

**К ВОПРОСУ СТРАТЕГИИ ЗАЩИТНОГО ПОВЕДЕНИЯ
НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ АГАМ
РОДА *PARALAUDAKIA* BAIG, WAGNER,
ANANJEVA AND BÖHME, 2012¹**

Аннотация.

Актуальность и цели. Агамовые ящерицы (Agamidae) являются наиболее интересными объектами для изучения процесса каудальной автотомии, поскольку данное семейство объединяет виды, как способные к отбрасыванию хвоста, так и вторично утратившие этот защитный механизм (или не имевшие его вовсе). Целью данного сообщения стал анализ встречаемости автотомии у некоторых представителей родов *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012 и *Laudakia* Gray, 1845.

Материалы и методы. Материалом послужили 411 экземпляров, представленных сериями из пяти видов: *Paralaudakia caucasia* (Eichwald, 1831), *P. erythrogaster* (Nikolsky, 1896), *P. lehmanni* (Nikolsky, 1896), *P. stoliczkana* (Blanford, 1875) и *Laudakia nupta* (De Filippi, 1843) из герпетологической коллекции ЗИН РАН (Санкт-Петербург). Тип автотомного разрыва тканей устанавливали с помощью рентгенографии на оборудовании ЗИН РАН.

Результаты. Проведен анализ встречаемости каудальной автотомии. Большинство рассмотренных особей содержали неповрежденные хвосты, автотомия с последующей регенерацией происходит в дистальной трети хвоста, что объясняется существенными энергозатратами на последующую регенерацию, снижение двигательной активности таких особей, вероятность инфицирования и т.д. По внешним признакам у *Paralaudakia* и *Laudakia nupta* выделено шесть типов регенератов.

Выводы. У изученных видов Agamidae частота автотомных особей одинакова, но ниже других – у *P. lehmanni*. Поломка хвоста происходит по интервертебральному типу, как правило, в дистальной трети хвоста. Формы регенератов существенно отличаются от таковых оригинальных хвостов. У рассмотренных видов агам можно выделить шесть типов регенератов с возможным преобладанием шишковидного зазубренного.

Ключевые слова: агамы, Agamidae, *Paralaudakia*, *Laudakia*, каудальная автотомия, типы регенератов.

D. A. Gordeev, N. B. Anan'eva

**TO THE PROBLEM OF STRATEGY PROTECTIVE BEHAVIOR
OF SOME AGAMID LIZARDS GENUS *PARALAUDAKIA* BAIG,
WAGNER, ANANJEVA AND BÖHME, 2012**

Abstract.

Background. Agamid lizards (Agamidae) are the most interesting objects for studying the process of caudal autotomy, since this family combines species that are

¹ Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-04-00040.

© Гордеев Д. А., Ананьева Н. Б., 2019. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

both capable of throwing off the tail, and secondarily lost this protective mechanism (or did not have it at all). The purpose of this report was to analyze the occurrence of autotomy in some members of the genera *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012 and *Laudakia* Gray, 1845.

Materials and methods. The material of this study were 411 specimens, of 5 species: *Paralaudakia caucasia* (Eichwald, 1831), *P. erythrogaster* (Nikolsky, 1896), *P. lehmanni* (Nikolsky, 1896), *P. stoliczkana* (Blanford, 1875) and *Laudakia nupta* (De Filippi, 1843) from the Herpetological collection of the Zoological Institute RAS (Saint-Petersburg). Type of autotomy is established by using x-ray equipment of the Zoological Institute RAS.

Results. The analysis of occurrence of caudal autotomy is carried out. The majority of the species contained normal tails, autotomy with subsequent regeneration occurs in the distal third of the tail, due to significant energy consumption for the subsequent regeneration, the reduced physical activity of these individuals, the chance of infection, etc. By external signs *Paralaudakia* and *Laudakia nupta* have 6 types of regenerates were recognized.

Conclusions. The studied agamid species have the same autotomy frequencies, but the lowest in *P. lehmanni*. Breakage of the tail occurs on the intervertebral type, usually in the distal third of the tail. Form of regenerates significantly different from original tails. In the considered agamid lizards, it is possible to distinguish 6 types of regenerates with a possible predominance of pineal serrated type.

