

УДК 582.751.2 (571.15 + 571.151)

В.И. Ивлева

V.I. Ivleva

**ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
РОДА *GERANIUM* L. (GERANIACEAE) ФЛОРЫ АЛТАЯ****PALYNOMORPHOLOGICAL STUDY OF ALTAI REPRESENTATIVES
OF THE GENUS *GERANIUM* L. (GERANIACEAE)**

Аннотация. С помощью сканирующего электронного микроскопа проведено сравнительное изучение морфологии пыльцевых зерен 6 представителей рода *Geranium* из Алтайского края и Республики Алтай. Установлено, что наибольшее значение для систематики видов имеют признаки скульптуры второго ряда экзины и орнаментация поверхности пыльцевого зерна.

Ключевые слова: *Geranium*, сканирующий электронный микроскоп, пыльцевые зерна, экина.

Summary. Comparative investigation of the pollen grain morphology of six species of the genus *Geranium* from Altai province and Altai Republic had been conducted by a scanning electron microscopy (SEM) method. The features of the sculpture of exine and ornamentation of the pollen grain surface were found to have the principal significance for the systematics of this species.

Key words: *Geranium*, scanning electron microscopy, pollen grains, exine.

Род *Geranium* L. представлен на территории Алтайского края и Республики Алтай 14 видами (Крылов, 1935; Пешкова, 1996; Силантьева, 2003). Это, в основном, мезофитные травы, произрастающие в различных экологических условиях на равнинных и горных территориях. Для решения сложных вопросов таксономии и признания самостоятельности видов необходимо использование дополнительных методов исследования. С целью внесения ясности в вопрос о разграничении некоторых видов и выявления новых диагностических признаков нами было предпринято изучение пыльцевых зерен у 6 представителей рода с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

Исследованию морфологии пыльцевых зерен некоторых видов семейства Geraniaceae Juss. посвящены работы G. Erdtman (1943), Л.А. Куприяновой и Л.А. Алешиной (1972), А. Perveen et al. (1999); А. İlçim et al. (2008).

Материалы и методы.

Материалом послужили образцы пыльников с пыльцевыми зёрнами, взятые с гербарных экземпляров, собранных в 2008–2009 гг., хранящихся в гербарии АлтГУ (АЛТВ). Отбор проб производился с учетом следующей особенности: внутри видов рода *Geranium* имеются женские и обоеполюе особи (явление гинодиэзии). Так как у женских особей пыльцевые зёрна стерильны,

для исследования брались пыльники с обоеполюых экземпляров.

Исследование морфологии пыльцы проводилось с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) модели S-3400N (фирма Hitachi High-Technologies Corporation) в лаборатории Института водных и экологических проблем (ИВЭП СО РАН). Методика подготовки проб для Geraniaceae описана в работах А. Perveen et al. (1999); А. İlçim et al. (2008).

В совокупности исследовано около 200 пыльцевых зерен, в среднем по 15, 20, 25 для каждого вида. Предварительно сухие пыльцевые зёрна высвобождались из пыльников и крепились на металлические предметные столики с помощью двусторонней прозрачной клейкой ленты (скотча). Затем предметные столики с пыльцой подвергались напылению золото-палладиевой смесью в течение 6 мин с силой тока 18–20 мА напылителем SC7620 mini Sputter coater (фирма Quorum Technologies). Съёмка производилась при увеличении от ×850 для фотографирования общего вида пыльцевого зёрна и при увеличении до ×32 000 для фотографирования деталей поверхности экзины. При описании морфологии пыльцевых зерен использована терминология, предложенная в работах Куприяновой, Алешиной (1967, 1972) и Hesse et al. (2009).

Алтайский государственный университет, пр-т Ленина, 61; 656049, Барнаул, Россия; e-mail: ferrary08@rambler.ru
Altai State University, Lenina st., 61; 656049, Barnaul, Russia

Поступило в редакцию 09.09.2010 г.

Submitted 09.09.2010

Исследованные образцы.

