора кормовых объектов *H. rufipes* предпочитает корм с минимальным содержанием жира, можно предположить, что увеличение размеров адипогемоцитов, прогемоцитов, сфероцитов и эноцитойдов не является физиологической нормой для популяции гемоцитов жука, обитающего в природных экосистемах и агроценозах.

Размеры гемоцитов в условиях питания животными. Из шести животных рационов установлены наибольшие размеры при питании личинками Sarcophagidae для адипогемоцитов ($16,27 \pm 4,05$ и $12,82 \pm 2,97$ мкм), плазмоцитов ($14,53 \pm 3,88$ и $10,56 \pm 2,84$ мкм), цистоцитов ($15,84 \pm 4,42$ и $10,65 \pm 3,98$ мкм) и эноцитойдов ($18,44 \pm 6,63$ и $15,09 \pm 5,87$ мкм). Наибольшие размеры гранулоцитов ($12,92 \pm 3,23$ и $9,53 \pm 2,36$ мкм), прогемоцитов ($9,85 \pm 2,45$ и $9,75 \pm 1,98$ мкм) и сфероцитов ($31,81 \pm 10,71$ и $25,03 \pm 9,22$ мкм) зафиксированы при питании гусеницами Noctuidae и мокрицами (рис. 3).

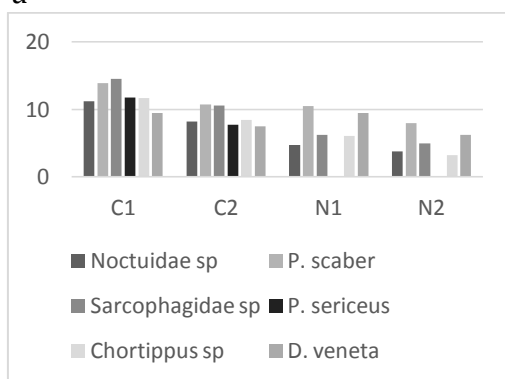
По нашим наблюдениям, при питании мокрицами и личинками Sarcophagidae кормовые объекты потреблялись без остатка. В опытах с *P. sericeus* Fischer von Waldheim потреблялись голова, грудной или брюшной отдел тела, реже – ноги или грудь и брюшко вместе. При скармливании имаго Chortippus наиболее часто жуки *H. rufipes* потребляли грудной и брюшной отделы, реже – голову и массивную бедренную часть задних прыгательных конечностей жертвы.



