

УДК 612.176.4:796

DOI 10.23648/UMBJ.2017.25.5254

ТИПОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРОВООБРАЩЕНИЯ ЮНОШЕЙ ПРИ АДАПТАЦИИ К ФИЗИЧЕСКОЙ НАГРУЗКЕ

Ю.С. Ванюшин, Д.Е. Елистратов

ФГБОУ ВО «Казанский государственный аграрный университет», г. Казань, Россия

e-mail: kaf.fv.kgau@mail.ru

Цель. Выявить закономерности прироста и механизм срочной адаптации сердечного выброса у юношей с различной степенью двигательной активности и в зависимости от типологических особенностей кровообращения при физической нагрузке повышающейся мощности.

Материалы и методы. Обследовались юноши, распределенные в зависимости от режима двигательной активности и типов кровообращения на группы. На велоэргометре моделировалась работа повышающейся мощности из расчета 0,5; 1,0 и 1,5 Вт/кг веса тела. До нагрузки и во время ее выполнения велась запись дифференциальной реограммы по В. Кубичеку, по которой определялись показатели сердечно-сосудистой системы.

Результаты. У юношей были выявлены гипо-, эу- и гиперкинетический типы кровообращения, зависящие от уровня двигательной активности. При нагрузке повышающейся мощности отмечалось достоверное увеличение сердечного выброса, которое было физиологически обосновано и направлено на поддержание оптимального кислородного режима. У юношей с высокой двигательной активностью гипокINETического и эукинетического типов кровообращения возрастание сердечного выброса шло по пути увеличения частоты сердечных сокращений и ударного объема крови (УОК). Механизм значительного увеличения УОК при нагрузке повышающейся мощности в группах юношей гипо- и эукинетического типов кровообращения объясняется тем, что диастолический и систолический объемы левого желудочка у них больше, чем у юношей других групп. Поэтому при нагрузке оба эти объема уменьшаются на большую величину, что и предопределяет увеличенный ударный объем.

Заключение. Формирование минутного объема крови (МОК) при нагрузке повышающейся мощности в группах юношей с различной двигательной активностью и в зависимости от типов кровообращения определялось функциональными возможностями сердца увеличивать УОК. Наиболее эффективный механизм проявления срочной адаптации МОК к нагрузке имел место в группах юношей с высокой двигательной активностью, относящихся к гипо- и эукинетическому типам кровообращения.

Ключевые слова: сердечный выброс, частота сердечных сокращений, ударный объем крови, двигательная активность, тип кровообращения.

Введение. Вопрос о влиянии двигательной активности на функциональное состояние организма юношей остается одним из актуальных в спортивной физиологии и медицине. Данные научной литературы свидетельствуют о значительных морфофункциональных изменениях в организме юношей, представляющих различные виды спорта [1, 2]. У них уровень функционального состояния системы кровообращения существенно отличается по сравнению с юношами,

которые имеют низкий уровень двигательной активности, что обусловлено физиологической целесообразностью. Это вполне закономерно с позиций функциональной системы гомеостаза и достижения полезного приспособительного эффекта [3, 4]. Поэтому двигательную деятельность следует рассматривать как один из факторов, которые определяют структурное и функциональное формирование сердечно-сосудистой системы [5].

К одной из особенностей деятельности

сердца следует отнести генетически детерминированные типы кровообращения, являющиеся вариантами нормы. В настоящее время установлено, что выделенные в условиях покоя типы кровообращения оказывают влияние на реакцию сердечно-сосудистой системы во время физической нагрузки [6].

Цель исследования. Выявление закономерностей прироста и механизма срочной адаптации сердечного выброса у юношей с различной степенью двигательной активности и в зависимости от типологических особенностей кровообращения при физической нагрузке повышающейся мощности.

Материалы и методы. В медико-биологических исследованиях широкое распространение получили физические нагрузки, так как они обладают высокой диагностической ценностью и при их помощи можно моделировать различные виды деятельности человека. Общепринятой и предпочтительной считается велоэргометрия, которая облегчает получение физиологической информации во время двигательной деятельности и дает возможность точной дозировки физической нагрузки как по мощности, так и по длительности. В наших исследованиях юноши выполняли нагрузку ступенчато повышающейся мощности на велоэргометре в расчете 0,5, 1,0 и 1,5 Вт на 1 кг веса тела. Моделировалась работа умеренной мощности, являющаяся достаточной для вызова возмущения гемодинамики организма, выведения ее на оптимальный уровень функционирования, а также пороговой для включения центральных нейрогуморальных механизмов. Частота педалирования составляла 60 об./мин, а длительность каждой ступени нагрузки равнялась 3 мин. До нагрузки и во время ее выполнения велась запись дифференциальной реограммы. При этом регистрировались следующие показатели деятельности сердечно-сосудистой системы: ЧСС (частота сердечных сокращений), УОК (ударный объем крови), МОК (минутный объем крови), которые определялись по методу W.G. Kubicek et al. [7].

