УДК 591.525:596.731.1

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОЖИ ДОМАШНИХ СВИНЕЙ (SUS SCROFA DOMESTICUS) В УСЛОВИЯХ ТЕХНОЛОГИЧЕСКОГО СТРЕССА

Н.А. Гарская - к.б.н., доцент (Луганский государственный аграрный университет), Л.Г. Перетятько - к.с.-х.н. (Институт свиноводства и агропромышленного производства НААН Украины), ст. науч. сотр., А.А. Захаров – д.м.н., доцент (Луганский государственный медицинский университет), Л.П. Гришина - д. с.-х.н., ст. науч. сотр. (Институт свиноводства и агропромышленного производства НААН Украины)

***Ключевые слова*:** полтавская мясная порода, хрячки, технологический стресс, кожа, морфометрические параметры, коэффициент вариации.
Key words: Poltava Meat Breed, young boars, technological stress, skin, morphometrical parameters, variation coefficient.

РЕФЕРАТ
Кожный покров важный орган млекопитающих. Сведения о морфологической структуре кожи домашних свиней фрагментарны. Цель работы – изучение морфофункциональных характеристик кожного покрова хрячков полтавской мясной породы в условиях технологического стресса, используя математические способы анализа.
Материал и методы. Исследованы морфофункциональные характеристики кожи чистопородных хрячков полтавской мясной породы в возрасте 6,5 месяцев. Работа выполнена на материале, полученном в результате «контрольного убоя» при достижении животными живой массы 100 кг (16 фрагментов кожи, взятых на середине бока груди, за лопаткой). Измеряли морфометрические показатели слоёв кожи и их компонентов, обрабатывали результаты используя математические способы анализа.
Результаты. Хрячки полтавской мясной породы имеют в целом хорошо развитые защитные механизмы внешних покровов, выражающиеся в толщине кожи и эпидермиса, большей генетической константности показателей слоёв кожи, активной функции сальных желёз. Некоторые особенности строения кожи исследуемых животных, а именно: особенности потовых и сальных желез, рыхлая кожа, утолщение эпидермиса отражают недостаточную эффективность систем данного органа (кожи) осуществлять различные функции (прежде всего терморегуляцию) в данных технологических и эколого-климатических условиях, что может привести к снижению генетически обусловленной селекционной ценности животных, их продуктивности и снижению качества сырья.
Выводы. Хрячки полтавской мясной породы в условиях технологического стресса имеют специфические особенности структуры кожи, что имеет важное значение для разработки эффективных приемов селекции, выращивания, содержания животных, способствующих повышению функциональных возможностей высокопродуктивных животных и получения от них качественной продукции.

ВВЕДЕНИЕ

Кожный покров важный орган млекопитающих. Его значение велико и многообразно: терморегуляция, защита от влияния факторов внешней среды, участие в обмене веществ, депонирование крови, выделение воды, ядовитых, питательных, пахучих веществ, которые являются сигналами или способами защиты и выкармливания потомства, выполнение функции «прикосновения», синтез БАВ и т.д. [9, 14]. Кожа животного, как первый этап защиты, обладает способностью уничтожать микроорганизмы, попавшие на её покровы, в её структуры. Кожа способна к самоочищению, к стерилизующему, бактерицидному действию в отношении многих микроорганизмов [1, 15].

По мнению Кацы Г.Д. (2013) [3] одну и туже задачу кожный покров животных может решать по-разному в зависимости от вида, породы, условий существования и т.д.

Согласно Слесаренко Н.А., Кумирову С.Г. (2015) [6] кожный покров - это сложный лабильный биокомпозит, обладающий высокой реактивностью к условиям как внешней, так и внутренней среды организма, что в последствии обеспечивает структурные преобразования в организации общего покрова.

В литературе имеются многочисленные сведения о морфологии кожи и её производных у животных, однако, уровень знаний по разным систематическим группам и степень изученности отдельных вопросов ещё до настоящего времени не одинаковы [10, 12]. Так фрагментарны сведения о морфологической структуре кожи домашних свиней, хотя разведение этих животных является приоритетным в 44 странах мира (33%), в мире насчитывается около одного миллиарда свиней, что составляет одно животное на каждого седьмого человека [7]. Кроме традиционных продуктов: мяса и шпика, ценного сырья: кожи и её дериватов (щетины), свиньи так же используются в медицине: в качестве биологических моделей, биологического сырья для получения гормонов и ферментов, источника тканей и органов [11, 13].