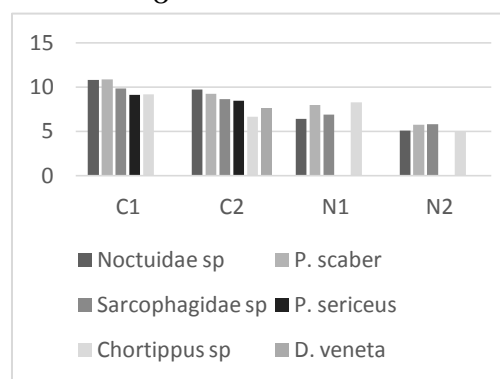
a



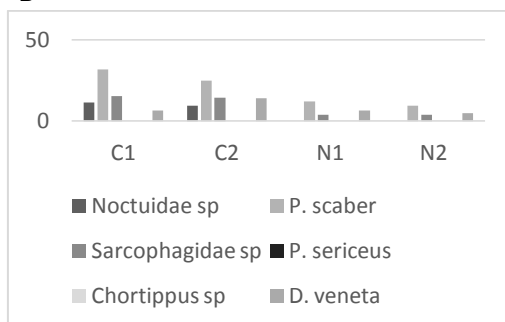
б



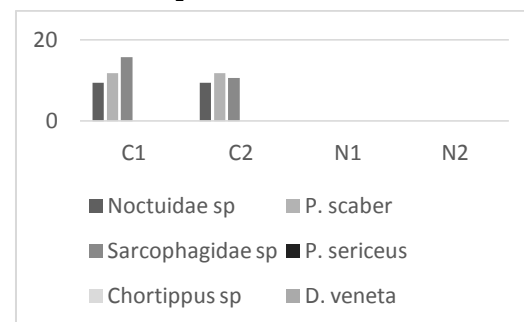
в



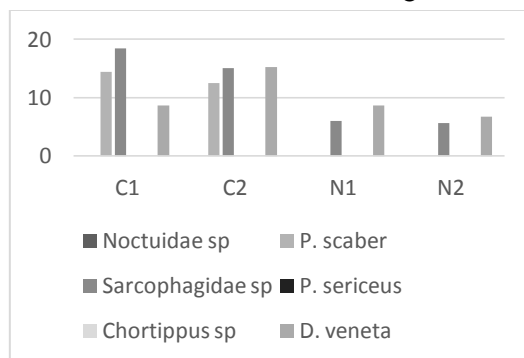
г



д



е



ж

Рис. 3. Зависимость размеров большого и малого диаметров гемоцитов (C_1 , C_2) и их ядер (N_1 , N_2) от типа рациона животного питания *H. rufipes*: а – адипогемоциты ($n = 7$), б – гранулоциты ($n = 10$), в – плазмоциты ($n = 51$), г – прогемоциты ($n = 40$), д – сфероциты ($n = 7$), е – цистоциты ($n = 5$), ж – эноцитойды ($n = 5$) (не всегда ядра просматривались четко, поэтому некоторые данные относительно N_1 и N_2 отсутствуют)

При кормлении гусеницами совки установлено полное выедание головы или повреждения на теле. В отдельных случаях оставалась только вентральная часть тела гусеницы с грудными и брюшными ногами. Т. к. жировое тело составляет значительную часть содержимого брюшного отдела членистоногих, высокое содержание жиров в корме объясняет увеличение размеров адипогемоцитов и эноцитойдов, установленное при питании плодами подсолнечника.

Проведенная в ходе лабораторных экспериментов количественная оценка размеров гемоцитов имаго *H. rufipes* подтвердила литературные данные (Thiele, 1977; Harrison and Gallandt, 2012) про эволюционно предопределенную миксофитофагию вида. В нашем эксперименте было установлено, что в условиях присутствия растительной или животной пищи размеры гемоцитов имаго изменяются незначительно, что показывает физиологическую приспособленность жука к питанию любыми кормовыми объектами (Brygadyrenko, Reshetniak, 2014b). Вместе с тем, установленные в лабораторных условиях закономерности позволяют лишь приблизительно оценить изменчивость соотношений размеров гемоцитов при питании природными рационами *H. rufipes*, которые могут кардинально меняться в зависимости от конкретной экосистемы.

ВЫВОДЫ

Определение размерных характеристик гемоцитов имаго *H. rufipes* является перспективной задачей прикладной экологии, позволяющей оценить воздействие отдельно взятого рациона насекомого на его физиологическое состояние. По всем выборкам наибольшие размеры имеют сфероциты и эноцитойды, большой и малый диаметры которых составляет $18,14 \pm 6,51$ и $15,85 \pm 5,03$ мкм и $17,08 \pm 2,93$ и $14,43 \pm 2,16$ мкм соответственно. Наименьшие гемоциты – прогемоциты: $10,95 \pm 2,11$ и $9,59 \pm 1,85$ мкм. При питании растительной или животной пищей размеры гемоцитов имаго изменяются незначительно, что свидетельствует о физиологической приспособленности жука к питанию любыми кормовыми объектами. В дальнейшем изучении нуждаются морфологические и физиологические особенности гемоцитов при питании *H. rufipes* смешанными рационами.

REFERENCES

- Akai, H., Sato, S. (1973) Ultrastructure of the larval hemocytes of the silkworm, *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 2, 207–231.
- Andreadis, T. G., Hall, D. W. (1976). *Neoplectana carpocapsae*: encapsulation in *Aedes aegypti* and changes in host hemocytes and hemolymph proteins. *Experimental Parasitology*, 39, 252–261.
- Bauchau, A. G., De Brouwer, M.-B., Passelecq-Gerin, E., Mengeot, J. C. (1975). Etude cytochimique des hemocytes des crustaces decapodes brachyours. *Histochemistry*, 45, 101–113.
- Beaulaton, J. (1979). Hemocytes and hemocytopoiesis in silkworms. *Biochimie*. 61, 157–164.
- Birthisel, S. K., Gallandt, E. R., Jabbour, R. (2014). Habitat effects on second-order predation of the seed predator *Harpalus rufipes* and implications for weed seedbank management. *Biological control*, 70, 65–72.
- Boidin-Wichlacz, C., Vergote, D., Slomianny, C., Jouy, N., Salzet, M., Tasiemski, A. (2012). Morphological and functional characterization of leech circulating blood cells: role in immunity and neural repair. *Cellular and Molecular Life*, 69, 1717–1731.



