

УДК 639.4:591.69

ПАРАЗИТАРНА ІНВАЗІЯ ТА ЇЇ ВПЛИВ НА ПОВЕДІНКУ ПРОМІЖНИХ ХАЗЯЇВ - ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ

Житова О.П.

Паразитарна інвазія та її вплив на поведінку проміжних хазяїв - прісноводних молюсків. – О.П. Житова – Надано аналіз розподілу інвазованих *Planorbarius corneus* (Linne, 1758) та *Lymnaea (Lymnaea) stagnalis* (Linne, 1758) у водоймах Житомирського Полісся. Встановлено, що за низьких температур середовища більшість інвазованих молюсків знаходиться на поверхні мулу. Виявлено, що характер розподілу молюсків відмічений нами восени, зберігається навесні, після виходу особин із зимівлі. Зміни в поведінці заражених тварин партенітами, церкаріями і метацеркаріями трематод є одним із проявів сформованого комплексу пристосувань паразита направлено на успішну реалізацію його життєвого циклу.

Ключові слова: молюски, партеніти, церкарії, метацеркарії, трематоди.

Адреса: Житомирський національний агроекологічний університет, Бульвар Старий 7, м.Житомир, 10000, Україна; e-mail: elmi1969@meta.ua

The parasitic invasion and its effects on the behaviour of intermediate hosts – freshwater mollusks. – O.P. Zhytova – The paper analyzes the distribution of invaded *Planorbarius corneus* (Linne, 1758) and *Lymnaea (Lymnaea) stagnalis* (Linne, 1758) in Zhytomyr Polissya water reservoirs. It has been established that under the low temperatures of the environment most invaded mollusks are on the silt surface. It has been revealed that the character of mollusks distribution which we observed in the autumn time is preserved in the spring after the winterstay of individuals. The changes in the behaviour of animals invaded with parthenitae, cercariae and metacercariae of trematodes is one of the manifestations of the formed complex of the parasite accomodation aimed at the successful realization of its life cycle.

Key words: mollusks, parthenitae, cercariae, metacercariae, trematodes.

Address: Zhytomyr National Agroecological University, Stary Blvd,7, Zhytomyr,10000, Ukraine; e-mail: elmi1969@meta.ua

Вступ

Зміна поведінки молюсків є одним із проявів зараження їх партенітами і личинками трематод. Встановлено, зокрема [6], що інвазія викликає у молюсків сильне подразнення, біль. Відомо [7, 9], що ендопаразитичні організми здатні модифікувати не тільки морфологічну структуру та фізіологічні реакції хазяїна (паразитарна кастрація, гігантизм, зміна забарвлення), але й поведінку останнього. В більшості випадків ці зміни носять не якісний, а кількісний характер (зниження загального рівня активності, порушення швидкості переміщення). Разом з тим, в результаті паразитарних інвазій спостерігаються й якісні модифікації поведінки, зокрема преферентної. Так, при зараженні молюсків – гастропод протостронгідами у деяких змінювався знак геотаксиса [13], а у *Armadillidium vulgare*, інвазованих личинками *Dispharynx nasuta* – фототаксиса (на позитивний) [15]. Незаражені молюски *Hydrobia ulva* (Gastropoda: *Prosobranchia*) швидше заривались у мул, ніж заражені, при цьому швидкість заривання інвазованих молюсків

різнилась в залежності від видової приналежності паразитуючих личинок [12]. За даними Н.І. Юрлової, С.Н. Водяницької [12] у водоймі за екстремальних умов, при зниженні температури води восени, на поверхні мулу залишаються сильнозаражені молюски, тоді як серед особин що знаходились на глибині 5 – 6см були не зараженими було 60% особин.

Аномальні форми поведінки, безумовно, сприяють більш активному виїданню потенціальними остаточними хазяями заражених проміжних хазяїв, і відповідно, успішному завершенню життєвого циклу паразита [6]. Разом з тим, не завжди характер впливу паразитів на хазяїна є однозначним [4, 5]. Численні спостереження [7] показали, що поведінка молюсків - перших проміжних хазяїв трематод, по суті не змінюється. Наприклад, різниці між термопреферендумом декількох видів стерильних і заражених гастропод не виявлено [14]. В той же час поведінка другого проміжного хазяя підлягає змінам. Так, наприклад, міняються фото – і геотаксиси мурах – других проміжних хазяїв

Dicrocoelium dendriticum [4]. Досить цікавою є поведінка безхребетних, які виконують функцію першого і другого проміжного хазяїна [7]. При цьому на стадіях, які відповідають рівню розвитку паразита в першому хазяїні, поведінка останнього не міняється, а на більш пізніших, зріла спороциста (мікрофаліди групи ‘*pygmaeus*’; *Leucochloridium*) – вірогідно відрізняється від норми [3].