***Geranium albiflorum* Ledeb.:** Алтайский край, Чарышский р-н, Коргонский хребет, склон северной экспозиции, смешанный лес. 22.06.2008; Алтайский край, Чарышский р-н, Коргонский хребет, склон северной экспозиции, субальпийский луг, h~1450 м н. ур. м. 22.06.2008; Алтайский край, Чарышский р-н, водораздел рек Чарыш и Сентелек, 10 км северо-западнее с. Покровка, склон южной экспозиции, суходольный луг. 23.06.2008; Алтайский край, Чарышский р-н, верховья р. Чесноковка, 10 км на восток от с. Сентелек h~1060 м н. ур. м. 23.06.2008.

***G. krylovii* Tzvel.:** Алтайский край, Чарышский р-н, окр. с. Майорка, 3 км на восток, смешанный лес. 25.06.2008; Алтайский край, Чарышский р-н, водораздел рек Чарыш и Сентелек, 10 км северо-западнее с. Покровка, склон южной экспозиции, суходольный луг. 23.06.2008; Алтайский край, Чарышский р-н, Коргонский хр., склон сев. экспозиции, граница смешанного леса и субальпийского луга, h~1300 м н. ур. м. 22.06.2008; Алтайский край, Чарышский р-н, Коргонский хр., склон сев. экспозиции, субальпийский луг, h~1500 м н. ур. м. 22.06.2008; Республика Алтай, Улаганский р-н, отрог Айгулакского хр., у истока р. Бельгибаш, субальпийский луг. 06.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-н, 5 км от с. Чибит, сев. склон отрога Северо-Чуйского хр., ущелье, лиственнично-еловая тайга с примесью пихты. 03.07.2009.

***G. laetum* Ledeb.:** Алтайский край, Чарышский р-н, окр. бывш. с. Малая Татарка, заросли кустарников и высокотравный луг. 23.06.2008; Алтайский край, Чарышский р-н, 8 км на северо-восток от с. Покровка, маральник, смешанный лес. 25.06.2008; Республика Алтай, Улаганский р-н, 4 км западнее с. Чибит, юго-восточный склон отрога Айгулакского хр., лиственничное редколесье. 02.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-н, 5 км от с. Чибит, подножье отрога Северо-Чуйского хр., ущелье, закустаренная степь. 03.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-н, берег Мертвого озера, остепненный луг, h~2000 м н. ур. м. 07.07.2009.

***G. pseudosibiricum* J. Mayer:** Алтайский край, Чарышский р-н, окр. бывш. с. Малая Татарка, заросли кустарников и высокотравный луг. 23.06.2008; Алтайский край, Чарышский р-н, 8 км на северо-восток от с. Покровка, маральник, смешанный лес. 25.06.2008; Республика Алтай, Улаганский р-н, Курайский хр., окр. акташских рудников, 5 км от с. Акташ, субальпийский луг,

h~2000 м н. ур. м. 01.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-н, отрог Айгулакского хр., у истока р. Бельгибаш, субальпийский луг. 06.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-н, берег Мертвого озера, остепненный луг, h~2000 м н. ур. м. 07.07.2009.

***G. pratense* L. s. str.:** Алтайский край, Павловский р-н, с. Колыванское, березовая роща, h=208 м н. ур. м., 53° с. ш., 82° в. д.; Алтайский край, Павловский р-н, с. Колыванское, залежь, h=210 м н. ур. м., 53° 01'46,0" с. ш., 82° 52'31,1" в. д.; Алтайский край, Чарышский р-н, окр. с. Сентелек, лев. бер. р. Чарыш, суходольный луг. 25.06.2008; Республика Алтай, Улаганский р-н, берег Мертвого озера, остепненный луг, h~2000 м н. ур. м. 07.07.2009; Алтайский край, Курьинский р-н, окр. с. Колывань, опушка соснового бора. 22.07.2009; Алтайский край, Чарышский р-н, окр. с. Майорка, подножье г. Колокольня. 20.09.2009. Гребенникова А.Е.