- Brehélin, M. (1982). Comparative study of structure and function of blood cells from two *Drosophila* species. *Cell and Tissue Research*, 221, 607–615.
- Brygadyrenko, V. V., Reshetniak, D. Y. (2014a). Morphological variability among populations of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae): What is more important – the mean values or statistical peculiarities of distribution in the population? *Folia oecologica*, 41, 109–133.
- Brygadyrenko, V. V., Reshetniak, D. Y. (2014b). Trophic preferences of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) with regard to fruits and seeds of agricultural crops in conditions of laboratory experiment. *Baltic Journal of Coleopterology*, 14, 179–190.
- Chapman R. F. (1969). The Insects: Structure and Function. New York, Cambridge University Press. 959 p.
- Drif, L., Brehélin, M. (1983). The circulating hemocytes of *Culex pipiens* and *Aedes aegyptii*: cytology, histochemistry, hemograms and functions. *Developmental and Comparative Immunology*, 7, 687–690.
- Dushay, M. S. (2009). Insect hemolymph clotting. *Cellular and Molecular Life*, 66, 2643–2650.
- Harrison, S., Gallant, E. R. (2012). Behavioural studies of *Harpalus rufipes* De Geer: An important weed seed predator in Northeastern US agroecosystems. *International Journal of Ecology*, 2012, 1–6.

- Hartke, A., Drummond, F. A., Liebman, M. (1998). Seed feeding, seed caching, and burrowing behaviors of *Harpalus rufipes* De Geer larvae (Coleoptera: Carabidae) in the maine potato agroecosystem. *Biological control*, 13, 91–100.
- Hillyer, J. F., Christensen, B. M. (2002). Characterization of hemocytes from the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. *Histochemistry and Cell Biology*, 117, 431–440.
- Hoshino, K., Hirose, M., Iwabuchi, K. (2009). A new insect cell line from the longicorn beetle *Plagionotus christophi* (Coleoptera: Cerambycidae). *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Animal*, 45, 19–22.
- Kaaya, G. P., Ratcliffe, N. A. (1982) Comparative study of hemocytes and associated cells of some medically important dipterans. *Journal of Morphology*, 173, 351–365.
- Kryzhanovskij, O. L., Belousov, I. A., Kabak, I. I., Kataev, B. M., Makarov, K. V., Shilenkov V. G. (1995). A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Pensoft Publishers, Sofia – Moscow. 271 p.
- Ling, E., Shirai, K., Kanekatsu, R., Kiguch, K. (2003). Classification of larval circulating hemocytes of the silkworm, *Bombyx mori*, by acridine orange and propidium iodide staining. *Histochemistry and Cell Biology*, 120, 505–511.



- Midtgaard, F. (1999). Is dispersal density-dependent in carabid beetles? A field experiment with *Harpalus rufipes* (Degeer) and *Pterostichus niger* (Schaller) (Col., Carabidae). *Journal of Applied Entomology*, 123, 9–12.
- Rohlf, F. J. (2013) tpsDIG Version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New-York.
- Shearin, A. F., Reberg-Horton, S. C., Gallandt, E. R. (2008). Cover crop effects on the activity-density of the weed seed predator *Harpalus rufipes* (Coleoptera: Carabidae). *Weed Science*, 56, 442–450.
- Shimizu, C., Shike, H., Klimpel, K. R., Burns, J. C. (2001). Hemolymph analysis and evaluation of newly formulated media for culture of shrimp cells (*Penaeus stylirostris*). *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Animal*, 37, 322–329.
- Thiele, H. U. (1977). Carabid beetles in their environments. Berlin: Springer-Verlag. 369 p.

Поступила в редакцію 05.04.2015

Как цитировать:

Д. Е. Решетняк, Д.Е. (2015). Морфологическая изменчивость гемоцитов *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) при питании кормами растительного и животного происхождения. *Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого*, 5 (1), 133-144. **crossref** <http://dx.doi.org/10.7905/bbmsspu.v5i1.969>

© Решетняк, 2015

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 3.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/)