Враховуючи вищезазначене, метою наших досліджень було порівняння розміщення по глибині мулу заражених моллюсків з водойм різного типу в умовах Житомирського Полісся.

Матеріал та методи досліджень

Матеріалом для досліджень слугували моллюски *Planorbarius corneus* (Linne, 1758) та *Lymnaea (Lymnaea) stagnalis* (Linne, 1758). Всього цих двох видів було зібрано 480екз., з них 240екз. в листопаді 2010р. та 240екз. в березні 2011р. в стоячій водоймі басейну р.Кам'янка та в р.Тетерів. Видову приналежність тварин визначали конхологічним методом [8, 10]. Визначення личинок трематод проводили на живому матеріалі з використанням вітальних барвників [11]. Інтенсивність інвазії - обраховували як загальну кількість паразитів на один досліджений екземпляр моллюска. Індекс рясноти - обраховували як середню кількість знайдених паразитів в одному дослідженому екземплярі моллюска.

Ступінь інтенсивності ураження гепатопанкреаса оцінювали візуально, враховуючи критерії запропоновані зоологами [2]. На час досліджень температура води у водоймах наприкінці листопада становила 3 -5°C та 3 - 6°C на початку березня.

Результати досліджень

Встановлено, що розподіл інвазованих моллюсків у водоймах по глибині мулу не є рівномірним. При порівнянні глибини розподілу *P. corneus* та *L. (L.) stagnalis* у досліджених водоймах виявлено, що екстенсивність інвазії особин що знаходились на поверхні мулу є високою порівняно з моллюсками, які знаходились в мулі. Так, загальна екстенсивність інвазії *P. corneus* та *L. (L.) stagnalis*, які знаходились на поверхні мулу становила відповідно 60,0% та 61,67%. Зокрема, в стоячій водоймі екстенсивність інвазії *P. corneus* на поверхні мулу становила 63,33%, тоді як в мулі, на глибині 6 – 10см (8,13±0,23см) - 23,3%. При цьому, на поверхні мулу екстенсивність інвазії *P. corneus* метацеркаріями *Cotylurus cornutus* (Rudolphi, 1819) складала 43,33%; партенітами і личинками трематод *Rubensrema exasperatum* / *Neoglyphe locellus* complex – 6,67%, редіями *Echinoparyphium aconiatum* (Dietz, 1909) – 10, *Notocotylus attenuatus* (Rudolphi, 1909) – 3,33%. Відповідно в

мулі, екстенсивність інвазії *P. corneus* метацеркаріями *C. cornutus* становила 20% та спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. – 3,33%. Інтенсивність інвазії одного моллюска метацеркаріями *C. cornutus* на поверхні мулу становила в середньому 77екз., тоді як в мулі – 9екз. Інтенсивність інвазії *C. cornutus* у *P. corneus* з поверхні мулу була вищою ніж у особин в мулі (рис.1, 2). Індекс рясноти *P. corneus* з поверхні мулу складає 33,27, у особин в мулі – 0,87.

В р.Тетерів у *P. corneus* зібраних з поверхні мулу, екстенсивність інвазії становила 56,6%, з них 6,67% метацеркаріями *E. aconiatum* і 6,67% *C. cornutus* та 43,3% партенітами і личинками *Rubensrema exasperatum* / *Neoglyphe locellus* complex. В мулі на глибині 4 – 5см (5,27±0,17см) екстенсивність інвазії *P. corneus* партенітами трематод складала 20%, з них 13,33% спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. та 6,67% редіями *Echinostomata* sp.