***G. pratense* subsp. *sergievskajae* Peschkova:** Республика Алтай, Улаганский р-н, 4 км западнее с. Чуя, южный степной склон отрога Айгулакского хр. 28.06.2009; Республика Алтай, Улаганский р-н, 4 км западнее с. Чибит, южный склон отрога Айгулакского хр., закустаренная степь, h~1300 м н. ур. м. 02.07.2009; Республика Алтай, Улаганский р-н, 5 км от с. Чибит, подножье отрога Северо-Чуйского хр., ущелье, остепненный луг. 3.07.2009.

Результаты и их обсуждение.

С помощью СЭМ изучены пыльцевые зерна у 6 видов рода *Geranium* из разных районов Алтайского края и Республики Алтай. Виды *G. albiflorum*, *G. krylovii*, *G. pseudosibiricum*, *G. laetum* принадлежат к типовой секции *Geranium* и делятся на две группы родства: *G. albiflorum* – *G. krylovii*, *G. pseudosibiricum* – *G. laetum*. *Geranium pratense* и *G. pratense* subsp. *sergievskajae* относятся к секции *Recurvata* (Knuth) Novosselova (Новосёлова, 1999, Цыренова, 2007). Эти пары видов сходны между собой по многим морфологическим признакам. Пыльцевые зерна у *G. albiflorum*, *G. krylovii*, *G. laetum*, *G. pseudosibiricum* и *G. pratense* subsp. *sergievskajae* были изучены впервые.

При описании пыльцевых зерен учитывались следующие признаки:

1. Размер пыльцевых зерен: крупные (50–100 мкм) или очень крупные (более 100 мкм).

2. Форма пыльцевых зерен (определяется отношением полярной оси к экваториально-

му диаметру): сфероидальная или сплющено-сфероидальная.

3. Количество, размеры, форма поры – наружная, погруженная, вогнутая, округлая.

4. Расположение пор: поры расположены симметрично (в 3-х плоскостях симметрии).

5. Апертура – бороздно-поровая.

6. Скульптура первого ряда: булавовидная

7. Скульптура второго ряда: сетчатая, сплошная.

8. Размер головок – мелкие и крупные.

9. Орнаментация (общий рисунок поверхности) пыльцевых зерен: звездчатая, сетчато-звездчатая.

В результате исследования было установлено, что пыльцевые зерна (п. з.) у всех 6 видов рода радиально-симметричные, равнополярные (изополярные), одиночные (монады), 3-бороздно-поровые, все п. з. имеют сплющено-сфероидальную форму, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора – округлые. Полярная ось (п. о.) во всех случаях была больше экваториального диаметра (э. д.). Средние размеры п. о. и э. д. различаются на видовом уровне. Борозды в большинстве случаев короткие, широкие, с неровными краями. Поры крупные, округлые или овальные, выпуклые, вогнутые или погруженные. Определяющее значение имеет скульптура поверхности экзины. У всех 6 исследованных видов скульптура первого ряда булавовидная – образована булавовидными выростами. Скульптура второго ряда сетчатая или сплошная, равноячеистая или с различным размером ячеек и их очертаниями (таблица).

В целом для семейства характерно трехлопастное очертание пыльцевых зерен с полюса и округлое с экватора, поэтому этот признак не включен в описание.

Geranium albiflorum. П. з. крупные, 3-бороздно-поровые. П. о. 66,2–69,4(70,0) мкм, э. д. 62,9–67,3 мкм. Борозды короткие, широкие, с неровными краями, ок. 18,9 мкм дл., 15,7 мкм шир. Поры крупные, овальные, выпуклые, вогнутые или погруженные, с неровным краем, 17,2–34,0 мкм дл., 12,2–22,7 мкм шир. Скульптура первого ряда булавовидная. Стерженьки толстые, тупые, головки округлые или немного сжатые с боков, с 2, редко 3 или 4 притупленными верхушками (крупные – 0,933 мкм, мелкие – 0,42 мкм), по высоте равными или немного большими стерженька. Скульптура второго ряда почти сплошная. Ячейки слабо выражены. Орнаментация рассеянно-звездчатая (рис. 1, 2. – 1).

