

Рост и развитие люпина узколистного в присутствии лишенобиоты

© 2021. Л. И. Домрачева^{1,2}, д. б. н., профессор, С. Г. Скугорева¹, к. б. н., н. с.,
А. И. Коротких², аспирант, Ю. С. Забубенина², магистрант,
Л. В. Трефилова², к. б. н., доцент, А. Л. Ковина², к. б. н., доцент,
Е. А. Домнина^{1,3}, к. б. н., доцент, с. н. с., А. С. Тимонов^{1,3}, н. с., инженер,
¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
²Вятский государственный агротехнологический университет,
610017, Россия, г. Киров, Октябрьский проспект, д. 133,
³Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,
e-mail: skugoreva@mail.ru, dli-alga@mail.ru

В статье приводятся результаты экспериментальных исследований по определению численности эпифитной микробиоты трёх видов лишайников (*Cladonia rangiferina* (L.), *Cetraria islandica* (L.) и *Peltigera horizontalis* (Huds.)). Установлено, что этот показатель колеблется в пределах 107–251 тыс. КОЕ/г сухой биомассы лишайников. Доминирующей группой микроорганизмов (МО) у *C. rangiferina* и *P. horizontalis* являются бактерии-аммонификаторы, составляющие более 80% в структуре микробных популяций. Для *C. islandica* характерно наиболее равномерное представительство трёх определяемых групп МО (аммонификаторов, азотфиксаторов и микромицетов).

Установлено влияние измельчённой сухой биомассы листоватого лишайника *P. horizontalis* на биометрические показатели роста проростков люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.), которое проявляется в увеличении длины корня, высоты проростка и индекса роста.

В присутствии биомассы лишайников *C. rangiferina* и *P. horizontalis* происходило снижение накопления конечного продукта перекисного окисления липидов – малонового диальдегида (МДА) в побегах (в 1,3 раза) и в корнях (в 1,6–1,8 раза) проростков люпина, что свидетельствует о хороших антиоксидантных свойствах лишайниковой биомассы. Между содержанием МДА в проростках и ростовыми показателями установлена тесная взаимосвязь: чем больше длина корня, высота побега и индекс роста проростков, тем меньше МДА они накапливали.

Таким образом, сухая биомасса лишайника *P. horizontalis* может быть рекомендована к использованию как альтернативный природный ростстимулятор и антиоксидант по отношению к растениям люпина узколистного.

Ключевые слова: кустистые и листоватые лишайники, люпин узколистный, индекс роста, перекисное окисление липидов, ростстимулятор, антиоксидант.

Growth and development of *Lupine angustifolia* L. in the presence of lichen biota

© 2021. L. I. Domracheva^{1,2} ORCID: 0000-0002-7104-3337, S. G. Skugoreva¹ ORCID: 0000-0002-5902-5187,
A. I. Korotkikh² ORCID: 0000-0002-0700-371X, Yu. S. Zabubenina² ORCID: 0000-0003-1243-8109,
L. V. Trefilova² ORCID: 0000-0002-9932-5803, A. L. Kovina² ORCID: 0000-0003-0503-3402,
E. A. Domnina^{1,3} ORCID: 0000-0002-5063-8606, A. S. Timonov^{1,3} ORCID: 0000-0001-8560-3051,
¹Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch of RAS,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
²Vyatka State Agrotechnological University,
133, Oktyabrskiy Prospekt, Kirov, Russia, 610017,
³Vyatka State University,
36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,
e-mail: skugoreva@mail.ru, dli-alga@mail.ru

The article presents the results of experimental studies to determine the abundance of the epiphytic microbiota of three species of lichens (*Cladonia rangiferina* (L.), *Cetraria islandica* (L.) and *Peltigera horizontalis* (Huds.)). It was found that this indicator ranges in the interval 107–251 thousand CFU/g of dry biomass of lichens. The dominant group

of microorganisms (MO) in *C. rangiferina* and *P. horizontalis* are ammonifying bacteria, accounting for more than 80% in the structure of microbial populations. *C. islandica* is characterized by the most uniform representation of three definable MO groups (ammonifiers, nitrogen fixers, and micromycetes). Determination of the number of MOs in the sub-lichen soil showed the absence of a rhizogenic effect, while a pronounced rhizosphere effect is constantly observed under higher plants.