Поэтому познание биологических особенностей структурной организации кожного покрова свиней имеет не только теоретическое, но и определённое практическое значение, так как позволит получить наиболее объективную характеристику показателей, которые могут быть использованы не только в селекционно-племенной работе с животными, но и использования в медицине, разработке приёмов и способов получения пищевых продуктов, сырья.

Исходя из вышеизложенного, целью настоящего исследования стало изучение морфофункциональных характеристик кожного покрова хрячков полтавской мясной породы, используя математические способы анализа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа была проведена на чистопородном поголовье свиней полтавской мясной породы ОАО «Племзавод «Беловодский»» Луганской области, Украина.

Средовые условия животных – кормление, содержание, проведение зооветеринарных мероприятий – отвечали технологическим стандартам, разработанным Институтом свиноводства и агропромышленного производства УААН с учетом возраста, живой массы и физиологического состояния. Тип кормления - концентратный с использованием кормов собственного производства. Содержание – групповое, безвыгульное.

В ходе эксперимента животные подвергались запланированным (вакцинация, перегонка, перевод на групповое содержание, взвешивание, гипокинезический стресс при длительном безвыгульном содержании и т.д.) и неплановым технологическим стрессам (социальные факторы, нарушения выработанного стереотипа кормления и перехода на другие рационы, стрессы, возникающий под действием факторов микроклимата и климата (в связи изменениями погодных условий).

Материалом исследования служили образцы кожи, отобранные от группы животных (n=16), сформированной из массива хрячков, откармливаемых с целью проведения «контрольного убоя» (для определения мясных качеств

породы), достигших живой массы 100 кг, в возрасте 6,5 месяцев. Животных в группу отбирали методом пар-аналогов.

Взятие образцов и изучение морфологического строения кожного покрова проводили согласно методике Г.Д. Кацы (2013) [3]. Пробы кожи брали специальным пробоотборником в точке, расположенной на расстоянии 4-4,5 см от каудального угла правой лопатки животного в каудальном направлении. Площадь отобранного образца составляла 0,2 см2. Отобранный образец фиксировали в 10% растворе формальдегида в течении 24 часа, а затем перекладывали на хранение в 5% раствор.

Срезы готовили на замораживающем микротоме МПЗ-01 «Техном» после предварительного уплотнения их в желатине. После промывки фиксатора в проточной воде в течении 15 часов, кусочек кожи помещали в 18% раствор желатина на 24 часа в термостат ТС-80М-2 при температуре +370 С, затем переносили в 25% раствор желатина на 3 часа. Уплотнение и длительное хранение изготовленных блоков образцов проводилось в 5% растворе формальдегида. После уплотнения (в течении 2-3 суток) образцы кожи очищали от желатина и промывали проточной водой в течении 15-20 минут, затем переносили в дистиллированную воду и оттуда на столик замораживающего микротома. Выполняли вертикальные срезы толщиной 30 мкм вдоль корней волос. С ножа микротома срезы переносили в 500 этиловый спирт, а затем окрашивали краской Судан III и гематоксилином Караччи. Окрашенные срезы на короткий срок опускали в дистиллированную воду, а затем заключали в смесь глицерина и желатина.

На окрашенных срезах с помощью цифрового микроскопа Delta Optical Genetic Pro Z (ScopeImage 9.0) определяли толщину рогового слоя (как внешнего слоя эпителия), толщину подлежащих слоёв эпителия (как внутренние подлежащие), дермы, длину выступов эпидермиса, глубину залегания секреторных отделов сальных и потовых желез, волосяных фолликулов, длину выводного протока сальной железы, расстояние от места открытия протока сальной железы до поверхности кожи, толщину коллагеновых волокон в дерме, площадь секреторной поверхности потовых и сальных желез, площадь жировых клеток подкожной жировой клетчатки в десятикратной повторяемости. На основании первичных данных рассчитывали общую толщину кожи и эпидермиса.