G. krylovii. П. з. крупные, 3-бороздно-поровые. П. о. (70,5)72,7–77,7 мкм, э. д. 61,2–62,9 мкм. Борозды более или менее длинные около 24,2 мкм, широкие, около 8,94 мкм. Поры крупные, округлые или овальные, выпуклые, вогнутые или погруженные, с неровным краем, 18,4–27,3 мкм дл., 16,1–19,2 мкм шир. Скульптура первого ряда булавовидная. Головки овальные, с 3, редко 2 или 4 притупленными верхушками, постепенно переходящими в стерженек, примерно равными ему по высоте. Средний размер маленьких головок 0,762 мкм, больших – 1,054 мкм. Скульптура второго ряда сетчатая, с различными размерами ячеек. Ячейки овальные или почти округлые, 1,66–2,77 мкм дл., 1,1–2,71 мкм шир. Орнаментация сетчато-звездчатая (рис. 1, 2. – 2).

G. pseudosibiricum. П. з. крупные, 3-бороздно-поровые. П. о. (78,5)80,6–86,3 мкм, э. д. (68,4)70,2–76,9 мкм. Борозды короткие, широкие, с неровными краями, 31,64 мкм дл., 12,7 мкм шир. Поры крупные, овальные, выпуклые, вогнутые или погруженные, с неровным краем, 11,5–25,4 мкм дл., 8,2–18,8 мкм шир. Скульптура первого ряда булавовидная. Стерженьки короткие, булавовидные, короче головок примерно в 2 раза, очень плотно сидящие. Головки крупные, в очертании почти округлые, с 2, 3 или 4 гладкими вершинами. Средний размер крупных головок 1,72 мкм, мелких 0,93 мкм. Скульптура второго ряда сплошная, невыраженно ячеистая (рис. 1, 2. – 3).

G. laetum. П. з. крупные, 3-бороздно-поровые. П. о. 82,4–84,2 мкм, э. д. (73,5)74,0–79,0 мкм. Борозды короткие, широкие, 33,45 мкм дл., 16,95 мкм шир. Поры крупные, овальные, выпуклые, вогнутые или погруженные, с неровным краем, 13,2–17,6 мкм дл., 11,1–22,6 мкм шир. Скульптура первого ряда булавовидная. Стерженьки тонкие, немного короче головок. Головки с 3, 4 или 5 вершинами, постепенно переходящими в стерженек. Между вершинами головки имеются поперечные полосы. Средний размер крупных головок 2,77 мкм, мелких 1,73 мкм. Скульптура второго ряда сетчатая, крупноячеистая. Ячейки в очертании округлые или неправильно-овальные, 2,2–5,8 мкм в диам. Орнаментация сетчато-звездчатая (рис. 1, 2. – 4).

***G. pratense* s. str.** П. з. крупные или очень крупные, 3-бороздно-поровые. П. о. (97,6)102–111 мкм, э. д. (87,8)94,7–97 мкм. Борозды короткие, широкие, 27,53 мкм дл., 18,87 мкм шир. Поры крупные, почти округлые, выпуклые, во-

