



**В.Г. Иванюк, член-корреспондент ААН РБ, доктор биологических наук, профессор**

**Г.К. Журомский, научный сотрудник**

Белорусский НИИ картофелеводства

**О.В. Авдей, старший научный сотрудник**

Белорусский НИИ защиты растений

УДК 632.481.146

## Структура популяции *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary – возбудителя фитофтороза картофеля – в Беларуси

*Приведены результаты изучения популяции возбудителя фитофтороза по признаку вирулентности к картофелю и типам совместимости. Установлен характер изменений в популяции патогена и их причины.*

*The article provides the results of studying the population of potato late blight causative agent by virulence to potato and mating types along the whole history of fungi studies in Belarus and establishes the nature of changes in the population of the pathogen as well as their reasons.*

Несмотря на более чем полуторавековую историю изучения, фитофтороз по-прежнему относят к числу самых вредоносных болезней картофеля. Особую актуальность эта проблема приобрела в последние 15-20 лет, что непосредственно связано с быстрыми и существенными изменениями в биологии возбудителя болезни. Во многих странах мира, в том числе и в Беларуси, у *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary обнаружен половой процесс и отмечено значительное изменение паразитических свойств патогена. Наблюдается изменение характера развития болезни, адаптационной способности патогена к факторам внешней среды. Расширился спектр вирулентности и повысилась его агрессивность. Все больший удельный вес в популяции возбудителя фитофтороза стали занимать сложные расы.

В настоящее время выделяют 3 этапа изменения вирулентности, агрессивности *Ph. infestans* и потери сортами устойчивости к патогену [13].

На протяжении 1950-1966 гг. его расовый состав на территории бывшего СССР и за рубежом был стабильным. В популяции *Ph. infestans* преобладали простые расы 0, 1 и 1.4 [1, 10].

В конце 60-70-х годов появились новые гены вирулентности, повысилась агрессивность возбудителя болезни и стали поражаться ранее устойчивые сорта. В популяции патогена увеличился удельный вес сложных рас [12, 18].

Существенное изменение паразитических свойств *Ph. infestans* отмечено в 80-х годах. В этот период наблюдалось значительное поражение ботвы, стеблей и клубней сортов и гибридов картофеля, длительное время сохранявших устойчивость. В популяции ежегодно стали преобладать сложные расы, включающие 6 и более генов вирулентности [8, 9].

В Беларуси изучение расового состава возбудителя фитофтороза начато в 1960 г. Н.А. Дорожкиным и З.И. Ремневой. Значительный вклад в изучение болезни и биологии ее возбудителя в условиях республики внесли также С.И. Бельская, В.В. Псарева, В.Г. Иванюк, А.М. Кремнева, Р.Г. Казак, Панасевич С.Г. и др.

В результате анализа имеющихся данных о расовом составе *Ph. infestans* и полученных нами установлено, что возбудитель фитофтороза в Беларуси представлен большим числом физиологических рас. Начиная с 1960 г., разными авторами идентифицировано 376 рас патогена. Большая часть их (267, или 71,0%) не сохранялась дольше одного сезона (табл. 1).

Вместе с тем имеются расы, которые присутствовали в популяции длительное время (20 и более лет). Так, раса 1.4 встречалась на протяжении 26 лет, раса 4 – 23 года, раса 1 – 20 лет. Кроме того, долгое время они имели в популяции значительный удельный вес – до 100%.

Анализ появления новых рас в популяции возбудителя фитофтороза за всю историю изучения в Беларуси позволил выделить отдельные этапы изменения вирулентности *Ph. infestans* по отношению к картофелю. Так, по данным Н.А. Дорожкина и др. [11], популяция патогена в период с 1960 по 1966 г. была представлена 15 расами, состоящими из 6 генов вирулентности (1, 2, 3, 4, 6, хуз). Доминировали расы 1, 4, 1.4. На протяжении последующих 10 лет (1967-1976 гг.) расовый состав возбудителя фитофтороза оставался стабильным, т.е. в популяции патогена не было обнаружено новых рас (рис. 1, 2). Преобладали, как и прежде, генотипы 1, 4 и 1.4 [4]. Такая ситуация, на наш взгляд, явилась следствием культивирования в Беларуси на значительных площадях сортов, близких по генотипическому составу. К этому времени были выведены и получили

**Таблица 1.** Продолжительность периода сохранения рас в популяции *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary в Беларуси (1960-2000 гг.)