The influence of the crushed dry biomass of the leafy lichen *P. horizontalis* on the biometric growth rates of seedlings of *Lupine angustifolius* L., which manifests itself in an increase in root length, seedling height and growth index, has been found.

In the presence of the biomass of the lichens *C. rangiferina* and *P. horizontalis*, there was a decrease in the accumulation of malondialdehyde (MDA) as the final product of lipid peroxidation in the shoots (1.3 times) and in the roots (1.6–1.8 times) of lupine seedlings, which indicates the good antioxidant properties of lichen biomass. A close relationship was found between the MDA content in seedlings and growth parameters: the longer the root, shoot and seedling growth index, the less MDA they accumulated.

Thus, the dry biomass of *P. horizontalis* lichen can be recommended for use as an alternative natural growth stimulator and antioxidant in relation to plants of *Lupine angustifolia* L.

Keywords: fructose and leafy lichens, *Lupine angustifolia* L., growth index, lipid peroxidation, growth stimulant, antioxidant.

Лишайники представляют собой уникальную группу симбиотических организмов, в слоевищах которых микромицеты ассоциированы с водорослями или цианобактериями. Благодаря присутствию фотобионтов лишайники становятся автотрофной мутуалистической системой, в которой на долю фотосинтезирующего партнёра приходится примерно 10% биомассы таллома, а грибной партнёр (микобионт) образует среду обитания для фотобионта [1, 2]. Кроме того, в микробных сообществах лишайников постоянно обнаруживаются различные виды сапротрофных бактерий, дрожжи и простейшие [1]. Бактерии на поверхности талломов способны образовывать скопления наподобие биоплёнок, состоящих из отдельных мелких колоний. Более того, установлено, что бактерии могут проникать в клетки грибов, хотя и без наличия эндоцеллюлярной биотрофии [3].

В последние годы лишайники пытаются использовать не только в качестве биоиндикаторов на загрязнение окружающей среды, но и в качестве потенциального источника различных биологически активных веществ [4–7]. В наших предыдущих исследованиях, в частности, была установлена возможность использования биомассы листоватых лишайников *Parmelia sulcata* Tayl. и *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в качестве альтернативного ростостимулятора для люпина узколистного [8].

Цель данной работы – изучить влияние двух видов кустистых (*Cladonia rangiferina* (L.), *Cetraria islandica* (L.)) и одного вида листоватого (*Peltigera horizontalis* (Huds.) лишайников на рост и развитие люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.).

Объекты и методы исследования

Объектами исследования были талломы трёх видов лишайников (кустистые хлороли-

шайники *Cladonia rangiferina* (L.), *Cetraria islandica* (L.) и цианолишайник *Peltigera horizontalis* (Huds.) – листоватый), а также подлишайниковая почва, отобранные в октябре 2020 г. в сосняке лишайниково-зеленомошном (Советский район Кировской области). Для сравнения микробиологического обилия в образцах в качестве контрольной отбирали почву без лишайников с глубины 0–5 см. Ростстимулирующую активность лишайников тестировали на семенах и проростках люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.).

Для оценки численности эпифитной микробиоты лишайников применяли посев смывов с талломов на селективные агаризованные среды. Численность микроорганизмов (МО) в почве и на талломах лишайников учитывали методом предельных разведений, определяя 3 физиологические группы: аммонификаторы на среде ГРМ (гидролизат рыбной муки), азотфиксаторы на среде Эшби и микромицеты на среде Чапека. Посев на каждую питательную среду проводили в трёхкратной повторности.