Keywords: agamid lizards, Agamidae, *Paralaudakia*, *Laudakia*, caudal autotomy, types of regenerates.

Введение

Для современных ящериц (Sauria, Reptilia) известны следующие виды защитного поведения: бегство с последующим затаиванием в защитных укрытиях естественного (трещины в скалах или почве, пни, коряги, кустарник и т.д.) или искусственного происхождения, в том числе построенных самими рептилиями (как правило, норы), зарывание в песок, защитные позы и ответное нападение, самокалечение (автотомия). Последний аспект является наиболее примечательной чертой большинства ящериц, однако свойственный также некоторым другим лепидозаврам: ужеобразным змеям семейства Colubridae [1–4] и современным клювоголовым семейства Sphenodontidae [5, 6].

Автотомный разрыв тканей происходит в «местах слабости» и может быть интравертебральным или интервертебральным [5, 7]. Наличие интравертебрального обрыва хвоста представляется плезiomорфным состоянием у чешуйчатых рептилий (Reptilia: Squamata), но независимо утрачивается во многих эволюционных линиях [5]. Однако у некоторых Agamidae и Serpentes уротомия была восстановлена в виде интервертебрального механизма [5, 7, 8].

У тех рептилий, для которых характерна каудальная автотомия, эта способность очень изменчива: существуют различия между таксонами и даже разными стадиями онтогенеза [5]. Способность терять хвост выражена у представителей семейств Gekkonidae, Pygodidae, Scincidae, Lacertidae, Teiidae, Anguillidae, Cordylidae, Xantusiidae, Dibamidae, некоторых видов Iguanidae, Chamaeleonidae, Agamidae, Colubridae, а также Platyntona [9]. Из числа современных рептилий каудальная автотомия неизвестна для Testudines и Crocodylia [10].

Агамовые ящерицы (Agamidae) являются наиболее интересными объектами для изучения процесса каудальной автотомии, поскольку данное се-

мейство объединяет виды как способные к отбрасыванию хвоста, так и вторично утратившие этот защитный механизм (или не имевшие его вовсе). Целью данного сообщения стал анализ встречаемости автотомии у некоторых представителей рода *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012 и вида рода *Laudakia* Gray, 1845.

Материалы и методика

Материалом для данного исследования послужила герпетологическая коллекция Зоологического института РАН, Санкт-Петербург. Всего нами было обследовано 440 экземпляров, представленных сериями пяти видов: кавказская агама – *Paralaudakia caucasia* (Eichwald, 1831), хорасанская агама – *P. erythrogaster* (Nikolsky, 1896), туркестанская агама – *P. lehmanni* (Nikolsky, 1896), агама Столички – *P. stoliczkana* (Blanford, 1875) и крупночешуйная агама – *Laudakia nupta* (De Filippi, 1843). У некоторых экземпляров утрачены хвосты, что препятствовало достоверному установлению факта автотомии и привело к их исключению из исследования. Объем выборки составил 411 экземпляров (табл. 1).

Таблица 1
Объем материала (герпетологическая коллекция ЗИН РАН, Санкт-Петербург)

| Вид | Количество обследованных экземпляров, <i>n</i> | Фактический объем материала, <i>n</i> |
|-----------------------------------|--|---------------------------------------|
| <i>Paralaudakia caucasia</i> | 180 | 174 |
| <i>Paralaudakia erythrogaster</i> | 8 | 8 |
| <i>Paralaudakia lehmanni</i> | 143 | 129 |
| <i>Paralaudakia stoliczkana</i> | 97 | 92 |
| <i>Laudakia nupta</i> | 12 | 8 |
| Σ | 440 | 411 |

Для анализа локализации автотомии в хвосте была применена следующая классификация [11]: неповрежденный хвост; автотомия в дистальной трети хвоста; автотомия в середине хвоста; автотомия в проксимальной трети хвоста. Сравнение частот различного состояния регенерации выполняли с помощью метода χ^2 в программе Statistica 10.0. Способ автотомного разрыва тканей устанавливали методом рентгенографии.