Продолжительность периода встречаемости рас, число лет	Сохранялась рас	
	шт.	%
26	1	0,3
23	1	0,3
20	2	0,5
18	2	0,5
17	2	0,5
16	1	0,3
15	2	0,5
14	1	0,3
13	1	0,3
11	1	0,3
8	1	0,3
7	3	0,8
6	4	1,1
5	3	0,8
4	11	2,9
3	18	4,8
2	55	14,5
1	267	71,0
Всего	376	100

широкое распространение в республике сорта Агрономический ( $R_1$ ), Зазерский ( $R_1$ ), Детскосельский ( $R_1$ ), Лошицкий ( $R_4$ ), Темп ( $R_1$ ), Кандидат ( $R_1$ ), Разваристый ( $R_1$ ) с генотипом устойчивости к фитофторе  $R_1$  и  $R_4$ , что позволило патогену быстро приспособиться к ним:

Стабильность популяции возбудителя фитофтороза с доминированием в ней трех рас на основе лишь двух генов вирулентности позволяла вести селекцию на вертикальный тип фитофтороустойчивости.

Однако, начиная с 1977 г., отмечен всплеск появления новых рас *Ph. infestans* (рис. 1). За этот период в популяции патогена были выявлены все известные гены вирулентности, увеличилась доля сложных рас, включающих 2 и более генов вирулентности.

К числу вероятных причин, повлиявших на стабильность популяции *Ph. infestans*, следует отнести прежде всего начало опытно-производственного, а затем и производственного применения на семеноводческих посадках картофеля против фитофтороза фунгицида ридомила (действующее вещество металаксил). На рисунке 2 показаны объемы производственного применения системных препаратов на посевах картофеля в Минской области. С их ростом наблюдалось усиление образования новых рас *Ph. infestans*.

В начале 90-х годов наметился спад в формировании новых рас. К этому времени их насчитывалось уже лишь 167. Однако такая ситуация сохранялась недолго и в 1993 г. было отмечено резкое увеличение расового разнообразия возбудителя фитофтороза. Так, за период с 1993 по 2000 г. в популяции патогена выявлено больше рас, чем за всю предыдущую историю их изучения – 22 года. Кроме того, в последние годы в стране наблюдается сильная ди-

намичность популяции *Ph. infestans*, т.е. из года в год состав рас полностью изменяется, и не выявляются расы, которые встречались бы ежегодно. Так, за период с 1995 по 2000 г. из 176 дифференцированных нами рас только 11 присутствовали в популяции 2 года, а 149 ранее в республике не обнаруживались.

Сильная изменчивость патогена делает бесперспективной селекцию на сверхчувствительный тип фитофтороустойчивости и значительно осложняет работу по оценке селекционного материала картофеля на восприимчивость к фитофторозу. Поэтому для создания искусственных инфекционных фонов следует использовать максимально возможное число рас с широким спектром вирулентности и обладающих высокой агрессивностью.

Такие резкие изменения в биологии *Ph. infestans* могут быть связаны с появлением у возбудителя заболевания  $A_2$  типа совместимости, что сделало возможным протекание полового процесса и, следовательно, увеличение расового разнообразия патогена [7].