Количество испытуемых составило 100 чел. В зависимости от режима двигательной активности все испытуемые были разделены на три группы: группа I с низкой дви-

гательной активностью (студенты-юноши 17–20 лет, не имеющие спортивных разрядов и занимающиеся физической культурой по программе вуза ($n=43$)); группа II со средней двигательной активностью (юноши 19–21 года – студенты факультета физической культуры Казанского федерального университета ($n=27$)); группа III с высокой двигательной активностью (спортсмены-легкоатлеты 17–22 лет ($n=30$)). По величине сердечного индекса (СИ) юноши были разделены на группы по типам кровообращения: гиперкинетический тип кровообращения (ГрТК) – с высокими значениями СИ, эукинетический тип кровообращения (ЭТК) – со средними значениями СИ, гипокинетический тип кровообращения (ГТК) – с низкими значениями СИ. При этом однородным по определенному признаку мы считали такое множество элементов, коэффициент вариации (КВ) которого не превышал 10 %. Количественное распределение групп юношей по типологическим особенностям кровообращения согласуется с данными, которые приводит в своей работе Э.В. Земцовский [8].

Статистическая обработка полученных результатов проводилась в соответствии с общепринятыми методами вариационной статистики при помощи компьютера AT Pentium с применением пакета программ Microsoft Office Excel Windows 2010. Для оценки достоверности различий использовались стандартные значения критерия t Стьюдента.

Результаты и обсуждение. При проведении исследований в группах юношей были выявлены гипо-, эу- и гиперкинетический типы кровообращения, зависящие от уровня двигательной активности (рис. 1–3).

Объективную информацию показатели насосной функции сердца представляют при анализе нагрузок различной мощности. Так, с повышением мощности выполняемой на велоэргометре работы наблюдалось достоверное увеличение МОК, который, по сравнению с предрабочим уровнем, возрос в 2–3 раза (табл. 1). По литературным источникам, величины сердечного выброса, полученные нами, соответствуют нагрузке, связанной с использованием более половины аэробной мощности, или 60 % от максимального потребления кислорода [9]. Такое увеличение одного из па-

раметров сердечной деятельности физиологически обосновано и направлено на поддержа-

ние оптимального кислородного режима организма при мышечной деятельности.

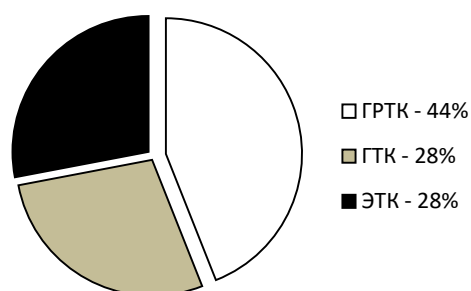


Рис. 1. Распределение группы юношей с низкой двигательной активностью по типам кровообращения

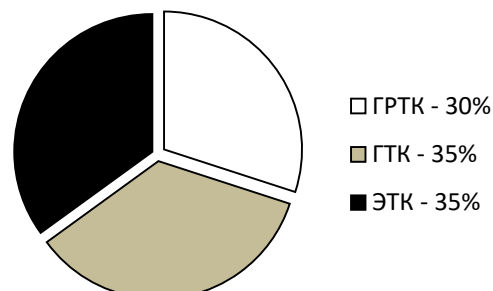


Рис. 2. Распределение группы юношей со средней двигательной активностью по типам кровообращения

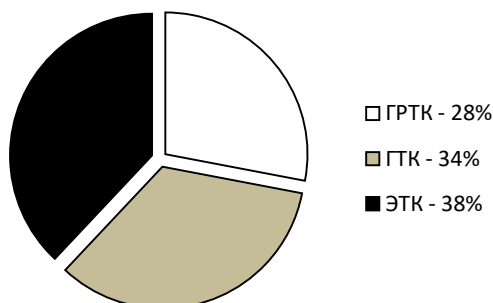


Рис. 3. Распределение группы юношей с высокой двигательной активностью по типам кровообращения