Статистическую обработку данных выполняли с использованием пакета прикладных компьютерных программ STATISTICA (6.0), с принятием вероятности $p \leq 0,05$. Результаты исследования. Нами установлено, что хрячки полтавской мясной породы имеют достаточно толстую кожу с крупными широкими складками на её поверхсти (рис. 1). Толщина кожи исследуемых животных в среднем составила 3177,0 мкм (lim 2610,46 - 4159,16 мкм) при среднем уровне варьирования данного признака (Cv=15,32%).

Кожа хрячков включает в себя хорошо выраженные слои: эпидермис, дерму, постепенно переходящую в хорошо развитый подкожный жировой слой (гиподерму).

Эпидермис кожи исследуемых животных представлен многослойным плоским ороговевающим эпителием, хорошо развит (рис. 2), имеет среднюю толщину 79,38 мкм (lim 48,94 – 99,15 мкм), что составляет в среднем 2,53 % от общей толщины кожи. Установлено, что толщина эпидермиса хрячков полтавской мясной породы имеет средний уровень варьирования, показатель которого (Cv) составляет 20,77%.

Эпидермис образует хорошо видимые длинные выступы, внедряющиеся в дерму, как правило перпендикулярно к поверхности кожи. Их длина составляет в среднем 95,93 мкм (lim 67,7 – 118,72 мкм). Следует отметить, что данный показатель в сравнении с показателем толщины эпителия имеет более низкую групповую изменчивость, коэффициент вариации (Cv) составил 14,02%.

На вертикальных срезах кожи в эпидермисе различаются клетки рогового

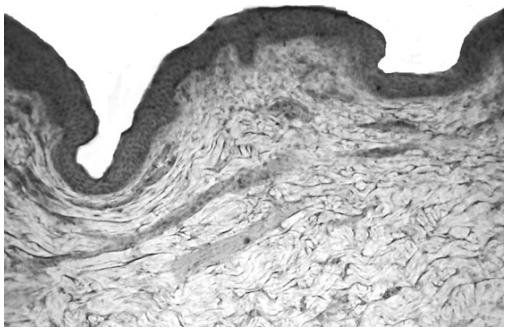

Рис. 1. Вертикальный срез кожи хрячков полтавской мясной породы (х 100). (Окраска судан III и гематоксилин Караччи).

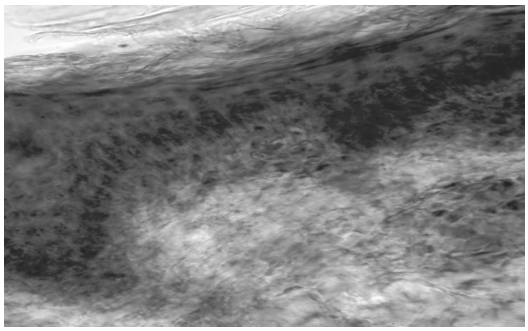

Рис. 2. Эпидермис кожи хрячков полтавской мясной породы (х400). (Окраска судан III и гематоксилин Караччи).

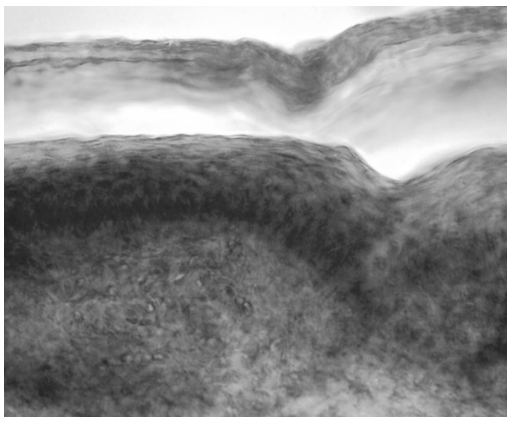

Рис. 3. Липидная смазка рогового слоя эпидермиса кожи хрячков полтавской мясной породы (х400). (Окраска судан III и гематоксилин Караччи).