До недавнего времени во всех картофелеводческих странах мира популяция *Ph. infestans* была представлена типом совместимости  $A_1$  и только в Центральной Мексике, на родине картофеля, выявлялись оба типа спаривания –  $A_1$  и  $A_2$ . В последнее десятилетие ситуация в отношении *Ph. infestans* резко изменилась. С 1981 по 1983 г. изоляты  $A_2$  типа совместимости были выделены из пораженных органов картофеля в Англии, Швейцарии, Египте, Германии, Нидерландах и других странах [14, 19, 20, 25]. На территории бывшего СССР  $A_2$  был выявлен в 1985 г. на Ярославской областной сортоиспытательной станции на инфицированных клубнях сорта Гатчинский. В настоящее же время ареал этой формы расширился на многие регионы России, Украины, Эстонии и другие страны [6, 8].

В мировой литературе широко обсуждается вопрос о происхождении типа спаривания  $A_2$  *Ph. infestans* за пределами Мексики. В результате обобщения информации по данному вопросу Goodwin S.B. и Drenth A. [16] предложили 4 основные гипотезы появления типа  $A_2$  в разных районах мира:

1. Тип совместимости  $A_2$  всегда присутствовал в популяции, но не был выявлен.
2.  $A_2$  распространился благодаря миграции на все континенты.
3. Тип  $A_2$  произошел вследствие мутации или митотической рекомбинации.
4. Изменение типа спаривания произошло в результате использования фунгицидов группы фениламинов в борьбе с фитофторозом картофеля.

Если предположить, что  $A_2$  появился вследствие изменения типа спаривания в результате мутации или митотической рекомбинации, то изоляты  $A_2$  должны быть генетически почти идентичными  $A_1$ . В действительности же, по данным многих исследователей, они имеют значительные генетические различия между собой [17, 25].

Так как на Европейском континенте появление  $A_2$  типа во времени совпадает с массовым использованием металаксилы в борьбе с фитофторозом картофеля, то ряд авторов предполагает и доказывает это экспериментально, что

