УДК 599.32:575.82(571.63)

И.Н. ШЕРЕМЕТЬЕВА

Анализ вариации краниометрических признаков в малых популяциях дальневосточной полевки на островах залива Петра Великого (Японское море)

Островные популяции дальневосточной полевки в целом в 2 раза фенотипически изменчивее, чем материковые. Ряд островных популяций дальневосточной полевки за время изоляции приобрели необратимые морфологические и генетические изменения. Величина изменчивости популяций сопоставлена с интенсивностью конкурентного воздействия, размером острова и интенсивностью антропогенного воздействия на среду обитания. Установлено, что связь величины фенотипической изменчивости с интенсивностью конкурентного воздействия (число других видов грызунов) и размером острова отсутствует, а видимой причиной дестабилизирующего отбора на островах, по-видимому, является антропогенное воздействие.

Ключевые слова: изменчивость, естественный отбор, островные популяции, грызуны, Alexandromys fortis.

Analysis of variability of craniometrical parameters in small populations of reed vole on the islands of Peter the Great Bay (the Sea of Japan). I.N. SHEREMETYEVA (Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, Vladivostok).

The island populations of the reed vole showed twice as much phenotypic variable than the mainland ones. During the isolation age, a number of island populations of the reed vole gained irreversible morphological and genetic changes. The variability value was compared to the values of the island area, interspecific competition rate, and environmental anthropogenic impact rate. We found that the phenotypic variability is not correlated with the island area and competition rate (number of other rodent species), but a probable cause of destabilizing selection in the island populations is the anthropogenic impact.

Key words: variability, natural selection, island populations, rodents, Alexandromys fortis.

Изучение закономерностей изменчивости организмов и влияние на нее среды, в которой находятся организмы, входит в список самых актуальных вопросов эволюционной теории [2, 7, 10]. Изолированные на островах популяции млекопитающих с коротким жизненным циклом представляют собой великолепный материал для выяснения закономерностей изменчивости организмов [20, 21]. Сопоставляя различия в условиях среды обитания этих популяций, можно выяснить, какие из них действительно могут быть факторами изменчивости рассматриваемых признаков.

Изменчивость является основным фактором естественного отбора, который, согласно положению синтетической теории эволюции, служит главной причиной адаптации. Можно выделить четыре основных типа отбора [2]:

ШЕРЕМЕТЬЕВА Ирина Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник (Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток). E-mail: sheremet76@yandex.ru

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ 15-04-03871.

1) стабилизирующий, при котором действие направлено в пользу особей со средней выраженностью признака. При этом размах изменчивости уменьшается, среднее значение признака и мода остаются прежними, а распределение является одномодальным;

2) дизруптивный, при котором условия способствуют двум или нескольким крайним вариантам изменчивости, но не благоприятствуют среднему состоянию признака (может появиться несколько новых форм из одной исходной). При таком типе отбора размах изменчивости и среднее значение параметров могут остаться прежними, но распределение становится мультимодальным, то есть возникает две и более моды;

3) направленный, при котором получают преимущество особи с признаками, отклоняющимися в определенную сторону от среднего значения, в результате чего в популяции происходит сдвиг средней величины признака и моды, при этом распределение сохраняет одномодальность и размах изменчивости может не меняться;

4) дестабилизирующий, при котором резко увеличивается размах изменчивости, однако изменения средней величины признака и моды не происходит. Рост изменчивости при дестабилизирующем отборе повышает резистентность организмов и в естественных условиях становится исходным фактором для осуществления в дальнейшем других форм отбора.

В зал. Петра Великого имеется более 40 островов, окончательно отделившихся от материка около 8–11 тыс. лет назад в ходе морской трансгрессии [6]. Максимальная ширина проливов, отделяющих острова от материка и друг от друга, составляет не более 15 км. Популяции мелких грызунов на них считаются в настоящее время изолированными, и условия их существования здесь различаются [11]. Главная особенность этих условий – пространственная ограниченность островных популяций по сравнению с материковыми. Из этого следует два предположения. Во-первых, максимально возможное число особей (размер популяции) на островах должно в значительной мере соответствовать их размеру [19]. Во-вторых, если влияние межвидового соперничества на материковые популяции обычно можно только предполагать, то на островах соперничество неизбежно, поскольку четкие границы исключают возможность в фазах подъема численности выселяться на прилегающие территории и тем самым ослаблять соперничество. Размеры острова и количество сообща используемых ресурсов, по крайней мере пространственного ресурса, на нем постоянны. Исходя из этого, периодический рост островных популяций должен приводить к недостатку ресурсов и соперничеству. Чем больше видов сосуществует на острове, тем интенсивнее они должны соперничать в период подъема численности одного или нескольких видов. Таким образом, разумно предположить, что размеры острова и число видов грызунов, которые обитают на нем, могут оказывать существенное влияние на изменчивость островной популяции.