Таблица 1

Показатели МОК (л) в группах юношей с низкой (I), средней (II) и высокой (III) двигательной активностью при гипо-, эу- и гиперкинетическом типах кровообращения

Группа испытуемых	Тип кровообращения	Исходное состояние	Нагрузка		
			0,5 Вт/кг	1,0 Вт/кг	1,5 Вт/кг
I	ГТК	4,38±0,16	6,71±0,31*	7,85±0,48+	8,56±0,36
	ЭТК	5,43±0,24	8,88±0,51*	10,17±0,67	11,71±0,87
	ГрТК	5,30±0,25	9,55±0,23*	10,35±0,39	10,91±0,50
II	ГТК	4,66±0,18	9,41±0,79*■	11,17±0,43+■	12,88±1,53■
	ЭТК	5,21±0,19	8,17±0,52*	9,48±0,69	10,40±0,53
	ГрТК	5,84±0,40	9,49±0,96*	10,61±0,71	11,01±0,70
III	ГТК	4,48±0,13	7,53±0,18*●▲	9,68±0,52+●▲	12,36±0,81^●
	ЭТК	5,68±0,17	9,50±0,34*▲	11,13±0,72+	14,39±0,94^●▲
	ГрТК	6,95±0,42●	9,90±0,87*	12,41±0,78+●▲	13,81±0,81●▲

Примечание. * – статистическая достоверность различий между показателями в исходном состоянии и с нагрузкой 0,5 Вт/кг; + – статистическая достоверность различий между показателями с нагрузкой 0,5 и 1,0 Вт/кг; ^ – статистическая достоверность различий между показателями с нагрузкой 1,0 и 1,5 Вт/кг; ■ – статистическая достоверность различий между показателями юношей с гипокинетическим типом кровообращения I и II групп; ● – статистическая достоверность различий между показателями юношей с гипокинетическим типом кровообращения I и III групп; ▲ – статистическая достоверность различий между показателями юношей с эукинетическим типом кровообращения I и II групп; ▲ – статистическая достоверность различий между показателями юношей с эукинетическим типом кровообращения I и III групп.

различий между показателями юношей с гипокинетическим типом кровообращения II и III групп. Далее обозначения те же.

Увеличение сердечного выброса при двигательной активности происходит за счет включения одного или нескольких компенсаторных механизмов: роста частоты сердцебиений или величины УОК, а в некоторых случаях – обоих параметров сердечно-сосудистой системы. Однако их вклад в увеличение МОК различен. Так, например, ударный выброс повышается не более чем в 2 раза по отношению к исходному уровню, в то время как ЧСС при максимальной нагрузке может возрасти в 3 и более раза [8]. При этом основным оптимизирующим фактором МОК является увеличение ударного выброса, величина которого зависит от базального резервного объема крови. Рассмотрим меха-

низм проявления срочной адаптации сердечного выброса на примере велоэргометрической нагрузки повышающейся мощности.

В группах юношей с различной двигательной активностью при увеличении мощности нагрузки независимо от типов кровообращения проявился феномен экономизации кровообращения по показателю сердечного выброса. Однако при этом юноши с высокой двигательной активностью сохраняли определенные резервы в деятельности сердца, так как у них была меньше хронотропная реакция сердца (табл. 2), что при возрастающей нагрузке может способствовать значительному росту МОК.

Таблица 2

Показатели ЧСС (уд./мин) в группах юношей с низкой (I), средней (II) и высокой (III) двигательной активностью при гипо-, эу- и гиперкинетическом типах кровообращения

Группа испытуемых	Тип кровообращения	Исходное состояние	Нагрузка		
			0,5 Вт/кг	1,0 Вт/кг	1,5 Вт/кг
I	ГТК	70,11±2,87	89,27±3,41*	105,05±3,08+	121,91±2,27^
	ЭТК	77,72±3,95	96,31±3,15*	112,96±3,05+	130,81±3,92^
	ГрТК	79,07±2,82	98,10±2,86*	116,16±3,22+	137,04±3,08^
II	ГТК	68,25±2,16	91,30±3,86*	109,27±4,28+	122,43±3,48^
	ЭТК	72,65±2,11	96,99±4,65*	110,53±3,15+	127,71±4,38^
	ГрТК	76,40±2,98	98,49±5,58*	114,12±3,22+	130,50±3,95^
III	ГТК	61,03±2,71●▲	84,35±2,01*	96,87±2,72+●▲	112,70±3,25^●▲
	ЭТК	65,73±2,10●▲	86,10±3,42*●▲	101,53±2,58+●▲	116,65±3,41^●▲
	ГрТК	75,00±3,59	88,07±2,84*●▲	105,27±2,66+●▲	118,74±3,03^●▲