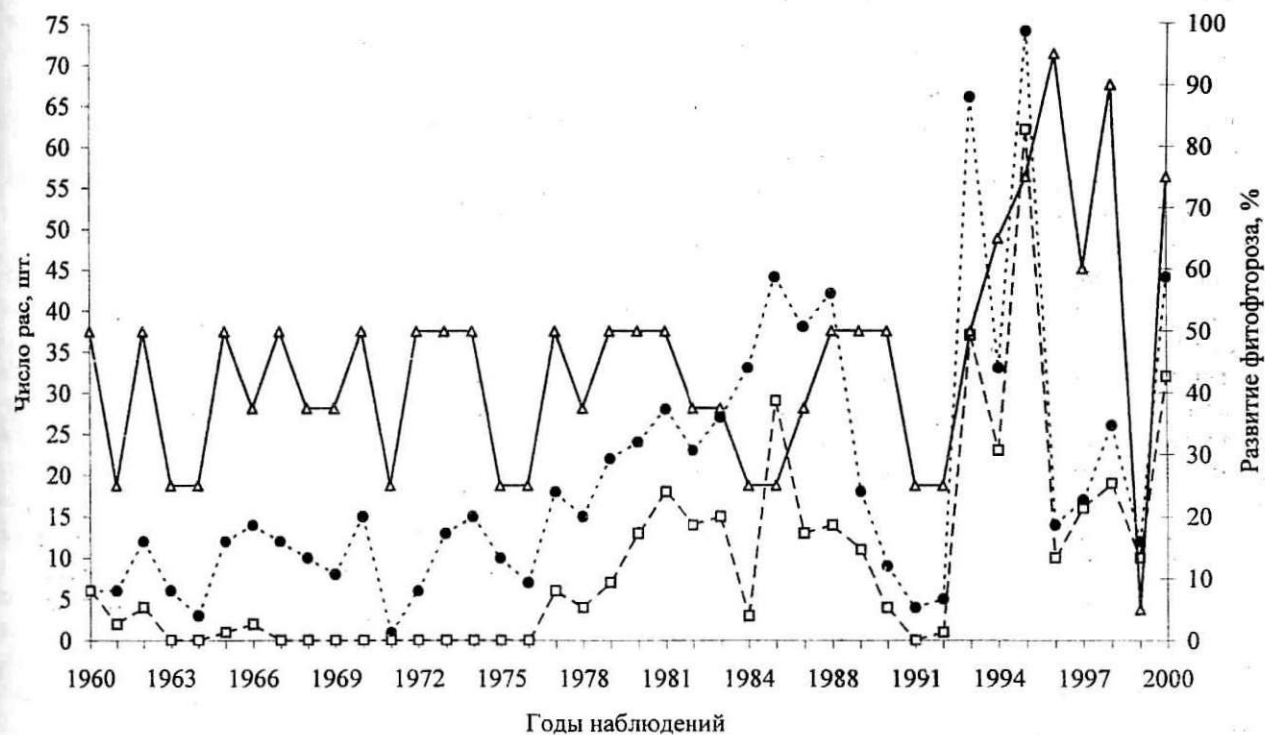


Рис. 1. Динамика расового состава возбудителя фитофтороза картофеля, 1960-2000 гг.

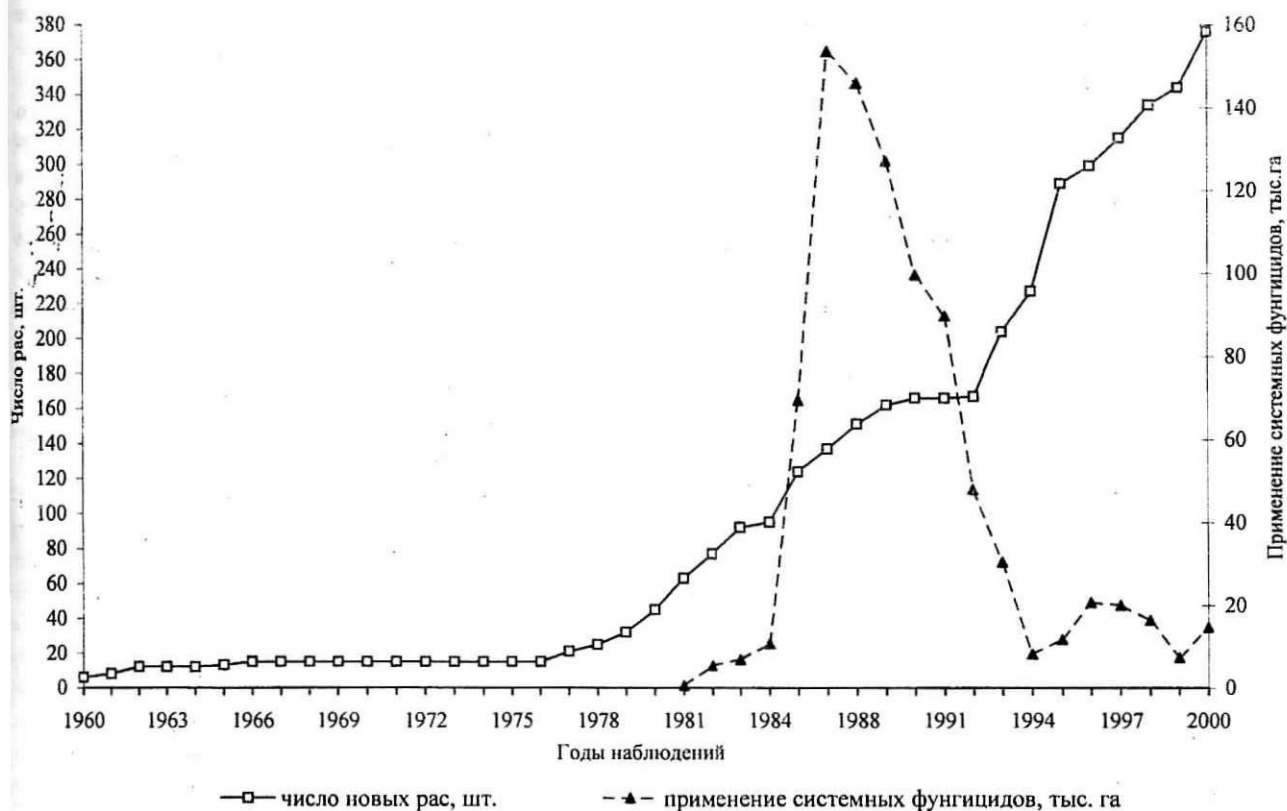


Рис. 2. Появление новых рас в популяции *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary

под влиянием фунгицидов возможна реверсия типа спаривания [3, 21].