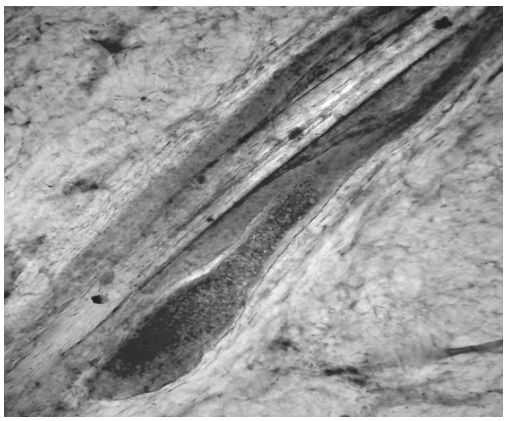

Рис. 4. Сальная железа кожи хрячков полтавской мясной породы (х400). (Окраска судан III и гематоксилин Караччи).

(внешнего) слоя и подлежащие (внутренние) слои, постепенно переходящие друг в друга. Роговой слой эпидермиса у исследуемых животных толстый, многорядный, рыхлый. Клетки этого слоя, безъядерные, в виде постепенно слущивающихся чешуек. Толщина рогового слоя достигает в среднем 17,42 мкм (lim 12,46 – 26,29 мкм), что составляет 21,95% от общей толщины эпидермиса. На отдельных участках эпидермиса наблюдаются различные по величине и толщине отслаивающиеся поверхностные слои рогового слоя. У большинства хрячков (56,25%), роговой слой имеет липидную смазку (рис. 3). Групповая изменчивость показателя толщины рогового слоя (Cv) составила 23,37%. Подлежащие слои эпителия (внутренние) состоят из нескольких рядов клеток. В базальном ряду ядра клеток крупные, овальной формы, вытянутые перпендикулярно к поверхности кожи. По мере приближения к роговому слою ядра клеток становятся более округлыми и уменьшаются, а затем сплющиваются. Подлежащие слои преобладают в эпидермисе у хрячков полтавской мясной породы и достигают толщины в среднем 61,96 мкм или 78,05% от общей толщины эпидермиса, при групповой изменчивости (Cv) равной 25,25%.

Производными эпидермальных клеток являются сальные и потовые железы, волосяные фолликулы. Сальные железы у исследуемых животных представлены как однодольчатыми, так и многодольчатыми структурами. Их продольные срезы имеют вид нешироких полосок (рис. 4). Довольно длинный выводной проток железы (в среднем 114,6 мкм, lim 44,76 – 179,77 мкм, Cv=47,39%) открывается в волосяное влагалище в верхней трети волосяного фолликула на расстоянии в среднем 978,74 мкм от поверхности кожи (lim 119,03 – 2077,38 мкм, Cv=67,96%), что составляет 33,72% от общей толщины кожи. Глубина залегания секреторных отделов сальных желёз составляет в среднем 1339,83 мкм (lim 596,55 – 2378,06 мкм, Cv=46,32%), или 41,61% от общей толщины кожи. Площадь их составляет в среднем 3273,87 мм2 (lim 654,87 – 9777,34 мкм2, Cv=81,97%). В коже хрячков полтавской мясной породы потовые железы представлены в виде клубков, расположенных, как правило, на уровне луковиц волосяных фолликулов. Площадь секреторного отдела потовых желёз колеблется от 530,63 мм2 до 3984,55 мм2, составляя в среднем 1349,31 мм2, при среднем значении групповой изменчивости (109,54%). В глубь кожи потовые железы идут на расстоянии до 1283, 82 мкм (lim 549,35 – 2122,26 мкм, Cv=54,62%), или 41,13% от общей толщины кожи.

Волосяные фолликулы залегают в коже исследуемых животных на различном уровне с наклоном к поверхности эпидермиса. Некоторые авторы [5] считают их однотипными, а некоторые разделяют на первичные и вторичные [2].

Глубина залегания волосяных фолликулов в коже хрячков полтавской мясной породы составляет в среднем 1659,46 мкм (lim 101,0 – 2797,35 мкм, Cv=36,99%), или 57,01% от общей толщины кожи.

Дерма свиней не подразделяется на сосочковый и сетчатый слои, так как волосяные луковицы, которые являются границей названных слоев, пронизывают всю дерму насквозь и могут залегать в подкожной клетчатке [2].

Нижняя граница дермы у хрячков полтавской мясной породы имеет крупные выступы, вдающиеся в подкожную жировую клетчатку. Нами установлено, что средняя толщина дермы у исследуемых животных составляет 3097,62 мкм (lim 2547,79 – 4077,26 мкм), при групповой изменчивости 15,64%.