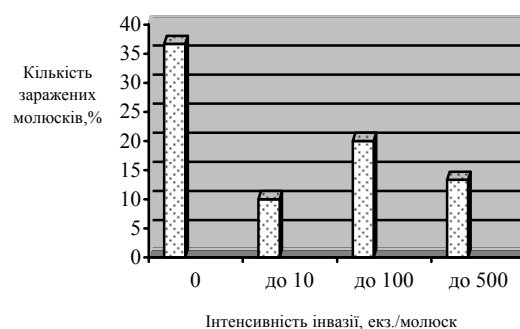


Рис.1. Розподіл моллюсків *P. corneus* зібраних з поверхні мулу за інтенсивністю інвазії *C. cornutus*

Fig.1. The distribution of *P. corneus* mollusks gathered from the silt surface by *C. cornutus* metacercariae in intensity invasion

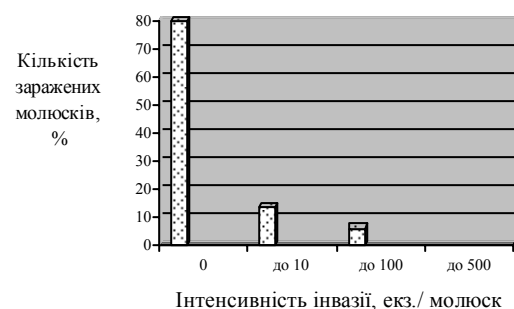


Рис.2. Розподіл моллюсків *P. corneus* зібраних на глибині мулу за інтенсивністю інвазії *C. cornutus*

Fig.2. The distribution of *P. corneus* mollusks gathered from the silt by *C. cornutus* metacercariae in intensity invasion

Аналогічна картина спостерігається й у *L. (L.) stagnalis*. Так, у ставку екстенсивність інвазії

моллюсків зібраних з поверхні мулу становила 73,3%, з них 43,3% - партенітами і церкаріями *Echinostoma revolutum* (Frohlich, 1802), 23,3% - партенітами і личинками *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) та 6,67% партенітами і церкаріями *Apatemon gracillis* (Rudolphi, 1819). У мулі на глибині 7 – 10см (8,27±0,17см) екстенсивність інвазії *L.(L.). stagnalis* партенітами трематод становила 40%, з них 20% - редіями *Echinostomata* sp. та 20% спороцистами *Xiphidiocercaria* sp.

У р.Тетерів екстенсивність інвазії *L. (L.). stagnalis* зібраних на поверхні мулу становила 50%, з них 30% партенітами і церкаріями *O. ranae* та 20% *E. revolutum*. На глибині мулу 3 – 5см (3,40±0,13см), екстенсивність інвазії моллюсків партенітами і личинками трематод складала 23,3%, з них 13,3% спороцистами *Xiphidiocercaria* sp., 3,3% спороцистами і церкаріями *O. ranae* та 6,7% редіями *Echinostomata* sp.

Звертає на себе увагу те, що моллюски на поверхні мулу були заражені переважно партенітами, церкаріями і метацеркаріями, тоді як на глибині, в мулі, переважно партенітами і метацеркаріями трематод. Лише в одному випадку у *L.(L.). stagnalis* були зареєстровані спороцисти і церкарії *O. ranae*.

Разом з тим, нами відмічено, що зібрані на поверхні мулу *L. (L.). stagnalis* та *P. corneus* із ставка та р.Тетерів мали більшу ($P \leq 0,05$) висоту та діаметр черепашки порівняно з особинами, які знаходились в мулі.

Так, в р.Тетерів у *L.(L.).stagnalis*, зібраних на поверхні мулу висота черепашки становила в середньому 44,50±1,13мм, тоді як у мулі - 41,30±1,16мм. У ставку висота черепашки *L. (L.).stagnalis*, яких знаходили на поверхні мулу складала в середньому 42,60±0,74мм, тоді як в мулі – 40,37±0,83мм. Відповідно в р.Тетерів у моллюсків *P. corneus* на поверхні мулу діаметр черепашки становив в середньому 27,03±0,42мм, тоді як у мулі – 25,63±0,48мм, в ставку значення діаметра черепашки становили 27,70±0,32мм та 26,43±0,49мм.

Схожі результати спостережень було отримано Н.І. Юрловою та С.Н. Водяницькою [12]. Так, моллюски *Lymnaea tumida* на поверхні мулу мали більшу висоту черепашки (11 – 15мм), порівняно з особинами, що знаходились в мулі (4 – 10мм, в одного – 17мм). В той же час *Planorbis planorbis* зібрані як в мулі, так і на його поверхні мали майже однакові розміри черепашок.