Еще одним важным фактором изменчивости может быть различная интенсивность антропогенной деятельности на островах, в том числе уровень заселенности и развития населенных пунктов со всеми вытекающими отсюда последствиями в виде различных загрязнений и трансформации ландшафта.

На островах зал. Петра Великого обитает 17 видов млекопитающих [11]. Наибольший интерес в связи с проблемой изменчивости популяций представляет дальневосточная полевка *Alexandromys fortis* (Buchner, 1889), поскольку этот вид заселяет все острова, за исключением Стенина, Верховского и Аскольд [5, 9, 11]. Основная цель настоящей работы – оценить характер изменчивости коэффициента вариации краниометрических параметров в популяциях дальневосточной полевки на малых островах зал. Петра Великого в связи с условиями обитания, а также выяснить, какие типы естественного отбора протекают в популяциях этого вида на разных островах.

Материалы и методы

В работе использована краниологическая коллекция, хранящаяся в Федеральном научном центре биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН.

Исследован 261 череп дальневосточной полевки. Измерены следующие параметры черепа: кондилобазальная длина (CbL), длина верхней диастемы (Ld), скуловая ширина (Zyg), ширина межглазничного промежутка (Lob), ширина черепа в области слуховых капсул (Z), высота черепа в области слуховых капсул (Ha), длина верхнего ряда коренных зубов (LM). Все измерения выполнены штангенциркулем. В анализ включены параметры только по взрослым особям. Исследовано 10 выборок дальневосточной полевки с островов зал. Петра Великого и прилегающей материковой части юга Приморского края (табл. 1, рис. 1). Отсутствие достоверных различий между материковыми выборками позволило в дальнейшем анализе использовать в качестве эталона только одну из них (из окрестностей г. Находка) в качестве эталона. Внутривыборочные половые различия у дальневосточной полевки признаны недостоверными на основе ранее полученных данных [14], поэтому в настоящей работе информация о самках и самцах анализировалась вместе,

Таблица 1

Места сбора, площадь островов и объем исследованных выборок дальневосточной полевки

Код выборки	Место выборки, географические координаты	S острова, км^2	Объем выборки, экз.
RUS	О-в Русский***, 43°00′ с.ш. 131°50′ в.д.	93,0	25
PUT	О-в Путятина***, 42°50′ с.ш. 132°25′ в.д.	22,68	40
POP	О-в Попова***, 42°57′ с.ш. 131°43′ в.д.	12,0	16
RIK	О-в Рикорда*, 42°52′ с.ш. 131°39′ в.д.	5,0	18
PEL	О-в Большой Пелис**, 42°39′ с.ш. 131°27′ в.д.	3,28	20
MAT	О-в Матвеева*, 42°40′ с.ш. 131°25′ в.д.	0,92	20
LIS	О-в Лисий*, 42°45′ с.ш. 132°54′ в.д.	0,5	14
KHA	Приморский край, окрестности пос. Хасан, 42°25′ с.ш. 130°38′ в.д.		60
NAH	Там же, окрестности г. Находка, 42°49′ с.ш. 132°52′ в.д.		26
POG	Там же, окрестности пос. Пограничный, 44°24′ с.ш. и 131°22′ в.д.		18

* Дальневосточная полевка – единственный вид грызунов на острове.