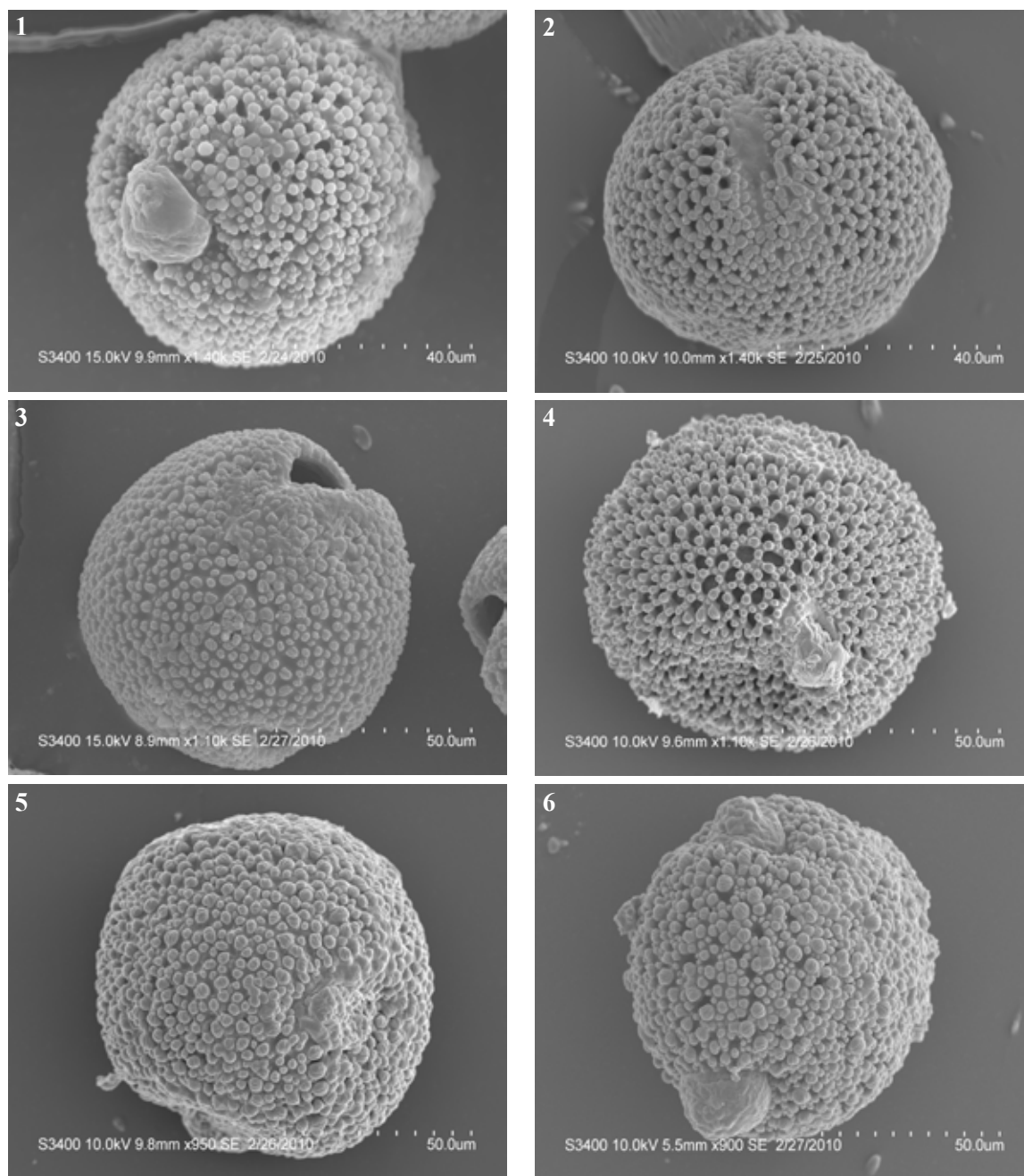


Рис. 1. Пыльцевые зерна видов рода *Geranium* (СЭМ): 1 – *G. albiflorum*; 2 – *G. krylovii*; 3 – *G. pseudosibiricum*; 4 – *G. laetum*; 5 – *G. pratense* s. str.; 6 – *G. pratense* subsp. *sergievskajae*.

гнутые или погруженные, расположены симметрично, 18,1–20,3 мкм дл, 13,4–20,9 мкм шир. Скульптура первого ряда булавовидная. Головки колонки округлые или слегка сжатые с боков, разного размера. Средний размер крупных головок 1,8 мкм, мелких 0,77 мкм. Стерженьки короткие, толстые, короче головок. Головки с 3, 4 или 5 верхушками. Скульптура второго ряда сплошная, ячейки слабо выражены. Иногда наряду с нормальными, присутствуют сдвоенные, более мелкие (в 2 раза) п. з (рис. 1, 2. – 5).