Наиболее обоснованной и признанной считается гипотеза происхождения типа  $A_2$  вследствие массовой миграции его из Мексики в другие страны с семенным картофелем и замещения старых популяций новыми. За всю историю изучения этого патогена различают 2 волны расселения *Ph.infestans* из Мексики в страны Старого Света. Первая волна миграции произошла в первой половине прошлого века. Полагают, что патоген из Мексики был случайно завезен с картофелем в США и оттуда распространился по всему миру. В данном случае популяция была представлена только  $A_1$  типом совместимости. В 80-х годах нашего столетия наблюдалась вторая волна миграции возбудителя фитофтороза из Мексики, в результате которой популяции в Старом Свете изменились и стали похожими на мексиканские, где тип спаривания  $A_2$  по частоте встречаемости можно сравнить с типом  $A_1$  [19, 22].

По А.А. Galindo и М.Е. Gallegly, тип совместимости – это генетически закрепленный признак, который характеризует половое поведение изолятов *Ph.infestans*, показывающий возможность или невозможность скрещивания их друг с другом. Скрещивание возможно только между изолятами  $A_1$  и  $A_2$  типов совместимости [15].

Важная роль во внутривидовых взаимоотношениях отводится самооплодотворяемым изолятам ( $A_1A_2$ ). По данным Долговой А.В. и др. [3], Ко W.H. [21] и Pietkiewicz I. [23], самофертильность нужно понимать как промежуточное состояние, способное привести к возникновению противоположного типа спаривания.

Совместное развитие изолятов  $A_1$  и  $A_2$  типов спаривания на одном листе, стебле или клубне, а также при скрещивании в чистой культуре может привести к образованию половых структур – ооспор. После периода покоя, необходимого для дозревания, ооспоры способны к прорастанию. Конидии или зооспоры, образовавшиеся в результате прорастания ооспор, могут вызывать заражение здоровых ростков в почве, формируя таким образом первичные очаги инфекции, дающие начало развитию полового потомства фитофторы. Ооспоры хорошо переносят

неблагоприятные условия зимнего периода и при отсутствии севооборота возможно заражение растений на самых ранних стадиях развития картофеля. По данным I.E.Pittis и R.C.Shattock [24], ооспоры, образованные in planta и вносимые в почву, являются инфекционными на протяжении почти 35 лет.

В настоящее время на территории Беларуси, так же, как и в других странах, в популяции *Ph.infestans* наряду с типом спаривания  $A_1$  присутствует тип  $A_2$  (табл. 2).

В 1989-1992 гг. тип совместимости  $A_2$  не имел широкого распространения. На его долю приходилось не более 3,8% изолятов. В последние годы ситуация существенно изменилась. Уже в 1993 г. нами отмечено резкое увеличение количества  $A_2$  на территории Беларуси, а в 1994 г. его содержание уже достигало 53,6%. Причину снижения числа изолятов  $A_2$  типа совместимости в 1995 и 1999 г. (12,9 и 23,1%, соответственно), на наш взгляд, можно объяснить результатами исследований Воробьевой Ю.В., Гриднева В.В. [2] и Дьякова Ю.Т. [5]. По их данным, в популяциях *Ph.infestans* преобладает тип  $A_1$  и расщепление  $A_1:A_2$  составляет 2:1, 3:1 и т.д. Кроме того, авторами высказано предположение о сложном наследовании типа совместимости, которое контролируется тремя парами генов, а не одной, как считалось раньше. Расщепление в данном случае может быть 1:1, 4:3, 3:1 и т.д., т.е. соответствовать результатам, экспериментально полученным нами в Беларуси.