При выращивании люпина использовали метод рулонных культур, помещённых в пластиковые контейнеры, в 4-х кратной повторности из расчёта 15 семян на рулон. Контролем был вариант с помещением рулонных культур в артезианскую воду. Слоевища лишайников высушивали до воздушно-сухого состояния, затем измельчали сухую биомассу в электромельнице марки «BOSCH MK 6000» до порошкообразного состояния. В опытных вариантах измельчённую биомассу лишайников в количестве 1 г на повторность вносили непосредственно поверх семян. Для увлажнения использовали артезианскую воду. При снятии опыта через 7 суток определяли всхожесть семян, длину корней, высоту проростков, индекс роста по формуле:

$$I = (R + P) \cdot D,$$

где I – индекс роста (условные единицы), R – суммарное значение длин корней (см), P – суммарное значение длин проростков (см), D – доля проросших семян (%) [9].

При воздействии различных стресс-факторов усиливается образование свободных радикалов, которые в свою очередь индуцируют процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ) и вызывают развитие деструктивных процессов как на уровне клетки, органа, так и всего организма [10]. Об интенсивности процессов ПОЛ в тканях растений может свидетельствовать накопление одного из его конечных продуктов – малонового диальдегида (МДА).

Содержание МДА в тканях 7-суточных проростков люпина определяли по цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК). Непосредственно перед определением готовили вытяжку из свежих тканей корней и побегов 10 растений. К вытяжке добавляли 0,5% раствор ТБК в 20% трихлоруксусной кислоте, кипятили 30 мин на водяной бане и фильтровали. Содержание МДА определяли спектрофотометрическим методом по интенсивности окраски полученного фильтрата при $\lambda = 532$ нм [11]. Повторность определения МДА шестикратная.

Полученные данные статистически обработаны в программе Microsoft Excel.

В таблицах и на рисунке приведены средние арифметические значения и ошибки средних. Достоверность различий с контролем оценивали по критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Численность микробиоты лишайников и подлишайниковой почвы. Количественный учёт эпифитной микробиоты 3-х видов лишайников показал, что предел колебаний общей численности изучаемых групп МО составляет 107–251 тыс. КОЕ/г (табл. 1). По этому показателю исследуемые виды лишайников составляют ряд *C. rangiferina* (хлоролишайник) > *P. horizontalis* (цианолишайник) > *C. islandica* (хлоролишайник). Однако анализ результатов по отдельным группам МО показывает, что в структуру микробных популяций максимальный вклад вносят разные физиологические группы: аммонификаторы составляют более 80% у *C. rangiferina* и *P. horizontalis* с минимальной численностью микромицетов и бактерий-азотфиксаторов. Наиболее равномерное представительство микробных группировок характерно для цианолишайника *C. islandica* с максимальным вкладом азотфиксаторов в структуру микробных популяций.

Численность МО в подлишайниковой почве под *C. islandica* и *P. horizontalis* прак-

Таблица 1 / Table 1
Численность микробиоты лишайников и подлишайниковой почвы ($\cdot 10^3$ КОЕ/г, в числителе) и соотношение различных группировок (% в знаменателе)
The number of microbiota of lichens and of sub-lichen soil ($\cdot 10^3$ CFU/g, in the numerator) and the ratio of various groups (% in the denominator)