Нами встановлено, що при виході на зимівлю середня екстенсивність інвазії *L.(L.) stagnalis* становила 46,67±4,56%, зокрема 36,67±6,22% у р.Тетерів та 56,67±6,39% у ставку. Відповідно середня екстенсивність інвазії *P. corneus* складала 40,83 ±4,49%, зокрема 43,33±6,39% у ставку та 38,33±6,27% в р.Тетерів. Встановлено, що серед усіх інвазованих моллюсків 30,48% знаходиться в

мулі, зокрема, 26,53% *P. corneus* та 33,93% *L.(L.).stagnalis*.

Після виходу з зимівлі, на початку березня, після льодоставу, в досліджених водоймах, середня екстенсивність інвазії моллюсків *L.(L.).stagnalis* та *P. corneus* вірогідно зменшилась ($P \leq 0,05$) порівняно з осіннім періодом. Так, навесні середня екстенсивність інвазії *L.(L.).stagnalis* становила 20,0±3,65%, зокрема 21,67±5,32% у ставку та 18,33±4,99% в р.Тетрів. Відповідно, середня екстенсивність інвазії *P. corneus* складала 15,83±3,33%, зокрема 15,0±4,61% в р.Тетерів та 16,67±4,81% в ставку.

Встановлено, що характер розподілу моллюсків відмічений нами восени, в листопаді, зберігається й навесні, після виходу особин із зимівлі. В ставку на поверхні мулу екстенсивність інвазії *P. corneus* складала 20,0% та в мулі на глибині 3 – 7см (4,90±0,23см) – 13,30%. Так, на поверхні мулу екстенсивність інвазії *P. corneus* метацеркаріями *C. cornutus* становила 10,0%, партенітами і личинками *N. attenuatus* 6,67% та спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. – 3,33%. В мулі екстенсивність інвазії метацеркаріями *C. cornutus* складала 6,67% та партенітами і церкаріями *N. attenuatus* - 6,67%. Інтенсивність інвазії одного моллюска *P. corneus* метацеркаріями *C. cornutus* на поверхні мулу становила в середньому 30екз., відповідно в мулі – 4,0екз. Індекс рясноти у *P. corneus* з поверхні мулу становив 3,0, у особин в мулі – 0,27. У р.Тетерів екстенсивність інвазії *P. corneus* на поверхні мулу складала 20,0%, зокрема 10,0% метацеркаріями *E. aconiatum*, 3,33 редіями *Echinostomata* sp. та 6,67% спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. В мулі на глибині 1 – 6см (2,80±0,23см) екстенсивність інвазії *P. corneus* становила 10,0%, з них 3,33% метацеркаріями *C. cornutus*, 3,33 спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. та 3,33% редіями *Echinostomata* sp.

Дослідження розподілу інвазованих *L.(L.).stagnalis* показали, що в ставку екстенсивність інвазії особин на поверхні мулу становила 30,0%, з них 6,67% спороцистами *Xiphidiocercaria* sp., 13,33 метацеркаріями *E. aconiatum* та 10% редіями *Echinostomata* sp. У мулі на глибині 3 – 7см (5,17±0,25см) екстенсивність інвазії *L.(L.).stagnalis* становила 13,33%, зокрема 6,67% редіями *Echinostomata* sp., 3,33% спороцистами *Xiphidiocercaria* sp. та 3,33% метацеркаріями *E. aconiatum*. Відповідно, в р.Тетерів на поверхні мулу екстенсивність інвазії *L.(L.).stagnalis* становила 23,33%, з них 13,33% спороцистами *Xiphidiocercaria* sp., 3,33 редіями *Echinostomata* sp. та 6,67% метацеркаріями *Echinostoma revolutum* (Frohl.). На глибині мулу 1 – 6см (3,07±0,24см), екстенсивність інвазії особин становила 13,30%, з них 3,33% - метацеркаріями *E. aconiatum* та 10,0% спороцистами *Xiphidiocercaria* sp.

Встановлено, що навесні в досліджених водоймах серед інвазованих молюсків 65,12% особин знаходились на поверхні мулу, тоді як у мулі - 34,88%. Серед інвазованих *L.(L.)stagnalis* в р.Тетерів на поверхні мулу знаходиться 63,64%, у ставку – 69,23 молюсків, відповідно у мулі – 36,36 та 30,77%. Ця картина була характерною і для *P. corneus*. Так, серед інвазованих *P. corneus*, в р.Тетерів на поверхні мулу знаходиться 66,67% особин, в ставку – 60,0%, тоді як в мулі – 33,33 та 40% молюсків, відповідно.