С 1995 г. на территории республики почти ежегодно присутствует самофертильный (самооплодотворяемый) тип  $A_1A_2$  (табл. 2). Изоляты, отнесенные нами к этому типу, способны образовывать ооспоры как с  $A_1$ , так и с  $A_2$ , а также и без них.

Установлено, что агроклиматические условия зон республики существенно не влияют на распространенность типов спаривания. Доля содержания типа совместимости  $A_2$  во всех регионах находилась в пределах от 20 до 30%. Анализ данных не выявил зависимости между распространенностью типов  $A_1$  и  $A_2$  на различных по устойчивости к фитофторозу и скороспелости сортах картофеля. Тип спаривания  $A_2$  был идентифицирован нами на сортах как

Таблица 2. Соотношение типов совместимости  $A_1$ ,  $A_2$  и  $A_1A_2$  в популяции *Ph.infestans*

Годы	Тип совместимости, %		
	$A_1$	$A_2$	$A_1A_2$
1989	98,2	1,8	0
1990	96,2	3,8	0
1991	98,0	2,0	0
1992	100	0	0
1993	77,0	23,0	0
1994	34,6	65,4	0
1995	85,4	12,2	2,4
1996	52,9	35,3	11,8
1997	58,9	38,5	2,6
1998	55,4	43,4	1,2
1999	76,9	23,1	0
2000	64,0	36,0	0

отечественной, так и зарубежной селекции, имеющих разный уровень устойчивости к заболеванию.

В результате анализа штаммов патогена, изолированных из листьев, стеблей, клубней и верхушек, органотропной специализации у них не выявлено. Не обнаружена взаимосвязь между повреждением отдельных частей растения и типом совместимости.

Установлено, что конъюгационные типы  $A_1$  и  $A_2$ , а также самофертильный тип  $A_1A_2$  являются вирулентными по отношению ко всем испытанным нами сортам картофеля, т.е. они способны вызывать поражение как листьев, так и клубней растения – хозяина.

Однако доказано, что типы совместимости возбудителя фитофтороза картофеля отличаются друг от друга по степени агрессивности. Как видно из таблицы 2, тип спаривания  $A_2$  является более агрессивным как на клубнях, так и на листьях картофеля. На клубнях он имеет в 1,4 раза короче инкубационный период по сравнению с типом  $A_1$  и в 1,5 раза большую скорость распространения мицелия в тканях растения – хозяина. На листьях инкубационный период у  $A_2$  в сравнении с  $A_1$  более чем в 1,2 раза короче и почти в 1,2 раза короче, чем у самоплодотворяемого типа  $A_1A_2$ . Скорость распространения мицелия в тканях

листьев картофеля у  $A_2$  типа большая в 1,4 раза, чем у  $A_1$ , а в сравнении с  $A_1A_2$  – в 1,3 раза.

Для сравнительного анализа типов совместимости возбудителя заболевания рассчитывали также индекс поражения листьев и клубней, включающий в себя основные показатели агрессивности: величину инфекционных пятен, интенсивность спороношения и инкубационный период. Выявлено, что тип  $A_2$  как на клубнях, так и на листьях имеет большую величину индекса поражения в 1,9-1,6 раза соответственно. Полученные результаты определяют и доказывают, что у типа  $A_2$  паразитическая активность выше, чем у  $A_1$  и  $A_1A_2$ . Анализ данных, приведенных в таблице 3, показывает, что тип спаривания  $A_2$  образует большее количество зооспорангиев на единицу пораженной поверхности, чем тип  $A_1$  и  $A_1A_2$ . Так, на клубнях интенсивность спороношения у типа  $A_2$  выше в 1,3 раза и на листьях – в 1,4 раза, чем у  $A_1$ , а в сравнении с  $A_1A_2$  – в 1,1 раза.

Следует отметить, что самофертильный тип  $A_1A_2$  по всем показателям агрессивности занимает промежуточное положение, т.е. обладает большей паразитической активностью, чем тип спаривания  $A_1$ , но меньшей, чем  $A_2$ .