***G. pratense* subsp. *sergievskajae*.** П. з. крупные, 3-бороздно-поровые. П. о. 92,1–95,6 мкм, э.

д. (86,7)93,7–99,7 мкм. Борозды короткие, широкие, 29,27 мкм дл., 16,53 мкм шир. Поры крупные, округлые, выпуклые, вогнутые или погруженные, 16,0–25,0 мкм дл. 14,7–18 мкм шир. Скульптура первого ряда булавовидная. Стерженьки короткие, толстые, короче головок. Головки округлые, крупные или мелкие, имеют 2–5 притупленных, продольных вершины, между которыми есть поперечные полосы. Иногда поверхность головок бугорчатая. Средний размер крупных головок 2,22 мкм, мелких 1,40 мкм. Крупные головки ясно выделяются на фоне мелких. Скульптура второго ряда представлена ячейками различных

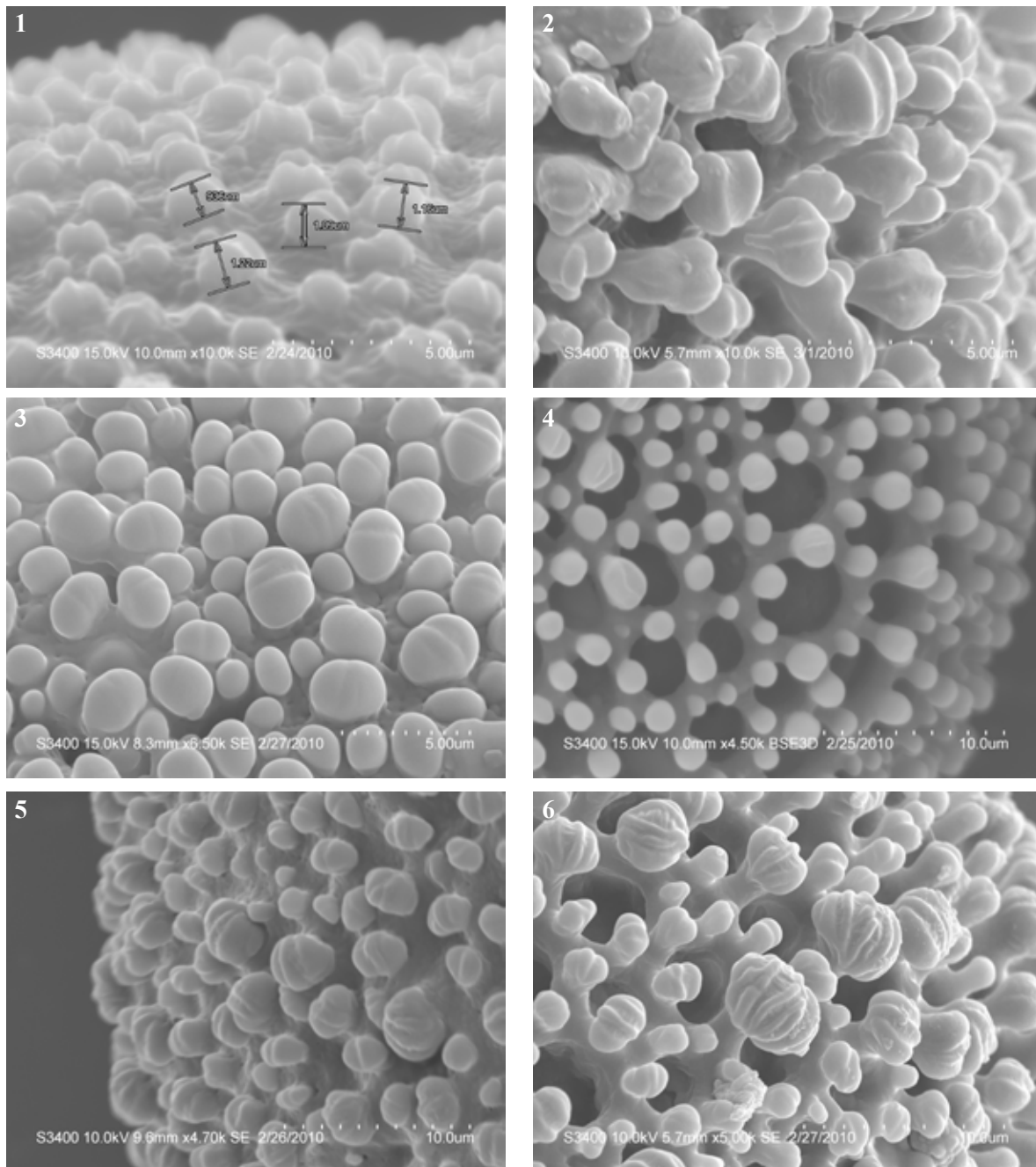


Рис. 2. Скульптура поверхности пыльцевых зерен рода *Geranium* (СЭМ): 1 – *G. albiflorum*; 2 – *G. krylovii*; 3 – *G. pseudosibiricum*; 4 – *G. laetum*; 5 – *G. pratense* s. str.; 6 – *G. pratense* subsp. *sergievskajae*.