Вариант Variant	Аммонификаторы Ammonifiers	Азотфиксаторы Nitrogen fixers	Микромицеты Micromycetes	Всего Total
Талломы лишайников / Thalli of lichens				
<i>Cladonia rangiferina</i>	$\frac{210,0 \pm 26,0}{83,67}$	$\frac{25,3 \pm 6,6}{10,08}$	$\frac{15,7 \pm 2,3}{6,25}$	$\frac{251,0 \pm 34,9}{100,00}$
<i>Cetraria islandica</i>	$\frac{53,0 \pm 5,0}{49,40}$	$\frac{37,3 \pm 4,7}{34,76}$	$\frac{17,0 \pm 0,5}{15,84}$	$\frac{107,3 \pm 10,2}{100,00}$
<i>Peltigera horizontalis</i>	$\frac{127,0 \pm 23,0}{81,57}$	$\frac{15,0 \pm 1,7}{9,63}$	$\frac{13,7 \pm 2,1}{8,80}$	$\frac{155,7 \pm 26,8}{100,00}$
Почва / Soil				
Контроль / Control	$\frac{140,0 \pm 10,0}{45,22}$	$\frac{84,3 \pm 1,5}{27,23}$	$\frac{85,3 \pm 6,0}{27,55}$	$\frac{309,6 \pm 17,5}{100,00}$
<i>Cladonia rangiferina</i>	$\frac{93,0 \pm 11,0^*}{50,35}$	$\frac{40,0 \pm 4,5^*}{21,66}$	$\frac{51,7 \pm 6,8^*}{27,99}$	$\frac{184,7 \pm 22,3^*}{100,00}$
<i>Cetraria islandica</i>	$\frac{177,0 \pm 30,0}{52,90}$	$\frac{72,3 \pm 9,0}{21,61}$	$\frac{85,3 \pm 6,1}{25,49}$	$\frac{334,6 \pm 45,1}{100,00}$
<i>Peltigera horizontalis</i>	$\frac{163,0 \pm 5,0}{49,35}$	$\frac{79,0 \pm 1,0}{23,92}$	$\frac{88,3 \pm 5,1}{26,73}$	$\frac{330,3 \pm 10,2}{100,00}$

Примечание: * – различия с контролем достоверны при $p < 0,05$.
Note: * – differences with control are significant at $p < 0.05$.

Таблица 2 / Table 2

Влияние лишайников на рост и развитие люпина узколистного
The influence of lichens on the growth and development of *Lupinus angustifolius* L.

Вариант Variant	Всхожесть, % Germination, %	Длина корня, см Length of root, cm	Высота проростка, см Height of seedlings, cm	Индекс роста, условные единицы Growth Index, conventional units
	<i>D</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>I</i>
Контроль / Control	75,0±13,7	4,0±0,6	5,5±0,3	712,5
<i>Cladonia rangiferina</i>	70,0±13,8	5,1±0,9	5,1±0,7	714,0
<i>Cetraria islandica</i>	71,6±13,7	4,5±0,2	5,3±0,3	701,6
<i>Peltigera horizontalis</i>	66,7±14,8	6,9±0,8*	9,1±1,6**	1067,2

Примечание: различия с контролем достоверны при * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.
Note: differences with control are significant when * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

тически не отличается от контрольной почвы. Под *C. rangiferina* значения численности МО в почве в 1,5–2 раза ниже по сравнению с контролем. Однако во всех почвенных образцах нет яркого доминирования какой-то одной физиологической группы МО: во всех вариантах наблюдается приблизительно равное представительство аммонификаторов (45–52%), азотфиксаторов и грибов по 23–27% (табл. 1). В отличие от высших растений с наличием ярко выраженного ризосферного эффекта, подобного явления под ризинами (грибными гифами, определяющими прикрепление лишайника к субстрату) лишайников в данном случае не выявлено.

Влияние лишайников на биометрические показатели проростков люпина. Изучение результатов по влиянию измельчённой биомассы лишайников на всхожесть и биометрические показатели люпина узколистного показали, в первую очередь, разницу в действии кустистых и листоватого лишайников. Так, хотя листоватый лишайник *P. horizontalis* снижал всхожесть семян люпина, по сравнению с контролем, с 75% до 66,7%, тем не менее, показатели длины корня и высоты проростка максимальные именно в этом варианте (табл. 2). Значение интегрального показателя (индекса роста) также максимальное в данном варианте и превышает аналогичное значение в контроле в 1,5 раза. Оба вида кустистых лишайников по всем изученным показателям практически находятся на уровне контроля.

Возможно, ростстимулирующая активность лишайников связана не только с их вторичными метаболитами, так как из литературных обзоров [1] известно, что многие бактерии-эпифиты лишайников способны продуцировать гормоны (индолилуксусную кислоту, этилен), которые в данном опыте оказывают влияние на высшее растение.

Накопление малонового диальдегида проростками люпина. Во всех вариантах опыта побеги проростков люпина узколистного характеризовались более низким содержанием МДА, чем корни (рис.). При этом для контрольного варианта различие в накоплении МДА корнями и побегами было более существенным, чем в вариантах с лишайниками.

