

- ных сторон первной си-  
го следует, мы влият  
возможно,  
field of the  
systems and  
anges in the  
shifts towards  
and in other  
положен  
проефету  
инициату  
внедрение  
действие  
лиз, 1960.—  
ного и мем-  
I, с. 77—85.  
ельно-транс-  
Киев, 1981,  
оводство по  
точек тощей  
ты по во-  
Изд-во АН  
Медицина,  
— М.: Изд-  
ш. школа,  
АН СССР,  
О возмож-  
Докл. АН  
Закономер-  
ки шки  
жиса В. В.  
а, 1970.—  
Л.: Наука,  
аспекты  
ив, 1981,  
ни.— Л. :  
7, 7, № 3,  
4, р. 323—  
all intesti-  
30, № 1
24. Eder M. Zellerneuerung im Magen-Darm.— Tract.— Verh. Dtsch. Ges. Pathol., 1966, 50, S. 75—90.
  25. Gershon D. Current status of age altered enzymes: alternative mechanisms.— Mech. Age, and Dev., 1979, 9, p. 189—196.
  26. (Kanungo M. S.) Канунго М. Биохимия старения.— М.: Мир, 1982.— 294 с.
  27. Körte P., Kress H. Der Verdauungstrakt im Alter.— Internist, 1970, 11, N 7, S. 255—260.
  28. Lipkin M., Sherlock P., Bell B. Cell proliferation kinetics in the gastrointestinal tract of man.— Gastroenterology, 1963, N 6, p. 721—729.
  29. Rösch W. Der alternde Verdauungstrakt.— Akt. Gerontol., 1977, 7, S. 115—120.
  30. Rothstein M. The formation of altered enzymes in aging animals.— Mech. Age and Dev., 1979, 9, p. 197—202.
  31. Schneider E. L. Cell replication and aging: *in vitro* and *in vivo* studies.— Feder. Proc., 1979, 38, N 12, p. 1857—1861.
  32. Shock N. N. Systems physiology and aging. Introduction.— Ibid., 1979, 38, N 2, p. 161—162.

Педиатр. мед. ин-т, Ленинград

Поступила 28.06.83

УДК 612.26:612.67

Д. Ф. Чеботарев, О. В. Коркушко, Ю. Т. Ярошенко

## ОСОБЕННОСТИ АНАЭРОБНОГО ЭНЕРГООБЕСПЕЧЕНИЯ ФИЗИЧЕСКОЙ НАГРУЗКИ В РАЗЛИЧНЫЕ ВОЗРАСТНЫЕ ПЕРИОДЫ

Энергетическое обеспечение физической нагрузки осуществляется как за счет аэробных источников получения энергии (окислительное фосфорилирование), так и за счет анаэробных (гликолитическое фосфорилирование, креатинкиназная и миокиназная реакции) [12]. Анаэробные источники энергообеспечения функционируют в условиях недостаточного снабжения кислородом работающих органов. Такие условия возникают в начальный период работы (период врабатывания) и при нагрузке большой мощности, когда гемодинамическое обеспечение отстает от растущего кислородного запроса.

Уровень нагрузки, при которой происходит активация анаэробных источников получения энергии, определяется как порог анаэробного обмена (ПАНО) [1].

Величина ПАНО зависит от состояния здоровья исследуемого, уровня тренированности [3, 16]. Определение ПАНО имеет большое значение для оценки функциональных возможностей организма, так как позволяет установить тот критический уровень, при котором отмечается неадекватное гемодинамическое обеспечение физической нагрузки. Установление ПАНО позволяет дифференцировать нагрузки в зависимости от источников их энергообеспечения, что способствует выбору адекватного тренировочного режима с целенаправленным воздействием на аэробные или анаэробные механизмы образования энергии.

Учитывая ограничение с возрастом диапазона функциональных возможностей организма [9, 11], необходимость точного дозирования и целенаправленного воздействия тренировочных занятий у лиц пожилого возраста [6], изучение возрастной динамики ПАНО представляет значительный интерес.

**Методика исследований.** Обследовано 140 практически здоровых лиц, преимущественно умственного труда, не занимающихся программными тренировками, в возрасте от 20 до 89 лет, по 10 мужчин и 10 женщин в каждом десятилетии. Кроме того, обследовано 25 мужчин в возрасте 60—89 лет, активно занимающихся физическими тренировками в группах здоровья и клубах любителей бега со стажем занятий не менее 3 лет.