размеров, иногда сплошная. Ячейки в очертании овальные или угловато-овальные, 2,13–4,28 мкм дл., 1,83–3,56 мкм шир. Орнаментация сетчато-звездчатая с ясно выделяющимися крупными головками (рис. 1, 2. – 6).

В результате исследования образцов установлено, что изученные виды *Geranium* различаются в группах родства по ряду признаков: размерам пыльцевых зерен, скульптуре второго ряда экзины, размерам пор и борозд, размерам и поверхности головок, орнаментации поверхности пыльцевых зерен.

Скульптура второго ряда заметно отличается у пары видов *G. albiflorum* и *G. krylovii*: у первого вида она почти сплошная, а у второго – сетчатая. Возможно, справедливо мнение, что *G. albiflorum* и *G. krylovii* действительно самостоятельные виды, но требуются еще дальнейшие популяционные исследования морфологии цветоножки и чашечки.

Полиморфный вид с широким ареалом *G. pseudosibiricum* и алтайский *G. laetum* на Алтае макроморфологически сходны, но по всем признакам пыльцевых зерен можно сделать вывод об их независимости.

Таблица

Диагностические признаки пылевых зерен видов рода *Geraanium*

| Вид | Полярная ось (P), мкм | Экваториальный диаметр (E), мкм | Скульптура эскины | | Размер ячеек, мкм | Размер головок, мкм | | Поверхность головок | Орнаментация | Размеры пор, мкм |
|---|-----------------------|---------------------------------|-------------------|---|-------------------------|---------------------|--------|--|---|-------------------------|
| | | | 1-й ряд | 2-й ряд | | крупные | мелкие | | | |
| <i>G. albiflorum</i> | 66,2–69,4 (70,0) | 62,9–67,3 | булаво-видная | почти сплошная, ячейки слабо выражены | | 0,93 | 0,42 | с 2, редко 3 или 4 притупленными верхушками | рассеянно-звездчатая | 17,2–34,0×12,2–22,7 |
| <i>G. krylovii</i> | (70,5)72,7–77,7 | 61,2–62,9 | булаво-видная | сетчатая, разночаечистая, ячейки овальные или почти округлые | 1,66–2,77 ×1,1–2,71 | 1,05 | 0,76 | с 3, редко 2 или 4 притупленными верхушками | сетчато-звездчатая | 18,4–27,3 ×16,1–19,2 |
| <i>G. pseudosibiricum</i> | (78,5)80,6–86,3 | (68,4)70,2–76,9 | булаво-видная | сплошная, невыраженно ячеистая | | 1,72 | 0,93 | с 2, 3 или 4 гладкими вершинами | | 11,5–25,4 ×8,2–18,8 |
| <i>G. laeum</i> | 82,4–84,2 | (73,5)74,0–79,0 | булаво-видная | сетчатая, крупночаечистая, ячейки в очертании округлые или неправильно-овальные | 2,20–5,80 | 2,77 | 1,73 | с 3, 4 или 5 вершинами, постепенно переходящими в стерженек | сетчато-звездчатая | 13,2–17,6 ×11,1–22,6 |
| <i>G. pratense</i> s. str | (97,6)102,0–111,0 | (87,8)94,7–97,0 | булаво-видная | сплошная, ячейки слабо выражены | | 1,80 | 0,77 | с 3, 4 или 5 верхушками | не выражена | 18,1–20,3 ×13,4–20,9 |
| <i>G. pratense</i> subsp. <i>sergievskajae</i> | 92,1–95,6 | (86,7)93,7–99,7 | булаво-видная | разночаечистая, ячейки в очертании овальные или угловато-овальные | 2,13–4,28 ×1,83–3,56 | 2,22 | 1,40 | 2–5 притупленных, продольных вершины, между которыми есть поперечные полосы, иногда поверхность головок бугорчатая | сетчато-звездчатая с резко выделяющимися крупными головками | 16,0–25,0 ×14,7–18,0 |