Результаты и обсуждение

Частота автотомии у изученных нами агам рода *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012 составляет от 11,5 до 35,3 % (данные о 100 % самок и 57,1 % самцов *P. erythrogaster* с отброшенными хвостами малоинформативны в связи с малым объемом выборки – 8 особей), большинство же экземпляров *P. caucasia* и *P. lehmanni* (от 69,4 % самок и 64,7 % самцов до 88,5 и 85,7 % соответственно) имели неповрежденные хвосты. Частота автотомии у разных видов не одинакова (табл. 2): наименьшие значения (11,5 % самок и 14,3 % самцов) характерны для *P. lehmanni*, а наибольшие – для

P. caucasia (30,6 % самок и 35,6 % самцов). Автотомия происходит, как правило, в дистальной трети хвоста.

Таблица 2

Частота каудальной автотомии и регенерации
у некоторых представителей Agamidae

| Вид | Особей в серии, <i>n</i> (%) | | Особей в серии с неповрежденным хвостом, <i>n</i> (%) | | Автотомия с последующей регенерацией | | | | | |
|-------------------------|------------------------------|--------------|---|--------------|---|--------------|---------------------------------|-------------|--|------------|
| | | | | | в дистальной трети хвоста, <i>n</i> (%) | | в середине хвоста, <i>n</i> (%) | | в проксимальной трети хвоста, <i>n</i> (%) | |
| | самки | самцы | самки | самцы | самки | самцы | самки | самцы | самки | самцы |
| <i>P. caucasia</i> | 75 (43,1) | 99 (56,9) | 52 (69,4) | 64 (64,7) | 22 (29,3) | 30 (30,3) | 1 (1,3) | 4 (4,0) | 0 (0,0) | 1 (1,0) |
| <i>P. erythrogaster</i> | 1 (12,5) | 7 (87,5) | 0 (0,0) | 3 (42,9) | 1 (100,0) | 4 (57,1) | 0 (0,0) | 0 (0,0) | 0 (0,0) | 0 (0,0) |
| <i>P. lehmanni</i> | 87 (67,4) | 42 (32,6) | 77 (88,5) | 36 (85,7) | 10 (11,5) | 6 (14,3) | 0 (0,0) | 0 (0,0) | 0 (0,0) | 0 (0,0) |
| <i>P. stoliczkana</i> | 35 (38,0) | 57 (62,0) | 28 (80,0) | 38 (66,7) | 7 (20,0) | 19 (33,3) | 0 (0,0) | 0 (0,0) | 0 (0,0) | 0 (0,0) |
| <i>L. nupta</i> | 3 (37,5) | 5 (62,5) | 2 (66,7) | 3 (60,0) | 1 (33,3) | 0 (0,0) | 0 (0,0) | 2 (40,0) | 0 (0,0) | 0 (0,0) |

Несмотря на отличия в частотах автотомных и неавтотомных экземпляров самцов и самок в серии, статистических различий (метод χ^2) по данному признаку не выявлено ($p > 0,05$): вероятность обнаружить самку или самца с отброшенным или регенерированным хвостом одинакова для всех рассмотренных видов, что характерно для большинства видов ящериц [7, 11–13]. Между самцами и самками также не выявлены существенные различия между частотами разных категорий состояния хвоста, но наиболее вероятно его автотомное отбрасывание в дистальной части. Исключением является *L. nupta*, у 40,0 % самцов которой отбрасывание хвоста произошло в средней части, однако этот факт скорее всего объясняется небольшим количеством исследованных экземпляров данного вида ($n = 8$), а не спецификой поведенческой реакции.

Расположение участка, в котором будет отбрасываться хвост, зависит от ряда обстоятельств. Во-первых, это обусловлено возможностью автотомии в конкретном участке: различают неавтотомные (пигальные), расположенные у основания хвоста, и автотомные (постпигальные), следующие за ними позвонки. Их количество варьирует у разных родов и видов, а также в пределах изменчивости одного вида [14]. Во-вторых, зависит от участка хвоста, за который была схвачена хищником [15] или другой особью того же вида ящерица, при этом автотомный разрыв тканей всегда происходит лишь немного (не более трех сегментов) выше места захвата. Это объясняется существенными энергозатратами на последующую регенерацию и снижение двигательной активности таких особей [16]. В-третьих, расположение области автотомии зависит и от образа жизни конкретного вида.