В дерме преобладают пучки коллагеновых волокон, образующие сложное переплетение и составляющие основную массу дермы (рис. 5). Коллагеновые волокна в дерме образуют пучки, имеющие различное направление и образующие вязь. Некоторые коллагеновые пучки идут параллельно поверхности кожи, некоторые – идут под разными углами, некоторые - образуют замкнутые крупные и мелкие петли. Между пучками коллагеновых волокон встречаются промежутки соединительной ткани и скопления жировых клеток, ввиду чего, наблюдаются черты ослабления вязи пучков коллагеновых волокон, и дерма имеет более рыхлую структуру. Толщина (в среднем) пучков коллагеновых волокон в дерме кожи хрячков полтавской мясной породы составляет 12,03 мкм (lim 10,65 – 13,58 мкм, Cv=5,97%) или 0,38% (lim 0,27-0,47) к толщине кожи и 0,4% (lim 0,279-0,485) к толщине дермы. Нами установлена также средняя групповая изменчивость данных показателей (15,85% и 15,52% соответственно).

Толщина подкожной жировой клетчатки хрячков полтавской мясной породы может достигать толщины в среднем 24,21 мм (lim 24,13 – 24,3 мм, Cv=1,64%). Подкожная жировая клетчатка представлена пучками коллагеновых волокон и жировыми клетками (рис. 6), средняя площадь которых достигает 4006,21 мкм2 (lim 2802,83 – 5673,87 мкм2, Cv=23,91%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Кожному покрову хрячков полтавской мясной породы в возрасте 6,5 месяцев характерны морфофункциональные особенности, обусловленные как результатом филогенеза данного вида животных и длительной селекцией, так и природно-климатическими и технологическими факторами.

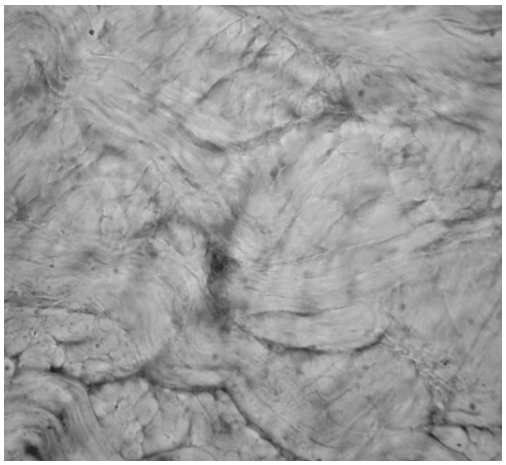

Рис. 5. Коллагеновые волокна дермы кожи хрячков полтавской мясной породы (х400). (Окраска судан III и гематоксилин Караччи).

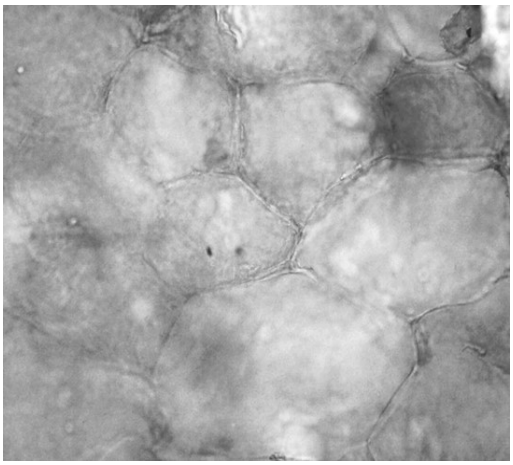

Рис. 6. Жировые клетки подкожной жировой клетчатки кожи хрячков полтавской мясной породы в возрасте 6,5 месяцев (х400). (Окраска судан III и гематоксилин Караччи).

Поверхность кожи хрячков полтавской мясной породы имеет крупные широкие складки, как и у представителей других пород домашних свиней [2]. Кожа в целом не плотная, по толщине приближается к показателям сверстников крупной белой породы (3300,0 мкм) (данные Кацы Г.Д. (2013) [3]), уступая им 3,73%.