Уровень ПАНО определяли методом газового анализа [19] в условиях выполнения субмаксимальной физической нагрузки, составлявшей 90 % от максимальной для данного возраста [14]. Показатели внешнего дыхания и газообмена регистрировали с помощью автоматического газоанализатора «Ergoanaliser» фирмы «Mijnhardt» (Голландия). Идея метода газового анализа определения ПАНО заключается в том, что при физической нагрузке в условиях недостаточного гемодинамического обеспечения происходит активация анаэробных источников получения энергии, сопровождающаяся ростом продукции молочной кислоты. Молочная кислота вступает в реакцию с бикарбонатами буферных систем, вытесняет углекислый газ, что ведет к увеличению выделения его с воздухом и росту дыхательного коэффициента (ДК).

При небольших нагрузках рост ДК незначителен, а при нагрузках, превышающих ПАНО, отмечается нелинейное увеличение этого показателя. Момент нелинейного увеличения ДК соответствует уровню ПАНО и определяется при анализе прироста ДК в полулогарифмических координатах [3].

Кроме того, повышение концентрации углекислоты в артериальной крови и изменение pH ведет также к увеличению минутного объема дыхания и снижению коэффициента использования кислорода (КИО<sub>2</sub>) при неизменном уровне содержания углекислоты в выдыхаемом воздухе. Одновременное изучение содержания CO<sub>2</sub> и O<sub>2</sub> является очень чувствительным методом определения ПАНО [19]. Кроме того, как отмечают те же авторы, при ступенеобразно возрастающей нагрузке признаком ПАНО является отсутствие устойчивого состояния. В наших исследованиях уровень ПАНО определялся как по моменту нелинейного увеличения ДК, так и по моменту снижения КИО<sub>2</sub>. Даные этих методов определения ПАНО хорошо совпадали между собой ( $r=0,932$ ). По данным литературы, метод газового анализа определения ПАНО хорошо коррелирует ( $r=0,866$ ) с инвазивными методами [20]. Статистическую обработку данных осуществляли на ЭВМ ЕС-1033 по стандартным программам. Достоверность различий между группами оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента.

**Результаты и обсуждение.** Как показали проведенные исследования, с возрастом отмечается отчетливое снижение уровня ПАНО как у мужчин, так и у женщин. При этом, если у мужчин наблюдается неуклонное снижение величины ПАНО, начиная уже с четвертого десятилетия, то у женщин в возрасте 20—59 лет такое снижение выражено менее значительно, снижаясь достоверно только в трех последних десятилетиях. Между величиной ПАНО и показателями физической работоспособности, такими как мощность субмаксимальной нагрузки, потребление кислорода на высоте нагрузки ( $vO_2$ ) отмечена тесная взаимосвязь. Так, коэффициент корреляции между уровнем ПАНО и мощностью выполненной нагрузки составил у мужчин 0,862, у женщин 0,782; между ПАНО и  $vO_2$  соответственно 0,779 и 0,674. Как известно, мощность выполняемой нагрузки и уровень  $vO_2$  достаточно полно характеризуют уровень функциональных резервов организма [1]. Тесная взаимосвязь этих показателей с уровнем ПАНО подтверждает важность определения ПАНО для оценки адаптационных возможностей организма. Снижение уровня ПАНО с возрастом указывает на более раннюю активацию анаэробных источников получения энергии в процессе физической нагрузки у лиц пожилого возраста.

В эксперименте на животных было показано, что с возрастом отмечается возрастание роли гликолиза в системе энергообеспечения на фоне снижения активности окислительных процессов [10]. При этом в сердечной мышце обнаруживаются наиболее выраженные изменения, заключающиеся в значительной активации интенсивности гликолиза и гликогенолиза [2], росте гексокиназной и фосфорилазной активности, а также активности фософруктокиназы [10]. В процессе мышечной работы в скелетных мышцах старых крыс отмечается более выраженное усиление гликолиза по сравнению со взрослыми животными [5].

Таким образом, данные, полученные в эксперименте, хорошо согласуются с результатами наших исследований, указывающих на увеличение с возрастом доли участия анаэробных источников получения энергии в процессе физической нагрузки.