** На острове из грызунов обитают только дальневосточная полевка и полевая мышь.

*** На острове обитает более двух видов грызунов.

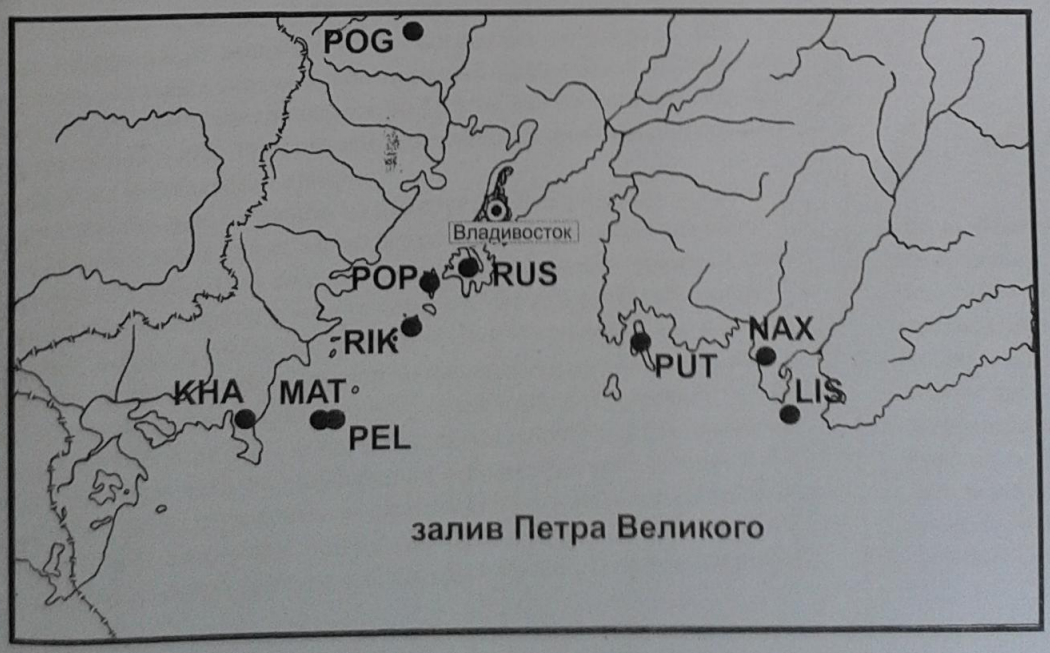


Рис. 1. Места сбора материала. Характеристику выборок см. в табл. 1

но было соблюдено равное соотношение особей разного пола в выборках. Каждую выборку брали одномоментно в период высокой численности популяции, чтобы исключить влияние межгодовой изменчивости. Величину изменчивости оценивали с помощью коэффициента вариации (CV), поскольку этот показатель позволяет оценить фактическое разнообразие независимо от абсолютной величины параметра. Специфика межвыборочных различий оценена по средним значениям краниометрических параметров. Достоверность таких различий определялась с помощью критерия Стьюдента и «медиального» теста – непараметрического аналога рангового дисперсионного анализа Краскела–Уоллиса. Сравнение коэффициентов вариации проводили используя F-критерий [23]. Достоверными различия признавались при уровне значимости $p < 0,001$.

Тип естественного отбора идентифицировался по CV, изменению средних значений и нормальности распределения (наличию одной или более мод). Нормальность распределения оценивали используя W-тест Шапиро–Уилка, поскольку он обладает большей мощностью по сравнению с тестом хи-квадрата. Нулевая гипотеза отклонялась, если $p < 0,05$. Для классификации выборок применяли метод Уорда (аналог дисперсионного анализа для сравнения большого числа групп), в качестве переменных используя коэффициенты вариации. Сопоставление полученных данных с площадью островов проводили с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена. Все вычисления выполнялись с помощью пакета программ Statistica 10 для Windows (www.statsoft.com).

Результаты и обсуждение

Выборки материковых популяций дальневосточной полевки не имеют достоверных различий по средним значениям параметров и демонстрируют одинаковый размах изменчивости ($F < 1,152$ при $p = 0,05$). Распределение параметров как в каждой отдельной, так и в объединенной выборке не отличалось от нормального (вероятность W-критерия Шапиро–Уилка $p > 0,05$). У материковых популяций этого вида коэффициент вариации разных параметров изменяется от 3,5 до 8,2 %. Ширина межглазничного промежутка и высота черепа в области слуховых капсул входят в группу наименее вариабельных (CV = 3,5–4,3 %), скуловая ширина и кондилобазальная длина – в группу наиболее вариабельных параметров (CV = 5,5–8,3 %).