Различные виды лишайников оказывали разное действие на биохимические процессы в проростках люпина. В присутствии биомассы хлоролишайника *C. islandica* содержание МДА в проростках изменялось незначительно по сравнению с контролем.

В присутствии биомассы хлоролишайника *C. rangiferina* и цианолишайника *P. horizontalis*, отмечали достоверное снижение накопления МДА побегами люпина в 1,3 раза по сравнению с контролем. Корни проростков оказались наиболее подвержены действию лишайниковой биомассы. Под влиянием *C. rangiferina* и *P. horizontalis* содержание МДА в корнях растений было в 1,6 и 1,8 раза ниже, чем в контроле соответственно.

Таким образом, корни растений, имеющие прямой контакт с биомассой лишайников, оказались более чувствительными к её действию, что подтверждается и данными, полученными ранее в опытах с листовыми лишайниками – пармелией и гипогимнией [8].

Выявлена высокая прямая корреляционная взаимосвязь между значениями всхожести семян люпина и содержанием МДА в проростках ($r = 0,75–0,95$) (табл. 3). С ростовыми показателями проростков корреляционная связь была не такой высокой и обратной, т. е. чем длиннее был корень, выше побег и больше индекс роста проростков, тем меньше МДА они накапливали. При этом для корней проростков значения коэффициентов корреляции были выше.