Рассмотрим возможные причины этого явления. При физической нагрузке в условиях устойчивого состояния ресинтез АТФ осуществляется путем фосфорилирования АТФ при окислении субстратов

Таблица 1. Показатели спирровелоэргометрии при выполнении субмаксимальной нагрузки у практически здоровых мужчин в различные возрастные периоды ( $M \pm m$ )

Исследуемые показатели	Возраст, годы					$M \pm m$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69				
Мощность субмаксимальной нагрузки (Вт)	172,5 ± 7,46 $p > 0,05$	157,2 ± 3,62	147,5 ± 9,65 $p > 0,05$	125,0 ± 5,00	110,0 ± 3,87	85,0 ± 5,24	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$

виях выполне-  
нимальной для  
регистрировали  
«Inhardt» (Гол-  
ландия). В том, что  
о обеспечения  
вождающейся  
цио с бикар-  
ничению выде-

ревышающих  
шнейного уве-  
личения ДК в

рови и измене-  
нию коэффи-  
циента углекис-  
 $O_2$  является  
отмечают те  
является от-  
определенная  
КИО<sub>2</sub>. Дан-  
ное (0,932). По  
коррелирует  
ых осуществ-  
лений между

исследова-  
ние АНО как  
поддается  
четвертого  
ление вы-  
трех по-  
зяями фи-  
нимальной  
отмечена  
уровнем  
0,862,  
0,674.  
доста-  
в орган-  
ПАНО  
тацион-  
растом  
ков по-  
рождилого

растом  
лечения  
]. При  
ные из-  
ности  
азной  
процес-  
сается  
слыми  
о сог-  
уве-  
чения  
ической  
сущес-  
твов

**Таблица 1. Показатели спироэргометрии при выполнении субмаксимальной нагрузки у практически здоровых мужчин в различные возрастные периоды ( $M \pm m$ )**

Исследуемые показатели	Возраст, годы				
	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69
Мощность субмаксимальной нагрузки (Вт)	172,5 ± 7,46	157,2 ± 3,62	147,5 ± 9,65	125,0 ± 5,00	110,0 ± 3,87
Потребление $O_2$ на высоте нагрузки (мл·мин <sup>-1</sup> ·кг <sup>-1</sup> )	45,4 ± 1,94	41,0 ± 1,75	35,8 ± 1,43	32,0 ± 1,43	29,3 ± 1,30
ПАНО (Вт)	132,5 ± 7,46	117,5 ± 7,12	107,5 ± 6,17	87,5 ± 5,30	80,0 ± 4,74
Изменение ДК по сравнению с исходом	0,22 ± 0,009	0,22 ± 0,013	0,22 ± 0,023	0,19 ± 0,016	0,15 ± 0,014
Кислородный долг (л)	5,8 ± 0,43	5,5 ± 0,38	5,0 ± 0,37	4,5 ± 0,20	4,4 ± 0,66
Приимечание. Достоверность различий оценивалась по сравнению с возрастом 20—29 лет.				$p < 0,05$	$p > 0,05$

**Таблица 2. Показатели спироэргометрии при выполнении субмаксимальной нагрузки у практически здоровых женщин в различные возрастные периоды ( $M \pm m$ )**

Исследуемые показатели	Возраст, годы				
	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69
Мощность субмаксимальной нагрузки (Вт)	112,5 ± 5,30	110,0 ± 3,87	95,0 ± 4,74	90,0 ± 3,87	85,0 ± 5,24
Потребление кислорода на высоте нагрузки (мл·мин <sup>-1</sup> ·кг <sup>-1</sup> )	36,4 ± 1,70	34,2 ± 1,04	30,2 ± 1,86	26,6 ± 0,75	22,7 ± 1,22
ПАНО (Вт)	77,5 ± 4,26	72,5 ± 4,26	70,0 ± 4,74	67,5 ± 3,62	60,0 ± 3,87
Изменение ДК по сравнению с исходом	0,22 ± 0,021	0,18 ± 0,016	0,17 ± 0,021	0,18 ± 0,018	0,15 ± 0,019
Кислородный долг (л)	4,5 ± 0,25	4,6 ± 0,66	4,4 ± 0,55	3,5 ± 0,29	3,4 ± 0,46
				$p < 0,05$	$p > 0,05$

в цикле трикарбоновых кислот (субстратное фосфорилирование) и при транспорте водорода (электронов и протонов) через дыхательную цепь (медиаторное фосфорилирование) [12]. Для стабильного функционирования этого процесса необходимо адекватное снабжение работающих мышц кислородом. Недостаток кислорода вызывает образование отрицательного баланса АТФ. Небольшое увеличение отношения АДФ/АТФ резко повышает активность процессов окислительного фосфорилирования. Но при более выраженном нарушении баланса АТФ, не компенсируемом дыхательным фосфорилированием, происходит активация гликолиза.