Увеличение сердечного выброса достигалось различными способами. У юношей с высокой двигательной активностью гипокинетического и эукинетического типов кровообращения возрастание сердечного выброса шло по пути увеличения как ЧСС, так и УОК. Это может рассматриваться в качестве одного из механизмов формирования сердечного выброса. Полагают, что данный механизм является наиболее эффективным, так как в этом случае частота сердцебиений снижена, а физическая работоспособность, определяемая адаптационными резервами, возможности которой тес-

но связаны с напряжением физиологических механизмов и зависят от силы действующего фактора, выше у тех, у кого УОК больше (табл. 3). Следовательно, можно говорить о хроноинотропной зависимости, когда рост ЧСС сопровождается усилением сократительной способности миокарда. Данный феномен известен под названием лестницы Боудича. Положительный инотропный эффект при увеличении ЧСС нарастает постепенно, что объясняют плавностью роста концентрации ионов Ca^{2+} в саркоплазме и саркоплазматическом ретикулуме. Хроноинотропная зависи-

мость, вероятно, осуществляется без изменения длины мышечных волокон, что дает повод отдельным авторам рассматривать этот механизм как проявление гомеометрической регуляции сердца [10, 11].

Можно предположить, что под воздейст-

вием регулярных физических нагрузок мощность механизмов, ответственных за удаление Ca^{2+} из саркоплазмы, т.е. кальциевого насоса саркоплазматического ретикулума и Na-Ca-обменного механизма сарколеммы, существенно возрастает [11].

Таблица 3

Показатели ударного объема крови (мл) в группах юношей с низкой (I), средней (II) и высокой (III) двигательной активностью при гипо-, эу- и гиперкинетическом типах кровообращения

Группа испытуемых	Тип кровообращения	Исходное состояние	Нагрузка		
			0,5 Вт/кг	1,0 Вт/кг	1,5 Вт/кг
I	ГТК	63,37±3,43	<u>76,30±4,79*</u>	75,93±5,55	71,08±3,23
	ЭТК	71,05±3,70	<u>93,10±5,91*</u>	90,47±6,18	89,58±6,22
	ГрТК	67,87±2,37	<u>99,29±2,87*</u>	93,86±3,81	85,49±3,76
II	ГТК	69,28±3,15	<u>103,41±5,87*■</u>	101,77±8,36■	101,50±9,24■
	ЭТК	72,39±2,96	<u>84,23±3,36*</u>	86,21±4,06	84,94±2,81
	ГрТК	76,31±3,44■	<u>96,34±5,66*</u>	92,62±4,36	86,31±3,78
III	ГТК	81,62±2,34●▲	89,80±3,22*●▲	97,48±2,06+●	<u>109,66±5,23^●</u>
	ЭТК	87,14±3,03●▲	98,06±3,04*▲	109,57±4,26+●▲	<u>122,71±5,03^●▲</u>
	ГрТК	74,96±4,72	<u>112,15±4,08*●▲</u>	117,82±5,12●▲	115,87±4,54●▲

Примечание. Подчеркиванием выделены показатели порога адекватной гемодинамической реакции.

В наших исследованиях, по-видимому, увеличение инотропизма миокарда приводит к росту УОК за счет полного использования базального резервного объема крови и образования дополнительного резервного объема крови [1]. Чем более значителен этот объем, тем в большей степени максимизация УОК будет способствовать увеличению МОК. При этом повышается максимальная скорость сокращения и вклад предсердий в заполнение желудочков кровью [12]. В результате гемодинамический эффект увеличенного УОК перекрывает эффект частоты сердцебиений. У юношей гиперкинетического типа кровообращения всех вариантов двигательной активности увеличение МОК происходило в результате хронотропной реакции сердца. При этом хронотропный эффект увеличенной частоты сердцебиений перекрывал инотропный, связанный с неизменностью УОК.

Механизм значительного увеличения УОК при нагрузке повышающейся мощности

в группах юношей гипо- и эукинетического типов кровообращения может быть объяснен тем, что диастолический и систолический объемы полости левого желудочка у них больше, чем у юношей других групп. Поэтому при нагрузке оба эти объема уменьшаются на большую величину, что и предопределяет увеличенный ударный объем. Кроме того, рост ударного выброса достигается уменьшением конечно-систолического объема крови, так как сердечно-сосудистая система находится в устойчивом состоянии и при этом наблюдается постоянный венозный возврат крови к сердцу [13].