Размах изменчивости коэффициента вариации краниометрических параметров в островных популяциях дальневосточной полевки до 2,5 раза выше (от 2,08 до 10,68 %), чем в объединенной материковой выборке (3,87–7,23 %). По отдельным параметрам в островных популяциях коэффициент вариации может возрастать до 1,8 раза. Так, CV для высоты черепа в области слуховых капсул в объединенной материковой выборке равен 3,87 %, а в островной (о-в Русский) увеличивается до 7,11 %. Эта особенность является очевидным видовым преимуществом, позволяющим выживать островным популяциям дальневосточной полевки даже небольшого размера.

По вариабельности признаки можно разделить на две группы. В первую группу вошли более вариабельные (кондилобазальная длина, длина верхней диастемы, скуловая ширина и длина верхнего ряда коренных зубов), во вторую – менее вариабельные признаки (ширина межглазничного промежутка, ширина и высота черепа в области слуховых капсул).

Большинство островных выборок, кроме выборок с островов Большой Пелис и Матвеева, достоверно отличаются по размаху изменчивости коэффициента вариации от материковой (табл. 2). Согласно кластеризации Уорда, все островные выборки дальневосточной полевки разделены на три группы (при этом различие по более вариабельным признакам выражено сильнее). Первая группа включает выборки с островов Рикорда, Попова и Лисий (рис. 2), которые достоверно не отличаются от материковой по всем параметрам, но имеют более низкие коэффициенты вариации, чем материковая выборка. Ко второй группе отнесены экземпляры дальневосточной полевки с островов Большой Пелис и Матвеева.

Таблица 2

Промеры черепа (мм) и коэффициенты вариации для островных (зал. Петра Великого) и эталонной материковой выборок дальневосточной полевки

Код выборки	CbL	Ld	Zyg	Lob	Z	Ha	LM
RUS	30,7 ± 0,42 9,59	9,8 ± 0,1 10,09	16,8 ± 0,3 8,81	4,2 ± 0,06 6,79	13,34 ± 0,18 6,47	10,95 ± 0,18 7,11	7,22 ± 0,094 10,12
PUT	31,58 ± 0,36 8,26	9,85 ± 0,073 9,57	17,02 ± 0,26 10,68	4,31 ± 0,024 4,53	13,2 ± 0,19 5,73	10,93 ± 0,14 5,98	7,28 ± 0,07 8,17
POP	32,9 ± 0,37 2,08	10,4 ± 0,17 3,53	17,6 ± 0,19 2,66	4,3 ± 0,08 5,2	14,3 ± 0,17 2,86	10,9 ± 0,11 3,18	7,6 ± 0,12 5,34
RIK	31,96 ± 0,38 4,61	10,11 ± 0,12 5,23	17,52 ± 0,2 5,8	4,32 ± 0,02 3,37	13,96 ± 0,13 3,24	10,86 ± 0,08 3,24	7,65 ± 0,08 4,59
PEL	30,6 ± 0,25 6,37	9,9 ± 0,18 7,08	16,9 ± 0,79 7,3	4,2 ± 0,11 4,61	13,6 ± 0,36 5,58	11,23 ± 0,03 4,22	6,8 ± 0,13 10,6
MAT	30,65 ± 0,33 6,49	9,87 ± 0,18 6,57	16,86 ± 0,14 6,19	4,26 ± 0,03 2,26	13,6 ± 0,11 5,66	11,25 ± 0,09 4,13	6,9 ± 0,06 6,62
LIS	30,38 ± 0,37 4,51	9,61 ± 0,15 5,69	16,36 ± 0,26 5,67	4,37 ± 0,05 3,96	13,5 ± 0,09 2,63	10,6 ± 0,09 3,26	7,44 ± 0,09 4,54
Материк	31,48 ± 0,44 6,84	9,9 ± 0,13 6,66	16,67 ± 0,27 7,23	4,3 ± 0,034 4,02	13,1 ± 0,12 5,12	10,95 ± 0,11 3,87	7,16 ± 0,09 6,63

Примечание. Верхняя строка – среднее значение параметра и стандартная ошибка, нижняя – коэффициент вариации.