Таким образом, активация анаэробных путей получения энергии обусловлена недостаточным поступлением кислорода к работающим мышцам. Как было показано ранее одним из авторов [4], с возрастом отмечается неадекватное гемодинамическое обеспечение физической нагрузки, заключающееся в ограничении максимальных величин минутного объема кровообращения (МОК). Кроме того, у пожилых лиц в ответ на стандартные нагрузки отмечаются меньшие величины МОК при увеличении артерио-венозной разности по кислороду [18]. В этих условиях при дальнейшем увеличении нагрузки происходит более быстрое исчерпание резервов увеличения доставки кислорода к тканям за счет более полного его извлечения из крови, раньше наступает стадия частично компенсируемой гипоксии нагрузки [8]. Недостаточное гемодинамическое обеспечение нагрузки, на фоне возрастного снижения активности окислительно-восстановительных процессов и служит основной причиной снижения ПАНО с возрастом. Согласно адаптационно-регуляторной теории старения [9], факт возрастного снижения уровня ПАНО можно рассматривать как проявление компенсаторно-приспособительных механизмов, позволяющих нивелировать недостаточное гемодинамическое обеспечение физической нагрузки. Однако, наряду с адаптивным значением, снижение уровня ПАНО ведет к накоплению недоокисленных продуктов обмена, росту молочной кислоты, метаболическому ацидозу, что в свою очередь ограничивает возможности переносимости физической нагрузки у пожилых и старых людей.

Полученные данные о снижении с возрастом уровня ПАНО и увеличении доли процессов гликолиза при физнагрузках, закономерно вызывают вопрос об оценке анаэробной емкости у пожилых.

Показателями анаэробной емкости являются максимальный кислородный долг и максимальная величина концентрации молочной кислоты в артериальной крови. Величина максимального кислородного долга определяется во время анализа восстановительного периода после изнуряющей физической работы. В наших исследованиях мы не ставили цели определения этого показателя. Однако, если проанализировать показатели величины кислородного долга и величину изменения дыхательного коэффициента при этой нагрузке (табл. 1, 2), можно предположить, что максимальная анаэробная емкость с воз-

растом уменьшается, чем большая нагрузка, че

зесе нагрузки

анаэробных и

не зоны аэроб

ное) энергообес

боты, превыша



Мощность су  
мужчи  
Сп.

максимальному  
исследованиях

максимальной,

нять равной ра

и ПАНО. Так,

ла 40,0, а в 80-

анаэробного эне

максимальной е

го и старческого

Наши данн  
емкости хороши  
тельствующими  
страта гликолит

ных, связанных

сем синтеза [2].

физическими тре

по сравнению с

культурой (табл.

которых отмечен

старших возрастных г  
физическими трениро

Исследуемые показатели	Возраст.			
	60–69			70–
	1	2	p	1
Мощность субмаксимальной нагрузки (Вт)	110,0±3,87	142,5±3,62	<0,001	88,0±5,24
Потребление O <sub>2</sub> на высоте нагрузки (мл·мин <sup>-1</sup> ·кг <sup>-1</sup> )	29,8±1,30	37,1±2,31	<0,05	26,5±1,57
ПАНО (Вт)	80,0±4,74	107,5±5,06	<0,01	62,5±5,30

ование) и  
хательную  
ного функци-  
жение ра-  
вает обра-  
ение отно-  
лительного  
и баланса  
, происхо-

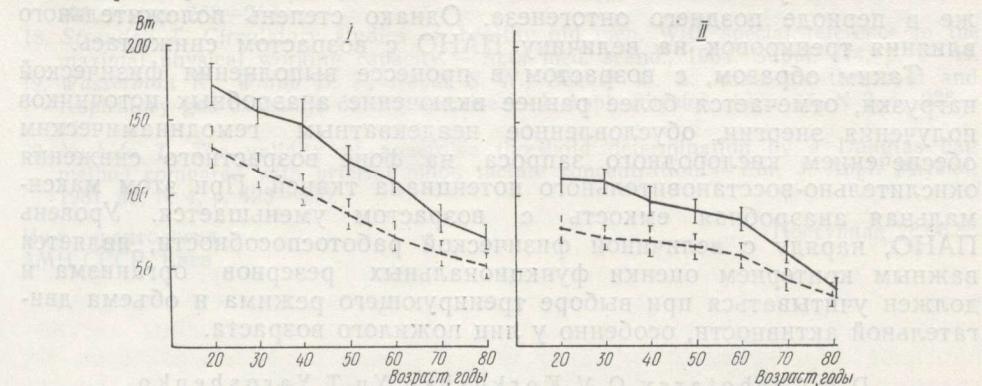
я энергии  
ботающим  
, с возра-  
щие физиче-  
х величин  
пожилых  
величины  
роду [18].  
происходит  
слорода к  
аньше на-  
[8]. Нес-  
не возра-  
зах процес-  
стом. Со-  
кт возра-  
роявление  
к нивели-  
еской на-  
ле уровня  
на, росту  
переди ог-  
жи у по-