Заключение. Формирование МОК при нагрузке повышающейся мощности в группах юношей с различной двигательной активностью и в зависимости от типологических особенностей кровообращения имело свои особенности и определялось функциональными возможностями сердца увеличивать УОК. Увеличение сердечного выброса за

счет УОК свидетельствует о лучшем функциональном состоянии сердца и гемодинамики, о более надежном и стабильном обеспечении трансапикалярного обмена и наибольшей экономичности [12, 5]. Режим работы сердца с повышением УОК обеспечивает поступление в микроциркуляторную систему большего объема крови на единицу объема ткани и с большей скоростью. В наших исследованиях увеличение сердечного выброса за счет ЧСС и УОК имело место в группе

юношей с высокой двигательной активностью, относящихся к ГТК, ЭТК. Это можно рассматривать как наиболее эффективный механизм проявления срочной адаптации МОК к нагрузке. В группах юношей с низкой и средней двигательной активностью, относящихся ко всем типам кровообращения, и в группах юношей с высокой двигательной активностью при ГрТК увеличение сердечного выброса происходило за счет хронотропной реакции сердца.

Литература

1. Белоцерковский З.Б., Любина Б.Г. Сердечная деятельность и функциональная подготовленность у спортсменов. Норма и атипичные изменения. М.: Советский спорт; 2012. 548.
2. Markovic G., Mikulic P. Discriminative ability of the Yo-Yo intermittent recovery test (level 1) in prospective young soccer players. J. Strength Cond. Res. 2011; 25 (10): 2931–2934.
3. Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М.: Наука; 1980. 197.
4. Судаков К.В. Системная организация функций человека: теоретические аспекты. Успехи физиологической науки. 2000; 31 (1): 81–96.
5. Ванюшин Ю.С., Хайруллин Р.Р. Кардиореспираторная система как индикатор функционального состояния организма спортсменов. Теория и практика физической культуры. 2015; 7: 11–14.
6. Федоров Н.А., Ванюшин Ю.С. Влияние типологических особенностей кровообращения на показатели насосной функции сердца спортсменов при нагрузке повышающейся мощности. Теория и практика физической культуры. 2009; 10: 10–11.
7. Kubicek W.G., Patterson R.P., Lillehei R. et al. Impedance cardiography as a noninvasive means to monitor cardiac function. J. Amer. Assoc. For Advancement of Med. Instrumentation. 1970; 4: 79–81.
8. Земцовский Э.В. Функциональная диагностика состояния вегетативной нервной системы. СПб.: Инкарт; 2004. 80.
9. Nose H., Takameta A., Mack G.W. et al. Right atrial pressure and forearm blood flow during prolonged exercise in a hot environment. Pflugers. Arch. 1994; 426 (3–4): 177–182.
10. Конради Г.П. Гомеометрическая ауторегуляция сокращений сердца: физиология кровообращения. Физиология сердца. Л.: Наука; 1980: 341–346.
11. Меерсон Ф.З. Адаптация, деадаптация и недостаточность сердца. М.: Медицина; 1978. 339.
12. Абзалов Р.А. Насосная функция сердца развивающегося организма и двигательный режим. Казань; 2005. 277.
13. Нигматуллина Р.Р. Насосная функция сердца развивающегося организма и ее регуляция при мышечных тренировках: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Казань; 1999. 40.

FEATURES OF BLOOD CIRCULATION IN YOUNG MEN DURING ADAPTATION TO PHYSICAL LOAD

Yu.S. Vanyushin, D.E. Elistratov

Kazan State Agrarian University, Kazan, Russia

e-mail: kaf.fv.kgau@mail.ru

The objective of this paper is to identify the mechanism of urgent adaptation of cardiac output and its components under increasing physical load in young men with different levels of physical activity depending on features of blood circulation.

Materials and Methods. The study enrolled young men, who were divided into groups according to the type of physical activity and blood circulation. The increasing physical load was simulated on a

veloergometer (0.5; 1.0; and 1.5 watts of power for every kilogram of body weight). Before and during physical load the record of differential rheograms (W. Kubicek method) was carried out. The records were used to define the indices of cardiovascular system.