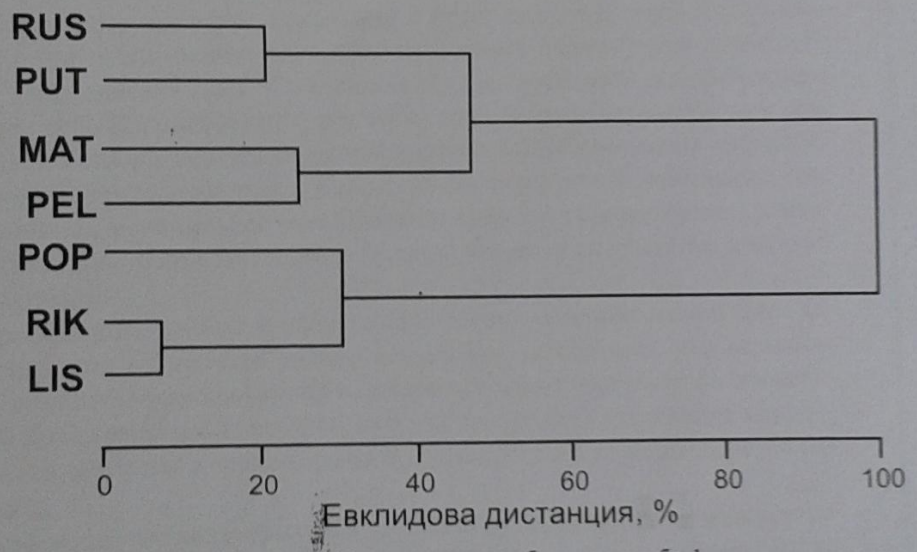


Рис. 2. Классификация выборок. Характеристику выборок см. в табл. 1

Эти выборки не имеют достоверных отличий по коэффициентам вариации параметров от материковой выборки, но отличаются по средним значениям параметров, как было показано ранее [13, 14]. Как для первой, так и для второй группы во всех выборках отмечено одномодальное распределение, и значение моды совпадает со значением средней. Третья группа охватывает выборки полевок с островов Путятина и Русский, которые также не обладают достоверными отличиями по средним значениям параметров, но имеют бóльшие коэффициенты вариации, чем материковая выборка. Кроме того в выборках с островов Русский и Путятина обнаружено бимодальное распределение для некоторых параметров черепа (рис. 3). Так, для выборки полевок с о-ва Русский одномодальное распределение не было обнаружено для длины верхней диастемы ($p = 0,009$), скуловой ширины ($p = 0,007$) и ширины межглазничного промежутка ($p = 0,009$), а с о-ва Путятина – для

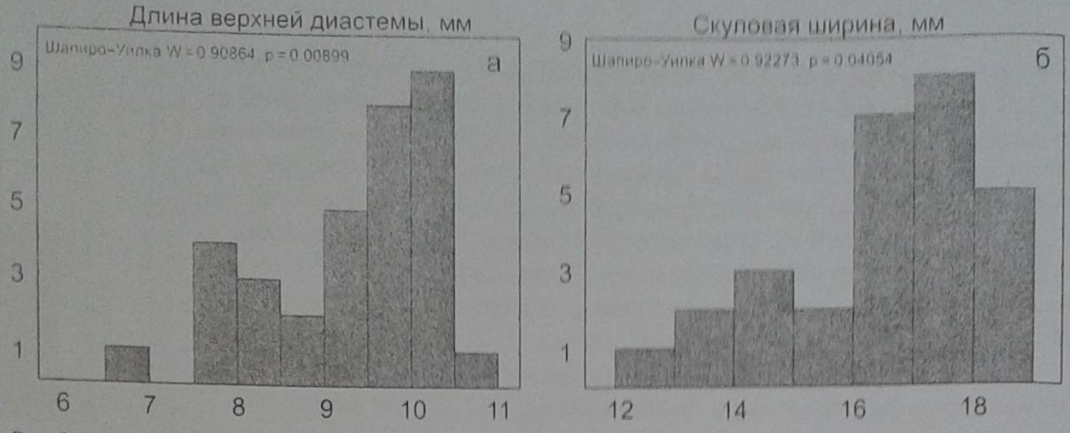


Рис. 3. Нарушения нормальности распределения краниометрических параметров в выборках дальневосточной полевки с островов Русский (а) и Путятина (б)

кондилобазальной длины (p = 0,003), длины верхней диастемы (p = 0,004), скуловой ширины (p = 0,04), ширины межглазничного промежутка (p = 0,0007).