Відмічено, що молюски *L.(L.)stagnalis* та *P. corneus*, зібрані як в мулі так і на його поверхні, на відміну від осіннього періода, були майже однакових розмірів. Так, в р.Тетрів висота черепашки *L.(L.)stagnalis* зібраних з поверхні мулу становила в середньому $38,57 \pm 0,84$ мм, тоді як в мулі – $38,53 \pm 0,72$ мм. У ставку висота черепашки *L.(L.)stagnalis*, зібраних з поверхні мулу складала в середньому $33,37 \pm 1,31$ мм, тоді як у мулі – $33,33 \pm 1,31$ мм. Відповідно, діаметр черепашки *P. corneus* зібраних з поверхні мулу в р.Тетерів становив $25,50 \pm 0,58$ мм, тоді як у особин з мулу – $25,33 \pm 0,56$ мм. В ставку значення діаметра черепашки *P. corneus* з поверхні мулу складала $23,27 \pm 0,71$ мм, тоді як у мулі – $23,23 \pm 0,89$ мм.

Нами встановлено, що молюски *L.(L.)stagnalis* та *P. corneus*, які знаходились на поверхні мулу мали переважно середній та сильний ступінь ураження гепатопанкреаса, тоді як особини в мулі - слабкий і середній. Так, при виході на зимівлю серед заражених молюсків на поверхні мулу знаходилось 58,90% особин із сильним ступенем інвазії, 37,50 - з середнім та 4,11% зі слабким ступенем. У мулі серед заражених особин 68,75% виявлено молюсків зі слабким ступенем інвазії та 31,25% - з середнім ступенем інвазії. При виході молюсків із зимівлі, серед заражених *L.(L.)stagnalis* та *P. corneus* на поверхні мулу знаходилось 28,57% особин із сильним ступенем інвазії, 50 з середнім та 21,43% зі слабким ступенем інвазії. У мулі серед заражених особин 93,33% були молюски з слабким ступенем інвазії та 6,67% - з середнім ступенем інвазії.

Результати проведених нами досліджень свідчать, що в водоймах на поверхні мулу знаходиться переважна більшість інвазованих молюсків, що робить їх легкодоступними для дефінітивних хазяїв трематод. Тобто паразити отримують більше можливостей для подальшого розвитку.

Необхідно відзначити, що механізм зміни поведінки тварин при зараженні паразитами невідомий, вочевидь, що продукти життєдіяльності трематод виконують достатньо активну функцію [7]. Вище було зазначено, що

під впливом паразитарної інвазії змінюється поведінка других проміжних хазяїв. Найбільш вірогідне пояснення представляє Б.З.Кауфман [7]. На перших етапах еволюції молюски були кінцевими хазяями трематод [4]. У зв'язку з цим паразиту було недоцільним змінювати поведінку хазяїна, віддаляючи заражених особин із загальної маси і тим самим утруднювати подальше перезараження. Наступне продовження життєвого циклу, поява дефінітивного хазяя – хребетного також не викликало необхідності зміни поведінки. У даному випадку паразитом використовувались співпадіння мікробіотичного розподілу хазяїв і природного фізіологічного й поведінкового поліморфізму популяцій молюсків: переважно заражались особини, які були максимально доступними для малакофагів, наприклад, мешканці верхньої літоралі, котрі як правило найбільш інтенсивно виїдалися птахами. Підтвердженням даного припущення можуть бути нерівномірне зараження різних фенотипів літорин [3]. Введення в уже сформовану систему філогенетично найбільш пізнього, другого проміжного хазяїна привело до необхідності зміни його поведінки, що забезпечило успішне проходження паразита по еволюційному ланцюгу. Є й інша точка зору щодо послідовності включення хазяїв у філогенезі трематод [1]. Згідно поглядів В.В. Беспрозваного [1] у трематод “відібраних” дефінітивними хазяями, на стадії церкарії формуються пристосування до віднаходження другого проміжного хазяя і проникненню через його покрив чи природні отвори чи до вибіркового інцистування на субстраті.

Види церкарій виявлені нами у молюсків *L.(L.)stagnalis* та *P. corneus* характеризуються ди – та триксенним життєвим циклом, при цьому другим проміжним хазяєм виступають ці ж види молюсків. Тому, на нашу думку, найбільша концентрація інвазованих молюсків на поверхні мулу є своєрідним пристосуванням трематод не тільки для зараження кінцевих хазяїв, а й для максимального зараження другого проміжного хазяя, що сприяє успішній реалізації життєвого циклу паразита.