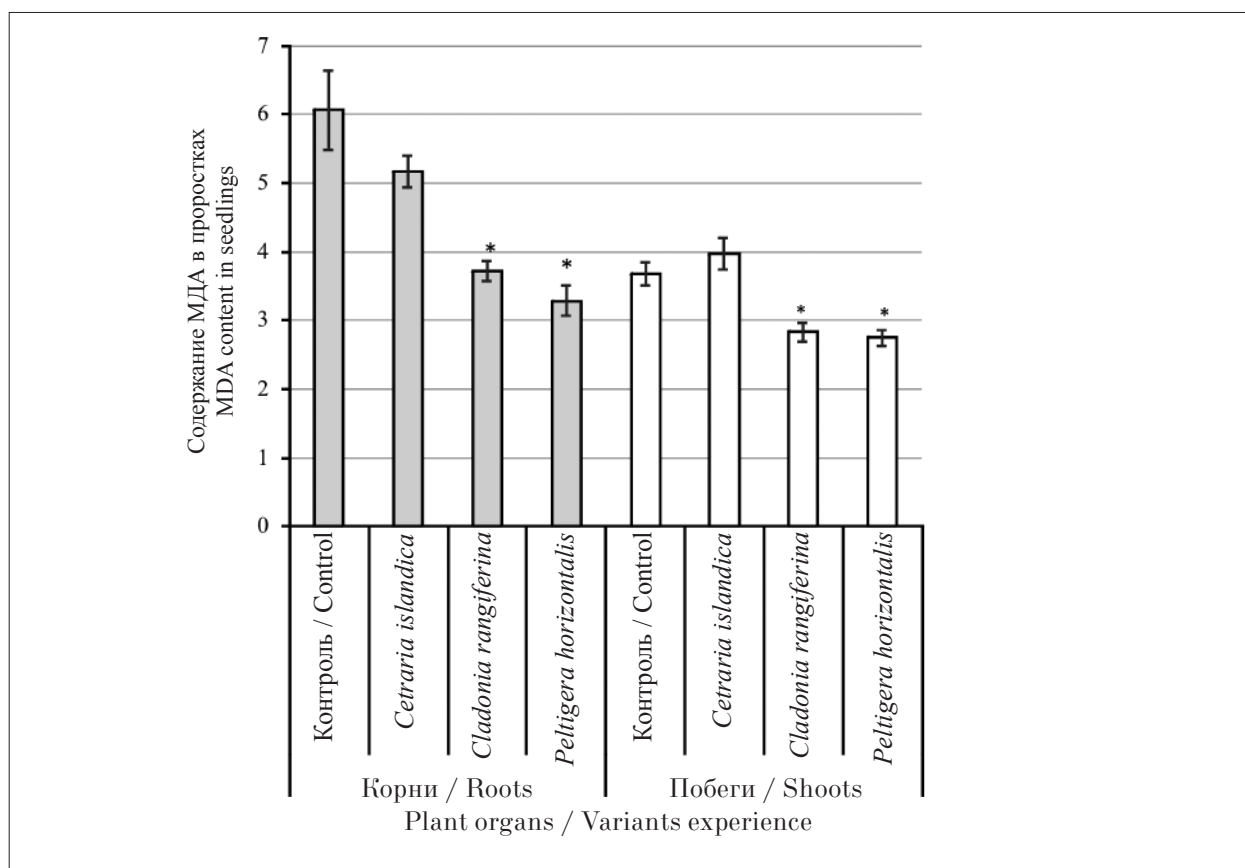


Рис. Содержание малонового диальдегида в проростках люпина узколистного, мкмоль/г сырой массы (* – различия с контролем достоверны при $p < 0,01$)

Fig. Malondialdehyde (MDA) content in narrow-leaved lupine seedlings, μmol/g of fresh mass (* – differences with control are significant at $p < 0.01$)

Таблица 3 / Table 3

Корреляционная связь (r) между содержанием МДА в проростках люпина и всхожестью семян, ростовыми параметрами растений люпина, численностью микробиоты на талломах лишайников
 Correlation relationship (r) between the MDA content in lupine seedlings and seed germination, growth parameters of lupine plants, the number of microbiota on lichen thalli

Содержание МДА / Malondialdehyde content	Всхожесть семян люпина / Lupine seed germination	Ростовые параметры проростков люпина / Growth parameters of lupine seedlings			Численность микробиоты лишайников / The number of lichen microbiota		
		длина корня / length of root	высота проростка / height of seedlings	индекс роста / growth index	аммонификаторы / ammonifiers	азотфиксаторы / nitrogen fixers	микробиоты / micromycetes
Корни / Roots	0,95	-0,88	-0,59	-0,67	-0,71	0,97	0,91
Побеги / Shoots	0,75	-0,78	-0,56	-0,63	-0,82	0,91	0,83

Достаточно высокая сила корреляционной связи была между содержанием МДА в проростках и численностью МО на талломах лишайников. Чем выше была численность аммонификаторов, тем меньше было накопление МДА проростками люпина ($r = -0,71--0,82$). Напротив, с уменьшением численности азотфиксаторов и микромицетов

на талломах снижалось содержание МДА в проростках ($r = 0,83--0,97$).

Из приведённого следует, что сухая биомасса лишайника *C. islandica* не оказала заметного влияния на содержание МДА в проростках люпина узколистного. Биомасса лишайников *C. rangiferina* и *P. horizontalis* приводила к достоверному снижению нако-

пления МДА проростками, особенно в корнях. Снижение уровня МДА в присутствии данных видов лишайников может свидетельствовать о снижении процессов ПОЛ в тканях проростков. Особенно низкий (по сравнению с контролем) уровень накопления МДА в варианте с биомассой *P. horizontalis* указывает на наибольший положительный эффект лишайника на рост и развитие растений люпина, что подтверждается максимальными значениями ростовых показателей (табл. 2).

Таким образом, сухая биомасса используемых в работе лишайников не является стресс-фактором для проростков люпина. Напротив, особенно в случае с цианолишайником *P. horizontalis*, она обладает выраженными антиоксидантными свойствами, благодаря которым происходит снижение уровня ПОЛ в растительных тканях.

Выводы

1. Численность МО в эпифитных микробиомах лишайников составила 107–251 тыс. КОЕ/г сухой биомассы. По этому показателю исследуемые виды лишайников составляют ряд *C. rangiferina* (хлоролишайник) > *P. horizontalis* (цианолишайник) > *C. islandica* (хлоролишайник). В микробиомах *C. rangiferina* и *P. horizontalis* доминируют аммонификаторы (более 80%), для *C. islandica* характерно наиболее равномерное представительство микробных группировок.