Одним из важнейших свойств, обеспечивающих доминирование того или иного патотипа в популяции пато-

Таблица 3. Сравнительная характеристика паразитических свойств типов совместимости *Ph.infestans*

Показатели	Клубни		Листья		
	$A_1$	$A_2$	$A_1$	$A_2$	$A_1A_2$
Инкубационный период, сутки	5,2	3,8	2,6	2,1	2,5
Скорость распространения мицелия в тканях, мм/сутки	3,4	5,2	4,7	6,6	4,9
Индекс поражения	16,7	32,4	23,5	39,1	24,8
Интенсивность спороношения, шт./см <sup>2</sup> пораженной ткани	$6,7 \times 10^6$	$8,4 \times 10^6$	$5,6 \times 10^5$	$8,0 \times 10^5$	$7,4 \times 10^5$

Таблица 4. Конкурентные свойства  $A_1$  и  $A_2$  типов совместимости *Ph.infestans*

Соотношение $A_1$ : $A_2$ в популяции, %	Инкубационный период, сутки	Поверхность ломтиков, занятая спороношением, %	Интенсивность образования ооспор, балл	Тип совместимости после реиноляции
0:100	2	93,3	-	$A_2$
10:90	2	91,7	0	$A_2$
20:80	2	90,0	0	$A_2$
30:70	3	88,3	0	$A_2$
40:60	3	88,3	4	$A_2$
50:50	4	80,0	2	$A_2$
60:40	4	80,0	2	$A_2$
70:30	4	75,0	1	$A_2$
80:20	4	73,3	1	$A_2$
90:10	4	63,3	1	$A_2$
100:0	4	63,3	-	$A_1$
НСР <sub>05</sub>	-	12,7	-	-

гена, является конкурентная способность. Однако тип совместимости  $A_2$ , обладая более агрессивными свойствами, становится реально опасным лишь в том случае, если он более приспособлен к выживанию, чем тип  $A_1$ . В связи с этим мы определяли выживаемость типов спаривания  $A_1$  и  $A_2$  в синтетических популяциях, содержащих от 10 до 100% каждого патотипа (табл. 4).

В лабораторных условиях получены данные, свидетельствующие о более высокой конкурентоспособности типа  $A_2$  в сравнении с  $A_1$ . Эти результаты о взаимоотношении двух физиологических форм патогена в популяции *Ph.infestans* объясняют в некоторой степени факт интенсивного нарастания доли содержания  $A_2$  типа в "белорусской" популяции, отмеченного нами в 1994 г.

Таким образом, проведенные исследования позволили установить изменения, произошедшие в популяции возбудителя фитофтороза картофеля, их характер и вероятные причины за всю историю изучения патогена в Беларуси.