Имеющиеся в группах различия можно объяснить тем, что островные популяции подвержены разным типам естественного отбора. Адаптация к окружающей среде включает в себя два процесса – смещение фенотипической средней в пределах нормы реакции и преобразование самой нормы реакции. При стабилизирующем отборе в популяциях, когда условия окружающей среды длительное время остаются постоянными, сохраняются адаптивные признаки организмов, при этом удаляются особи, отклоняющиеся от средней нормы [15], что мы и наблюдаем в выборках с островов Рикорда, Попова и Лисий. Однако в природе преимущество часто получают популяции с более широкой нормой реакции, сохраняющие вместе с тем те же средние значения параметров. Такая форма естественного отбора впервые была описана Дж.Г. Симпсоном [8] под названием центробежного отбора, а в дальнейшем Н.Н. Воронцовым [3] для этого типа отбора был предложен термин «дестабилизирующий отбор». При дестабилизирующем отборе протекают процессы, противоположные стабилизирующему, что в свою очередь приводит к повышению изменчивости [1, 2]. Вероятно, значительное увеличение коэффициентов вариации краниометрических параметров на островах Путятина и Русский является результатом действия дестабилизирующего отбора.

Сопоставление приведенных данных с площадью островов, в значительной мере характеризующей максимально возможный размер популяции, показывает, что величина вариации не зависит от размера изолированной популяции изученных грызунов (коэффициент корреляции Спирмена варьировал от 0,286 до 0,595 при p > 0,1). Изменение коэффициентов вариации наблюдается как в сравнительно больших, так и в сравнительно малых островных популяциях.

Обитающие на острове другие виды грызунов являются потенциальными конкурентами изученного вида. Данные, чтобы установить полный перечень используемых сообща ресурсов, отсутствуют, но невозможно отрицать то, что сообща используется пространство и что при вспышках численности возможен недостаток этого ресурса. Уменьшение числа потенциальных конкурентов должно приводить к росту величины изменчивости из-за увеличения размеров и разнообразия свободной от конкурентов среды, что соответствует правилу «экологического высвобождения» [16, 22]. Однако на двух из трех исследованных островах (Лисий и Рикорда), где дальневосточная полевка – единственный вид грызунов (табл. 1), коэффициент вариации краниометрических параметров этого вида не увеличивается, а напротив, достоверно уменьшается. Согласно концепции дестабилизирующего отбора, сильное давление стресса при возникновении в окружающей среде новых для вида факторов приводит к ускорению и взрывоподобному формообразованию.

Подобным стрессом для популяций могут быть антропогенные факторы, которые имеют более существенное влияние на изменчивость краниометрических параметров, хотя установить механизм этого влияния на популяции исследованных видов грызунов пока не представляется возможным. Тем не менее видно, что для популяции с островов, на которых расположены значительные по размеру населенные пункты или на которые действует сильный пресс бесконтрольного туризма (острова Русский, Путятина), характерны достоверно большие коэффициенты вариации краниометрических параметров. Кроме того, в этих популяциях начинается процесс нарушения нормальности распределения отдельных параметров черепа, появляется две моды, что в дальнейшем может привести к смене дестабилизирующего отбора дизруптивным.

Изменения популяций, приобретенные в результате действия стрессовых факторов, могут носить модификационный характер, и если при возврате прежних условий среды отбор приобретает стабилизирующую форму, то восстанавливается исходное состояние популяции. Если же действие стрессовых факторов приобретает постоянный характер, могут возникнуть формы с уже необратимыми изменениями. Подобные изменения могут привести к ускорению эволюционного процесса в популяции. Результат этого мы можем видеть на островах Большой Пелис и Матвеева, где в популяциях дальневосточной полевки не только происходит изменение средних значений краниометрических признаков, но и появляются генетические отличия, которые заключаются в приобретении популяциями уникальных гаплотипов ядерной ДНК [17], фиксации редких гаплотипов мтДНК [4, 18], а также в полной замене аллеля эстеразы [12].

Выводы

1. У дальневосточной полевки с островов зал. Петра Великого отмечено 2-кратное увеличение размаха изменчивости краниометрических признаков по сравнению с полевками, обитающими на материке.