Results. The young men demonstrated hypo-, eu- and hyperkinetic circulation types, depending on the level of physical activity. Under increasing physical load significant increase in cardiac output was registered. It was physiologically justified and aimed at maintaining optimal oxygen conditions. The increase in cardiac output in young men with high physical activity of eukinetic and hypokinetic circulation types was accompanied by a rising heart rate and stroke volume. The mechanism of significant increase in stroke volume under increasing physical load in groups of young men with eukinetic and hypokinetic circulation types is due to the fact that their diastolic and systolic left ventricular volumes are larger than those in young men of other groups. Therefore, under physical load both of these volumes are significantly reduced; it determines the increase in stroke volume.

Conclusion. The formation of blood cardiac output under increasing physical load in groups of young men with different physical activity and circulation type was determined by functional abilities of the heart to increase stroke volume. The most effective mechanism for manifestation of blood cardiac output urgent adaptation to physical load was demonstrated in young men with high physical activity and hypo- and eukinetic types of circulation.

Keywords: cardiac output, cardiac rate, blood cardiac output, physical activity, types of circulation.

References

1. Belotserkovskiy Z.B., Lyubina B.G. *Serdechnaya deyatel'nost' i funktsional'naya podgotovlennost' u sportmenov. Norma i atipichnye izmeneniya* [Cardiac function and functional readiness in sportsmen. Normal range and abnormal changes]. Moscow: Sovetskiy sport; 2012. 548 (in Russian).
2. Markovic G., Mikulic P. Discriminative ability of the Yo-Yo intermittent recovery test (level 1) in prospective young soccer players. *J. Strength Cond. Res.* 2011; 25 (10): 2931–2934.
3. Anokhin P.K. *Uzlovye voprosy teorii funktsional'noy sistemy* [Urgent problems of functional system theory]. Moscow: Nauka; 1980. 197 (in Russian).
4. Sudakov K.V. *Sistemnaya organizatsiya funktsiy cheloveka: teoreticheskie aspekty* [Systemic organization of human functions: theoretical aspects]. *Uspekhi fiziologicheskoy nauki.* 2000; 31 (1): 81–96 (in Russian).
5. Vanyushin Yu.S., Khayrullin R.R. *Kardiorespiratornaya sistema kak indikator funktsional'nogo sostoyaniya organizma sportmenov* [Cardiorespiratory system as an indicator of functional state of athletes]. *Teoriya i praktika fizicheskoy kul'tury.* 2015; 7: 11–14 (in Russian).
6. Fedorov N.A., Vanyushin Yu.S. *Vliyanie tipologicheskikh osobennostey krovoobrashcheniya na pokazateli nasosnoy funktsii serdtsa sportmenov pri nagruzke povyshayushchey moshchnosti* [Influence of typological features of blood circulation on parameters of heart pump function in athletes during increasing physical load]. *Teoriya i praktika fizicheskoy kul'tury.* 2009; 10: 10–11 (in Russian).
7. Kubicek W.G., Patterson R.P., Lillehei R. et al. Impedance cardiography as a noninvasive means to monitor cardiac function. *J. Amer. Assoc. for Advancement of Med. Instrumentation.* 1970; 4: 79–81.
8. Zemtsovskiy E.V. *Funktsional'naya diagnostika sostoyaniya vegetativnoy nervnoy sistemy* [Functional diagnostics of involuntary nervous system]. St. Petersburg: Inkart; 2004. 80 (in Russian).
9. Nose H., Takameta A., Mack G.W. et al. Right atrial pressure and forearm blood flow during prolonged exercise in a hot environment. *Pflugers. Arch.* 1994; 426 (3–4): 177–182.
10. Konradi G.P. *Gomeotricheskaya autoregulyatsiya sokrashcheniy serdtsa: fiziologiya krovoobrashcheniya. Fiziologiya serdtsa* [Geometric auto regulation of heartbeat: physiology of blood circulation. Heart physiology]. Leningrad: Nauka; 1980: 341–346 (in Russian).
11. Meerson F.Z. *Adaptatsiya, deadaptatsiya i nedostatochnost' serdtsa* [Adaptation, deadaptation and heart failure]. Moscow: Meditsina; 1978. 339 (in Russian).
12. Abzalov R.A. *Nasosnaya funktsiya serdtsa razvivayushchegosya organizma i dvigatel'nyy rezhim* [Pump heart function of a developing organism and motion state]. Kazan; 2005. 277 (in Russian).
13. Nigmatullina R.R. *Nasosnaya funktsiya serdtsa razvivayushchegosya organizma i ee regulatsiya pri myshechnykh trenirovkakh* [Pump heart function of a developing organism and its regulation under muscle training]: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Kazan; 1999. 40 (in Russian).