Отже, зміна в поведінці проміжних хазяїв – молюсків обумовлена саме паразитуванням трематод. Це явище слід розглядати як один із проявів сформованого комплексу пристосувань паразита, який направлений на реалізацію його життєвого циклу та виступає як регулятор чисельності не тільки власної популяції, а також і популяції хазяїна, шляхом вилучення хворих, сильно інвазованих молюсків, які не представляють для неї цінності.

1. Беспрозванных В.В. Фауна, биология, экология трематод, развивающихся с участием пресноводных переднежаберных моллюсков Приморского края: автореф. дис. на соискание учён. степени докт. биол. наук: спец.03.00.08. – зоология; 03.00.19 – паразитология / В.В. Беспрозванных; Биолого – почвенный ин – т ДВО РАН. – Владивосток, 2008. – 39с.
2. Василенко О.М. Екологія живлення ставковиків (Mollusca, Pulmonata, Lymnaeidae) Центрального Полісся: автореф. дис. на здобуття вчен. ступеня. канд. біол. наук:03.00.16 / О.М. Василенко. – Чернівці, 2008. – 20с.
3. Галактионов К.В. Некоторые эколого–популяционные аспекты взаимоотношений в системе моллюски рода *Littorina* - партениты трематод на участке побережья Восточного Мурмана / К.В. Галактионов, Н.И. Русанов // Исслед. биол., морф. и физиол. гидробионтов. – Апатиты, 1983. – С.65 – 82.
4. Гинецинская Т.А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция / Т.А. Гинецинская. – Л.: Наука, 1968. – 411с.
5. Гинецинская Т.А. Жизненный цикл трематод как система адаптаций / Т.А. Гинецинская, А.А. Добровольский // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные. – Л., 1984. – С.112 – 157.
6. Здун В.И. Некоторые особенности паразитирования дигенетических трематод / В.И. Здун // Паразиты и паразитозы человека и животных. – К., 1965. – С.226 – 235.
7. Кауфман Б.З. Паразитарные инвазии и преферентное поведение промежуточных хозяев – беспозвоночных / Б.З. Кауфман // Эколого – популяционный анализ паразито – хозяйных отношений. - Петрозаводск, 1988. – С.162 – 167.
8. Круглов Н.Д. Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии: моногр. / Н. Д. Круглов. – Смоленск: Изд – во СГПУ, 2005. – 507с.
9. Многолетняя динамика заражённости трематодами совместнообитающих популяций литорин: опыт двадцатилетнего анализа в модельной точке губы Чула Белого моря / А.И. Гранович, Н.А. Михайлова, О.С. Знаменская, Ю.А. Петрова // IV научная сессия морской биологической станции Санкт – Петербургского государственного университета.: тез. докл., (Санкт – Петербург, 6 февраля 2003г.). – С - П, 2003. – С.53 – 54.
10. Стадниченко А.П. Прудовикообразные (пузырчиковые, витушковые, катушковые) / А.П.Стадниченко // Фауна Украины. – К.: Наук. думка, 1990. – Т.29, вып.4. – 292 с.
11. Черногоренко М.И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ / М.И. Черногоренко. – К.: Наук. Думка, 1983. – 210с.
12. Юрлова Н.И. Анализ взаимоотношений в системе паразит – хозяин (на примере моллюсков и трематод) / Н.И. Юрлова, С.Н. Водяницкая, В.В. Глугов // Успехи современной паразитологии. – 2000. - №6. – С.573 – 580.
13. Cabaret J. Influence de l'infestation par les protostrongyloides sur l'activite geotaxique des mollusques terrestres / J. Cabaret // Ann. parasitol. hum. et. comp. – 1984. – Vol.59. - №5. – P.529 – 530.
14. Chernin E. Behaviour of *Biomphalaria glabrata* and of other snails in a thermal gradient / E. Chernin // J. Parasitol. – 1967. – Vol.53. - №7. – P.1233 – 1240.
15. Moore J., Lasswell J. Altered behaviour in isopods (*Armadillidium vulgare*) infected with the nematode *Dispharynx nasuta* / J. Moore, J. Lasswell // J. Parasitol. – 1986. – Vol.72. - №1. – P.186 – 189.

Отримано: 15 вересня 2011 р.

Прийнято до друку: 12 листопада 2011 р.