2. Все островные выборки дальневосточной полевки по изменчивости коэффициента вариации, средних значений и модальности распределения разделились на три группы, которые соответствуют трем типам естественного отбора – стабилизирующему, дестабилизирующему и направленному.

3. Обнаружено достоверное увеличение коэффициентов вариации краниометрических параметров, а также бимодальность распределения признаков в популяциях дальневосточной полевки с островов Путятина и Русский, что может указывать на результат действия дестабилизирующего отбора, который, вероятно, спровоцирован повышенным антропогенным прессом на популяцию.

4. Популяции дальневосточной полевки с островов Большой Пелис и Матвеева были подвержены действию движущего (направленного) отбора, в результате чего приобрели не только морфологические, но и генетические изменения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // Природа. 1979. № 2. С. 36–41.

2. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: УНЦ ДО МГУ, 1999. 640 с.

3. Воронцов Н.Н. Эволюция кариотипа // Руководство по цитологии. Т. 2. М.; Л.: Наука, 1966. С. 359–389.

4. Гусков В.Ю., Шереметьева И.Н. Генетическая изменчивость и дифференциация малых островных популяций дальневосточной полевки *Microtus fortis* Buchner, 1889 (Rodentia, Cricetidae) // Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана: материалы Междунар. курильского и Междунар. сахалинского проектов. Владивосток: Дальнаука, 2012. С. 388–395.

5. Катин И.О. Динамика популяций дальневосточной полевки в условиях островной изоляции // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 89–99.

6. Короткий А.М., Гребенникова Т.А, Пушкарь В.С. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен–плейстоцен). Владивосток: Дальнаука, 1996. 158 с.

7. Северцов А.С. Теория эволюции. М.: ВЛАДОС, 2005. 380 с.

8. Симпсон Дж.Г. Темпы и формы эволюции. М.: Госиноиздат, 1948. 358 с.

9. Чутунов Ю.Д., Катин И.О. Численность и распределение по биотопам грызунов на островах Дальневосточного государственного морского заповедника // Животный мир Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 107–121.

10. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

11. Шереметьев И.С. Формирование наземной териофауны островов залива Петра Великого (Японское море) // Вестн. ДВО РАН. 2001. № 4. С. 11–22.

12. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Фрисман Л.В. Кариологическая и аллозимная изменчивость дальневосточной полевки (*Microtus fortis*, Buchner, 1889, Cricetidae, Rodentia) Дальнего Востока России // Генетика. 2006. Т. 42, № 6. С. 833–843.

13. Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Павленко М.В., Гуськов В.Ю. Микроэволюционные процессы в малых островных популяциях грызунов // Актуальные проблемы современной териологии. Новосибирск, 2012. С. 84.

14. Шереметьева И.Н. Морфологическая изменчивость дальневосточной полевки *Microtus fortis* (Rodentia, Cricetidae) с четырех островов залива Петра Великого (Японское море) // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 9. С. 1138–1143.

15. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 452 с.

16. Adler G.H., Levins R. The island syndrome in rodent populations // Quart. Rev. Biol. 1994. Vol. 69. P. 473–490.

17. Chelomina G.N., Sheremetyeva I.N. Genetic variation of *Microtus fortis pelliceus* in mainland and island populations of the Russian Far East based on random amplified polymorphic DNA markers // Mammal Study. 2007. Vol. 32. P. 63–74.

18. Haring E., Sheremetyeva I., Kryukov A. Phylogeny of Palearctic vole species (genus Microtus, Rodentia) based on mitochondrial sequences // Mammalian Biology. 2011. Vol. 76. P. 258–267.

19. MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton: Univ. Press, 1967. 203 p.

20. Millien V. Mammals evolve faster on smaller islands // Evolution. 2011. Vol. 65. P. 1935–1944.

21. Pergams O.R.W., Ashley M.V. Microevolution in island rodents // Genetica. 2001. Vol. 53. P. 1573–1581.

22. Rosemier J.N., Flaspohler D.J. Island-specific ecological release of small mammals in Lake Michigan and potential consequences for ground-nesting birds: The importance of American beech (*Fagus grandifolia*) in structuring small-mammal Communities // George Wright Forum. 2006. Vol. 23. P. 24–32.

23. Forkman F.J. Coefficients of Variation – an Approximate F-Test. Licentiate thesis. Uppsala: Swedish Univ. Agricult. Sci., 2005. 63 p.