Как известно, после автотомии у ящериц происходит регенерация хвоста, при этом регенерат почти всегда короче исходного хвоста и хорошо отличается от него визуально. У некоторых Agamidae регенерат имеет специфическую форму, которая может несколько варьировать в пределах вида. У исследуемых видов нами было выявлено шесть типов регенератов: 1) шишковидный зазубренный; 2) шишковидный гладкий; 3) конусовидный зазубренный; 4) конусовидный гладкий; 5) булавовидный; 6) зауженный.

Соотношение указанных типов регенератов у разных видов агам не одинаково. Ввиду того, что большая часть осмотренных особей были с поврежденными хвостами (достоверность автотомии под сомнением) либо с регенератами на ранней стадии, надежно установить тип регенерата удалось лишь для небольшой части экземпляров. Типами регенератов, имеющимися у всех изученных видов, кроме *P. stoliczkana*, является шишковидный зазубренный (табл. 3).

Таблица 3

Частоты выявленных типов регенератов у некоторых агам рода *Paralaudakia* и *L. nupta*

| Пол | Количество особей с надежно определенным регенератом | Типы регенератов | | | | | |
|--------------------------------|--|----------------------------------|------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|-----------------------|--------------------|
| | | шишковидный зазубренный n (%) | шишковидный гладкий n (%) | конусовидный зазубренный n (%) | конусовидный гладкий n (%) | булавовидный n (%) | зауженный n (%) |
| <i>P. caucasia</i> | | | | | | | |
| самки | 15 | 9 (60,0) | 1 (6,7) | – | – | 1 (6,7) | 4 (26,6) |
| самцы | 13 | 11 (84,6) | – | – | – | 1 (7,7) | 1 (7,7) |
| <i>P. erythrogaster</i> | | | | | | | |
| самки | 1 | 1 (100,0) | – | – | – | – | – |
| самцы | 4 | 4 (100,0) | – | – | – | – | – |
| <i>P. lehmanni</i> | | | | | | | |
| самки | 1 | 1 (100,0) | – | – | – | – | – |
| самцы | 1 | 1 (100,0) | – | – | – | – | – |
| <i>P. stoliczkana</i> | | | | | | | |
| самки | 4 | – | – | 2 (50,0) | 1 (25,0) | – | 1 (25,0) |
| самцы | 1 | – | – | – | 1 (100,0) | – | – |
| <i>L. nupta</i> | | | | | | | |
| самки | 1 | – | – | 1 (100,0) | – | – | – |
| самцы | 2 | 1 (50,0) | 1 (50,0) | – | – | – | – |

В литературе [17] имеются сведения о следующих формах хвостовых регенератов у *Agama agama* и *A. stelio* (= *Stellagama stelio* (Linnaeus, 1758)): зауженная, булавовидная и конически регенерированный хвост, который обычно образует гораздо более короткие регенерированные структуры.

На основе результатов полевого эксперимента, в котором большинство самцов (78,6 против 19,3 % самок) имеют булавовидные регенераты, а самки – зауженные было сделано предположение о том, что такая форма регенерата, возможно, имеет некоторое адаптивное преимущество в социальном поведении – при состязаниях между самцами. Объем наших данных не позволяет судить о половых различиях формы регенератов, но доминирующей у большинства видов является шишковидный зазубренный как у самцов, так и у самок. Причины формирования различных типов регенератов пока неизвестны и являются целью дальнейших исследований.

Заключение

Таким образом, у изученных видов Agamidae частота автотомных особей одинакова, но наиболее низка она у *P. lehmanni*. Поломка хвоста происходит по интервертебральному (между позвонками) типу, как правило, в дистальной трети хвоста. Формы регенератов существенно отличаются от исходных хвостов. У рассмотренных видов агам можно выделить шесть типов регенератов с возможным преобладанием шишковидного зазубренного.