2. Анализ подлишайниковых почв показал, что нет яркого доминирования какой-то одной физиологической группы МО (аммонификаторов, азотфиксаторов и микромицетов).

3. По результатам модельного эксперимента отмечали стимулирование роста проростков люпина узколистного в присутствии сухой биомассы листоватого цианолишайника *P. horizontalis*: увеличение длины корня, высоты побега и индекса роста по сравнению с контролем. Для кустистых лишайников не выявлено достоверного влияния на всхожесть семян и ростовые параметры проростков.

4. В присутствии биомассы лишайников *C. rangiferina* и *P. horizontalis* происходило снижение накопления МДА в проростках люпина. Особенно ярко данный эффект проявился в тканях корней, которые имели прямой контакт с лишайниками. Уменьшение накопления МДА в проростках свидетельствует о хороших антиоксидантных свойствах лишайниковой биомассы.

5. Между содержанием МДА в проростках и ростовыми показателями установлена

корреляционная взаимосвязь: чем больше длина корня ($r = -0,78$ – $-0,88$), высота побега ($r = -0,56$ – $-0,59$) и индекс роста ($r = -0,63$ – $-0,67$) проростков, тем меньше МДА они накапливали.

Таким образом, по результатам проведенного исследования сухая биомасса лишайника *P. horizontalis* может быть рекомендована к использованию как альтернативный природный ростостимулятор и антиоксидант по отношению к растениям люпина узколистного.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН по теме «Оценка и прогноз отсроченного техногенного воздействия на природные и трансформированные экосистемы подзоны южной тайги» № 0414-2018-0003.

References

1. Pankratov T.A., Kachalkin A.V., Korchikov E.S., Dobrovolskaya T.G. Microbial communities of lichens // *Mikrobiologiya*. 2017. V. 86. No. 3. P. 265–283 (in Russian).
2. Golovko T.K., Shelyakin M.A., Pystina T.N. Ecological, biological and functional properties of lichens in the taiga zone of the European North-East of Russia (review) // *Theoretical and Applied Ecology*. 2020. No. 1. P. 6–13 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2020-1-006-013
3. Cardinale M., Puglia A. M., Grube M., Molecular analysis of lichen-associated bacterial communities // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2006. V. 57. P. 484–495. doi: 10.1111/j.1574-6941.2006.00133.x
4. Byazrov L.G. Lichens in environmental monitoring. Moskva: Nauchnyy mir, 2002. 336 p. (in Russian).
5. Boustiel J., Grube M. Lichens – a promising source of bioactive secondary metabolites // *Plant Genetic Resources*. 2005. V. 3. No. 2. P. 273–287. doi: 10.1079/PGR200572
6. Kosanić M., Ranković B. Lichen as possible sources of antioxidants // *Pak. J. Pharm. Sci.* 2011. V. 24. No. 2. P. 165–170.
7. Khranchenkova O.M. The influence of the biomass of epiphytic lichens on the germination of seeds of cereal crops // *Nauka i innovatsii*. 2017. No. 5 (171). P. 68–72 (in Russian).
8. Domracheva L.I., Kovina A.L., Ogorodnikova S.Yu., Korotkikh A.I., Korotkova A.V., Domnina E.A. Growth-stimulating activity of foliose lichens // *Theoretical and Applied Ecology*. 2020. No. 1. P. 130–135 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2020-1-130-135
9. Abdul-Baki A.A., Anderson J.D. Vigor determination in soybean seed by multiple criteria // *CropScience*. 1973. V. 13. P. 630–633. doi: 10.2135/cropsci1973.0011183X001300060013x
10. Vladimirov Yu.A., Archakov A.I. Lipid peroxidation in biological membranes. Moskva: Nauka, 1972. 252 p. (in Russian).
11. Lukatkin A.S. Cold damage to thermophilic plants and oxidative stress. Saransk: Izdatelstvo Mordovskogo universiteta, 2002. 208 p. (in Russian).