У таксонов *G. pratense* s. str. и *G. pratense* subsp. *sergievskajae* скульптура второго ряда эскины заметно отличается: она сплошная, со слабо выраженными ячейками у *G. pratense* и сетчатая, разнорядная у *G. pratense* subsp. *sergievskajae*. Орнаментация поверхности п. з. не выражена у *G. pratense* и сетчато-звездчатая с ясно выделяющимися крупными головками у *G. pratense* subsp. *sergievskajae*. Поэтому, возможно, *G. pratense* subsp. *sergievskajae* заслуживает ранга самостоятельного вида, тем более, что подвид отличается от *G. pratense* s. str. характером опушения стебля и степенью рассеченности листовой пластинки.

В результате палиноморфологического исследования нами показано, что наибольшее значение для систематики видов рода *Geranium* име-

ют признаки скульптуры второго ряда эскины и орнаментация поверхности пыльцевого зерна.

Благодарности.

Автор выражает глубокую признательность к.б.н., зав. лабораторией водной экологии ИВЭП СО РАН В.В. Кириллову за предоставленную возможность работы на сканирующем электронном микроскопе, аспиранту лаборатории водной экологии ИВЭП СО РАН А.В. Дьяченко за помощь при работе на СЭМ, ведущему научному сотруднику лаборатории систематики высших сосудистых растений и флорогенетики ЦСБС СО РАН, д.б.н., С.В. Овчинниковой, моему научному руководителю д.б.н., проф. М.М. Силантьевой (АлтГУ) за помощь в организации работы и подготовке статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Крылов П.Н.** Флора Западной Сибири. – Томск, 1935 – Т. 8. – 282 с.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А.** Палинологическая терминология покрытосеменных растений. – Л.: Наука, Ленингр. отд., 1967. – 85 с.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А.** Пыльца и споры растений европейской части СССР. Руководство в трех томах Т. 1. – Л.: Наука, Ленингр. отд., 1972. – 171 с.
- Новосёлова М.С.** Обзор семейства Geraniaceae во флоре российского Дальнего Востока // Бот. журн., 1999. – Т. 84, № 5. – С. 127–136.
- Силантьева М.М.** Семейство Geraniaceae // Определитель растений Алтайского края / И.М. Красноборов, М.Н. Ломоносова, Д.Н. Шауло и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2003. – С. 284–286.
- Пешкова Г.А.** Семейство Geraniaceae // Флора Сибири. Т. 10: Geraniaceae – Cornaceae / М.Г. Пименов, Н.В. Власова, В.В. Зуев, Г.А. Пешкова и др.: в 14 т. – Новосибирск: Наука. Сиб. издат. фирма РАН, 1996. – С. 8–22.
- Цыренова Д.Ю.** Герани (*Geranium*, Geraniaceae) в бассейне Амура. Систематика, распространение, филогения. – Хабаровск: Изд-во ДВГГУ, 2007. – 182 с.
- Erdtman G.** An introduction to pollen analysis. – Waltham, Massachusetts: Chronica Botanica Company, 1943. – P. 101–103.
- Hesse M., Zetter R., Halbritter H., Weber M., Buchner R., Frosch-Radivo A., Ulrich S.** Pollen Terminology. An illustrated Handbook. – Wien: Springer-Verlag, 2009. – 261 p.
- İlçim A., Dadandi M.Y., Çenet M.** Morphological and palynological studies on *Geranium tuberosum* L. (Geraniaceae) // Journal of Applied Biological Sciences, 2008. – Vol. 3. – P. 69–73.
- Perveen A., Gaiser M.** Pollen flora of Pakistan – XV. Geraniaceae // Tr. J. of Botany, 1999. – Vol. 23. – P. 263–269.