Библиографический список

1. **Ananjeva, N. B.** Caudal autotomy in Colubrid Snake *Xenochrophis piscator* from Vietnam / N. B. Ananjeva // Russian Journal of Herpetology. – 1994. – Vol. 1, № 2. – P. 169–171.
2. **Bowen, K. D.** Frequency of tail breakage of the northern water snake, *Nerodia sipedon sipedon* / K. D. Bowen // Can. Field-Nat. – 2004. – Vol. 118. – P. 435–437.
3. **Cooper, W. E.** Caudal autotomy in the eastern garter snake, *Thamnophis s. sirtalis* / W. E. Cooper, K. J. Alfieri // Amphibia-Reptilia. – 1993. – Vol. 14, iss. 1. – P. 86–89.
4. **Fitch, H. S.** Tail loss in garter snakes / H. S. Fitch // Herpetol. Rev. – 2003. – Vol. 34. – P. 212–214.
5. **Arnold, E. N.** Evolutionary aspects of tail autotomy in lizards and their relatives / E. N. Arnold // Nat. Hist. – 1984. – Vol. 18. – P. 127–169.
6. Conservation implications of a long-term decline in body condition of the Brothers Island tuatara (*Sphenodon guntheri*) / J. M. Hoare, S. Pledger, S. N. Keall, N. J. Nelson, N. J. Mitchell, C. H. Daugherty // Anim. Conserv. – 2006. – Vol. 9. – P. 456–462.
7. **Bateman, P. W.** To Cut a Long Tail Short: a Review of Lizard Caudal Autotomy Studies Carried Out Over the Last 20 years / P. W. Bateman, P. A. Fleming // Journal of Zoology. – 2009. – Vol. 277, iss. 1. – P. 1–14.
8. **Savage, J. M.** Evolution of coloration, urotomy and coral snake mimicry in the snake genus *Scaphiodontophis* (Serpentes: Colubridae) / J. M. Savage, J. B. Slowinski // Biological Journal of the Linnean Society. – 1996. – Vol. 57. – P. 129–194.
9. **Ananjeva, N. B.** A rare case of bifurcated caudal regeneration in the Caucasian agama, *Stellio caucasicus* / N. B. Ananjeva, R. A. Danov // Amphibia-Reptilia. – 1991. – Vol. 12. – P. 343–356.
10. **Arnold, E. N.** Caudal Autotomy as a Defense / E. N. Arnold // Biology of the Reptilia / eds.: C. Gans, R. Huey. – New York : Alan R. Liss, 1987. – P. 235–273.
11. **Arribas, O. J.** Autotomía caudal en las lagartijas de alta montana de los Pirineos (*Iberolacerta Arribas*, 1997) / O. J. Arribas // Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia. – 2014. – Vol. 21. – P. 115–126.
12. Sex does not affect tail autotomy in lacertid lizards / P. Pafilis, K. Sagonas, G. Kapsalas, J. Foufopoulos, E. Valakos // Acta Herpetologica. – 2017. – Vol. 12 (1). – P. 19–27.
13. **Гордеев, Д. А.** Случаи неполной автотомии и нарушения регенерации хвоста разноцветной ящурки (*Eremias arguta* (Pallas, 1773)) и прыткой ящерицы (*Lacerta*

- agilis* Linnaeus, 1758) в Волгоградской области / Д. А. Гордеев // Современная герпетология. – 2017. – Т. 17, № 1/2. – С. 3–9.
14. **Bellairs, A. d'A.** Autotomy and Regeneration in Reptiles / A. d'A. Bellairs, S. V. Bryant // *Biology of the Reptilia* / eds.: C. Gans, F. Billet. – New York : Wiley and Sons, 1985. – P. 303–410.
15. **Боркин, Л. Я.** Об экологии сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*) / Л. Я. Боркин, В. К. Еремченко, А. М. Панфилов // Современная герпетология. – 2007. – Т. 7, № 1/2. – С. 16–56.
16. **Lin, Z-H.** Energetic and locomotor costs of tail loss in the Chinese skink, *Eumeces chinensis* / Z-H. Lin, Y-F. Qu, X. Ji // *Comparative Biochemistry and Physiology*. – 2006. – Vol. 143, part A. – P. 508–513.
17. **Schall, J. J.** Clubbed regenerated tails in *Agama agama* and their possible use in social interactions / J. J. Schall, C. R. Bromwich, Y. L. Werner, J. Midlege // *Journal of Herpetology*. – 1989. – Vol. 23. – P. 303–305.