Эпидермис кожи исследуемых животных относительно толстый, что может быть обусловлено с видовыми особенностями, когда толстый эпидермальный слой компенсирует малую оброслость кожи волосами, выполняющими защитную функцию [4]. В сравнении со сверстниками крупной белой породы (76 мкм или 2,3% от общей толщины кожи) [3] эпидермис хрячков полтавской мясной породы развит лучше, что может быть обусловлено как генотипом (породой), так и влияниями технологии содержания животных (гиподинамия, влияние факторов мироклимата, кормления и т.д.). Однако учитывая литературные данные, о том, что в постнатальной жизни копытных, преобладающим на формирование слоёв кожи является влияние внешних факторов [4], мы считаем, что причиной указанного различия, является в большей мере технологические и эколого-климатические факторы.

Проведённый анализ вариации показателей кожи (Cv) позволил выявить функциональную нагрузку каждой отдельной структуры в процессе технологического использования животных и их способности восприятия технологических факторов структурами кожи. Изученные показатели слоёв кожи имели значения изменчивости, не превышающие 33%. Коэффициенты вариации колеблются у изученных показателей слоёв кожи от 1,64% до 25,25%, что свидетельствует об однотипности животных данного стада по данным показателям особей по структуре важнейшего органа защиты и адаптации, а значит, и по способности воспринимать и реагировать на действующие внешние факторы. Наиболее физиологически активными слоями кожи хрячков, являются подлежащие слои эпителия, которые в большей степени подвергаются функциональным нагрузкам и более широко участвуют в приспособлении, о чём свидетельствует наибольший установленный показатель коэффициента вариации [8].

Следует отметить, что изменчивость показателей, характеризующих морфофункциональные особенности производных эпидермиса (сальных и потовых желёз, волосяных фолликулов) в отличии от

слоёв кожи, отличается значительным уровнем варьирования. Данные показатели не могут служить показателем породной принадлежности исследуемых животных, а свидетельствуют о дестабилизации функционирования, прежде всего потовых и сальных желез.

Обобщая полученные материалы, можно сделать заключение, что хрячки полтавской мясной породы имеют в целом хорошо развитые защитные механизмы внешних покровов, выражающиеся в толщине кожи и эпидермиса, большей генетической константности показателей слоёв кожи, активной функции сальных желёз (наличие липидной смазки рогового слоя) [4]. Мы считаем, что некоторые особенности строения кожи исследуемых животных, а именно: особенности потовых и сальных желез, рыхлая кожа, утолщение эпидермиса отражают недостаточную эффективность систем данного органа (кожи) осуществлять различные функции (прежде всего терморегуляцию) в данных технологических и эколого-климатических условиях, что может привести к снижению генетически обусловленной селекционной ценности животных, их продуктивности и снижению качества сырья.

ВЫВОДЫ

Таким образом, свиньи полтавской мясной породы при содержании в условиях технологического стресса обладают специфическими особенностями структуры кожи, что имеет важное значение для разработки эффективных приемов селекции, выращивания, содержания животных, способствующих повышению функциональных возможностей высокопродуктивных животных и получения от них качественной продукции.

MORPHOFUNCTIONAL FEATURES OF THE SKIN OF DOMESTIC PIGS (SUS SCROFA DOMESTICUS) UNDER TECHNOLOGICAL STRESS

Garskaya N. A. - candidate of Biological Sciences, associate Professor (Lugansk State Agrarian University), Peretiatko L. G. - candidate of Agricultural Sciences, senior researcher (Institute of Pig Breeding and Agro-industrial production of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine), Zakharov A.A. - doctor of Medical Sciences, associate Professor (Lugansk State Medical University), Grishina L.P. - doctor of Agricultural Sciences, senior researcher (Institute of Pig Breeding and Agro-industrial production of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine)

ABSTRACT

Skin is an important organ of mammals. Information about the morphological structure of the skin of domestic pigs is fragmentary. The aim of the work is to study the morphofunctional characteristics of the skin of Poltava Meat Breed boars under the conditions of technological stress, using mathematical methods of analysis.

Research material and methods: the morphofunctional features of 6,5 months old purebred Poltava Meat Breed boars' skin covering have been researched. The research material was received as a result of control slaughtering the animals that reached 100 kg (16 skin fragments were taken from the middle of the chest side, behind the scapulae). The morphometrical characteristics of skin layers and their components were measured; the results have been processed with the use of mathematical ways of analysis.