### Литература

1. Букасов С.М., Камераз А.Я. Селекция и семеноводство картофеля. – Ленинград: Колос, 1972. – 359 с.
2. Воробьева Ю.В., Гриднев В.В. Наследование типа совместимости и патогенности у межвидовых гибридов рода *Phytophthora* D By // Микология и фитопатология. – 1975. – Т. 9. – № 2. – С. 44-49.
3. Долгова А.В., Смирнов А.Н., Дьяков Ю.Т. Популяции *Phytophthora infestans* (Mont.) D By в России и некоторых странах бывшего СССР // Микология и фитопатология. – 1996. – Т. 30. – Вып. 3. – С. 55-59.
4. Дорожкин Н.А., Бельская С.И. Болезни картофеля. – Минск: Наука и техника, 1979. – 248 с.
5. Дьяков Ю.Т. Генетика фитофторовых грибов // Научн. труды / ВАСХНИЛ. – Ленинград: Колос, 1977. – С. 59-69.
6. Дьяков Ю.Т. Популяционная биология фитопатогенных грибов. – Москва: ИД "Муравей", 1998. – 384 с.
7. Иванок В.Г., Авдей О.В. Новое в биологии возбудителя фитофтороза картофеля // НТИ и рынок. – 1997. – № 6. – С.13-14.
8. О появлении изолятов  $A_2$  типа совместимости *Phytophthora infestans* (Mont.) D By на территории СССР // Ю.В.Воробьева, В.В.Гриднев, Е.Г.Башаева и др. // Микология и фитопатология. – 1991. – Т. 25. – Вып. 1. – С. 62–67.
9. Политыко В.А. Биологические особенности развития возбудителя фитофтороза картофеля *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary в Северной Осетии и обоснование мер борьбы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Москва, 1994. – 24 с.
10. Попкова К.В. Фитофтора картофеля. – Москва: Колос, 1972. – 176 с.
11. Фитофтороз картофеля и томатов / Н.А.Дорожкин, З.И.Ремнева, С.И.Бельская, В.В.Псарева. – Минск: Ураджай, 1976. – 224 с.
12. Чумакова А.И. Распространение рас возбудителя фитофтороза картофеля в 1976 году // Картофель и овощи. – 1978. – № 6. – С.13-15.
13. Чумакова А.И. Сопряженная эволюция растения-хозяина и патогена // IX всесоюзное совещание по иммунитету растений к болезням и вредителям: Тез. докл. – Минск, 1991. – Т. 2. – С. 182.
14. Dagget S.S., Gotz F., Therrien C.D. Phenotypic changes in populations of *Phytophthora infestans* from eastern Germany // *Phytopathology*. – 1993. – Vol. 83. – P. 319-323.
15. Galindo A.J., Gallegly M.E. The nature of sexuality in *Phytophthora infestans* // *Phytopathology*. – 1960. – Vol. 50. – P. 123-128.
16. Goodwin S.B., Drenth A. Origin of the  $A_2$  mating type of *Phytophthora infestans* outside Mexico // *Phytopathology*. – 1997. – Vol. 87. – № 10. – P. 992-999.
17. Goodwin S.B. The population genetics of *Phytophthora* // *Phytopathology*. – 1997. – Vol. 87. – № 4. – P. 462-473.
18. Hahn E., Henniger H., Oertel H. Das Auftreten physiologischer Rassen von *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary im Jahre 1970 auf dem Gebiet der DDR // *Arch. Phytopathol. u. Pflanzenschutz*. – 1973. – Bd. 9. – H. 2. – S. 105-112.
19. Increased genotypic diversity via migration and possible. Occurrences of sexual reproduction of *Phytophthora infestans* in Poland / L.S.Sujkowski, S.B.Goodwin, A.T.Dyer et.al. // *Phytopathology*. – 1994. – Vol. 84. – № 2. – P. 201-207.
20. Irwin I.A.G., Cahill D.M., Drenth A. *Phytophthora* in Australia // *Austral. J. Agr. Res.* – 1995. – Vol. 46. – № 7. – P.1311-1337.
21. Ko W.H. An alternative possible origin of the  $A_2$  mating type of *Phytophthora infestans* Obnside Mexico // *Phytopathology*. – 1994. -Vol. 84. – № 10. – P. 1224-1227.
22. Migration from Northern Mexico as the probable cause of recent genetic changes in populations of *Phytophthora infestans* in the United States and Canada / S.B.Goodwin, B.A.Cohen, K.L.Deahl et. al. // *Phytopathology*. – 1994. – Vol. 84. – № 6. – P. 553-557.
23. Pietkiewicz I. Wystepowanie i zwalczanie zarazy ziemniaka w Polsce w latach 1978-1991 // *Ziemniak*. – 1992. – № 94. – P. 91-105.
24. Pittis I.E., Shattock R.C. Viability, germination and infection potential of oospores of *Phytophthora infestans* // *Plant Patholo.* – 1994. – Vol. 43. – № 2. – P. 387-396.
25. Population genetic structure of *Phytophthora infestans* in Ecuador / G.A.Forbes, X.C.Escobar, C.C.Ayala et.al. / *Phytopathology*. – 1997. – Vol. 87. – № 4. – P. 375-380.