References

1. Ananjeva N. B. *Russian Journal of Herpetology*. 1994, vol. 1, no. 2, pp. 169–171.
2. Bowen K. D. *Can. Field-Nat.* 2004, vol. 118, pp. 435–437.
3. Cooper W. E., Alfieri K. J. *Amphibia-Reptilia*. 1993, vol. 14, iss. 1, pp. 86–89.
4. Fitch H. S. *Herpetol. Rev.* 2003, vol. 34, pp. 212–214.
5. Arnold E. N. *Nat. Hist.* 1984, vol. 18, pp. 127–169.
6. Hoare J. M., Pledger S., Keall S. N., Nelson N. J., Mitchell N. J., Daugherty C. H. *Anim. Conserv.* 2006, vol. 9, pp. 456–462.
7. Bateman P. W., Fleming P. A. *Journal of Zoology*. 2009, vol. 277, iss. 1, pp. 1–14.
8. Savage J. M., Slowinski J. B. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1996, vol. 57, pp. 129–194.
9. Ananjeva N. B., Danov R. A. *Amphibia-Reptilia*. 1991, vol. 12, pp. 343–356.
10. Arnold E. N. *Biology of the Reptilia*. New York: Alan R. Liss, 1987, pp. 235–273.
11. Arribas O. J. *Bulletí de la Societat Catalana d'Herpetologia* [Bulletin of the Catalan Society of Herpetology]. 2014, vol. 21, pp. 115–126.
12. Pafilis P., Sagonas K., Kapsalas G., Foufopoulos J., Valakos E. *Acta Herpetologica*. 2017, vol. 12 (1), pp. 19–27.
13. Gordeev D. A. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2017, vol. 17, no. 1/2, pp. 3–9. [In Russian]
14. Bellairs A. d'A., Bryant S. V. *Biology of the Reptilia*. New York: Wiley and Sons, 1985, pp. 303–410.
15. Borokin L. Ya., Eremchenko V. K., Panfilov A. M. *Sovremennaya gerpetologiya* [Modern herpetology]. 2007, vol. 7, no. 1/2, pp. 16–56. [In Russian]
16. Lin Z-H., Qu Y-F., X. Ji. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 2006, vol. 143, part A, pp. 508–513.
17. Schall J. J., Bromwich C. R., Werner Y. L., Midlege J. *Journal of Herpetology*. 1989, vol. 23, pp. 303–305.

Гордеев Дмитрий Анатольевич

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра биологии, Волгоградский
государственный университет (Россия,
г. Волгоград, проспект Университетский,
100)

E-mail: dmitriy8484@bk.ru

Gordeev Dmitriy Anatol'evich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of biology,
Volgograd State University
(100 Universitetskiy avenue,
Volgograd, Russia)

Ананьева Наталья Борисовна

доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник,
заведующий лабораторией орнитологии
и герпетологии, Зоологический институт
Российской академии наук (Россия,
г. Санкт-Петербург, Университетская
набережная, 1)

E-mail: Natalia.Ananjeva@zin.ru

Anan'eva Nataliya Borisovna

Doctor of biological sciences, professor,
principal researcher, head of the laboratory
of ornithology and herpetology, Zoological
Institute of Russian Academy of Sciences
(1 Universitetskaya embankment,
Saint-Petersburg, Russia)

Образец цитирования:

Гордеев, Д. А. К вопросу стратегии защитного поведения некоторых представителей агам рода *Paralaudakia* Baig, Wagner, Ananjeva and Böhme, 2012 / Д. А. Гордеев, Н. Б. Ананьева // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 1 (25). – С. 20–27. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-1-3.