The results: most Poltava Meat Breed young boars show well-developed defence mechanisms of their skin covering, represented by the thickness of their skin and epidermis, good genetic constancy of their skin layers' characteristics, as well as by the active functioning of their oil glands. Some features of the researched animals' skin structure, such as: particular qualities of their sweat and oil glands, doughy skin, epidermis thickening, show the poor functionality and low efficiency of the skin systems. In the current technological, ecological and climate environment the pigs tend to have problems with several major skin functions (such as thermoregulation), which may lead to the gradual worsening of the animals' genetically specific selectional value along with their productivity, and so worsen the primary products quality as well.

Conclusion. The boars of Poltava Meat Breed, raised in the environment of techno-

logical stress, have specific skin structure features. This fact is essential for developing efficient methods for selectioning, breeding and keeping the swines, which would help obtaining high-quality production and raising the functional capabilities of highly productive animals.

ЛИТЕРАТУРА

1. Васильева, С. В. Клиническая биохимия КРС / С.В. Васильева. - СПб.: Издательство «Лань», 2017. - 188 с.
2. Зимин, П. В. Сравнительная морфология кожно-волосяного покрова у некоторых видов домашних и диких копытных животных : автореф. дис….канд. вет. Наук / П.В. Зимин. - Саратов, 2006. - 21 с.
3. Кацы, Г. Д. Атлас кожи / Г.Д. Кацы. - Луганск: Элтон - 2, 2013. - 96 с.
4. Кацы, Г. Д. Кожа млекопитающих: теория и практика / Г.Д. Кацы. - Луганск: Изво «Русь», 2000. - 144 с.
5. Кацы Г.Д. Морфо-физиологическая оценка животных / Г.Д. Кацы. - Луганск: «Полиграфический центр «Максим»», 2011. - 103 с.
6. Слесаренко, Н. А. Структурно-биомеханические основы адаптивной пластичности кожного покрова пушных зверей / Н.А. Слесаренко, С.Г. Кумиров // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. - 2015. - Т. 224. - № 4. - С. 209 - 213.
7. Состояние всемирных генетических ресурсов животных в сфере продовольствия и сельского хозяйства / ФАО, 2010. ВИЖ РАСХН, 2010. Москва / Перевод с англ. FAO. 2007. The state of the World`s Animal Genetic Resources for Food and Agriculture, edited by Barbara Richkowsky & Dafydd Pilling Rome.
8. Сэхляну, Виктор. Химия, физика и математика жизни / Виктор Сэхляну. - Бухарест: Науч. изд-во, 1969. - 517 с.
9. Сірацький, Й. З. Інтер`єр сільськогосподарських тварин / Й. З. Сірацький та ін. - К.: Вища освіта, 2009. - 280 с.
10. Chernova, O. F. Heterochrony as the basis for inter- and intraspecific diversity of skin in vertebrates / O.F. Chernova, A.B. Kiladze // Biology Bulletin Reviews. - 2019. - Vol. 9, Issue 2. - P. 174-189.
11. Cooper, D. K. C. The pathobiology of pig-to-primate xenotransplantation: a historical review / D. K. C. Cooper, M. B. Ezzelarab // Xenotransplantation. - 2016. - Vol. 23, Issue 2. - P. 83-105.
12. Elofsson, R. A novel ultrastructure on the corneocyte surface of mammalian nasolabial skin / R. Elofsson, I. Tuminaite, R. H. H. Kröger // Journal of Mammalogy. - 2016. - Vol. 97, Issue 5. - P. 1288-1294.
13. Jiang, X. -F. Correction of hyperglycemia in diabetic rats with the use of microencapsulated young market pig islets / X. -F. Jiang, T.-L. Qian, D. Chen et al. // Transplantation Proceedings. - 2018. - Vol. 50, Issue 10. - P. 3895-3899.
14. Moyo, D. Comparison of the histology of the skin of the Windsnyer, Kolbroek and Large White pigs / D. Moyo, M. Gomes, K.H. Erlwanger // Journal of the South African Veterinary Association. - 2018. - Vol. 89. - № 1. - P. 1569.
15. Rittie, L. Cellular mechanisms of skin repair in humans and other mammals / L. Rittie // Journal of Cell Communication and Signaling. - 2016. - Vol. 10. - Issue 2. - P. 103-120.