НО и уве-  
лономерно

ный кис-  
молочной  
слородно-  
периода  
ниях мы  
и проана-  
чину из-  
бл. 1, 2),  
ъ с воз-

ПАНО у лиц  
длительными

растом уменьшается. Действительно, и величина изменения дыхательного коэффициента, и величина кислородного долга будут тем больше, чем большее количество молочной кислоты образовалось во время нагрузки, чем большее количество энергии было получено в процессе нагрузки за счет гликолиза. Относительную величину емкости анаэробных источников энергообразования можно оценить по величине зоны аэробно-анаэробной работы. Смешанное (аэробно-анаэробное) энергообеспечение нагрузки осуществляется при выполнении работы, превышающей ПАНО до уровня нагрузки, соответствующего



Мощность субмаксимальной нагрузки и порог анаэробного обмена у мужчин (I) и женщин (II) в различные возрастные периоды.

Сплошная линия — мощность нагрузки, пунктирная — ПАНО.

максимальному потреблению кислорода [7]. Учитывая, что в наших исследованиях уровень субмаксимальной нагрузки составлял 90 % от максимальной, зону аэробно-анаэробной работы можно условно принять равной разности между величиной субмаксимальной нагрузки и ПАНО. Так, у мужчин в возрасте 20—29 лет эта разность составила 40,0, а в 80—89—17,5 Вт. Уменьшение с возрастом зоны аэробно-анаэробного энергообеспечения также свидетельствует об ограничении максимальной емкости анаэробного энергообразования у лиц пожилого и старческого возраста.

Наши данные о снижении с возрастом максимальной анаэробной емкости хорошо согласуются с экспериментальными данными, свидетельствующими об уменьшении содержания гликогена, основного субстрата гликолитического фосфорилирования в тканях старых животных, связанном как с усилением его расходования, так и со снижением синтеза [2]. У лиц пожилого возраста, занимающихся длительными физическими тренировками, величина ПАНО была достоверно выше по сравнению с их сверстниками, не занимающимися физической культурой (табл. 3), за исключением лиц в девятом десятилетии, у которых отмечена лишь тенденция к увеличению этого показателя.

старших возрастных групп, не занимающихся физической культурой (1)  
физическими тренировками (2) ( $M \pm m$ )

Возраст, годы	79		80—89			
	1	2	p	1	2	p
88,0 ± 5,24	115,0 ± 5,48	< 0,01		72,5 ± 4,25	95,0 ± 4,47	< 0,01
26,5 ± 1,57	30,5 ± 1,61	> 0,05		23,1 ± 0,93	27,7 ± 1,29	< 0,05
62,5 ± 5,30	85,0 ± 8,21	< 0,05		55,0 ± 5,92	65,0 ± 5,48	> 0,05

Физические тренировки у лиц молодого возраста способствуют увеличению ПАНО как за счет более эффективной работы системы гемодинамики, так и за счет увеличения возможностей окислительной системы мышц [13], роста активности сукцинатдегидрогеназы и цитохромоксидазы [15]. Наряду с этим отмечается снижение активности фосфофруктокиназы, одного из ключевых ферментов гликолиза [17]. Более высокий уровень ПАНО у лиц пожилого возраста, занимающихся длительными физическими тренировками, свидетельствует о возможности увеличения адаптационных возможностей организма даже в периоде позднего онтогенеза. Однако степень положительного влияния тренировок на величину ПАНО с возрастом снижалась.

Таким образом, с возрастом в процессе выполнения физической нагрузки, отмечается более раннее включение анаэробных источников получения энергии, обусловленное неадекватным гемодинамическим обеспечением кислородного запроса, на фоне возрастного снижения окислительно-восстановительного потенциала тканей. При этом максимальная анаэробная емкость с возрастом уменьшается. Уровень ПАНО, наряду с величиной физической работоспособности, является важным критерием оценки функциональных резервов организма и должен учитываться при выборе тренирующего режима и объема двигательной активности, особенно у лиц пожилого возраста.

D. F. Chebotarev, O. V. Korukushko, Yu. T. Yaroshenko

#### PECULIARITIES OF ANAEROBIC ENERGY PROVISION FOR WORK LOAD IN VARIOUS AGE PERIODS

Gas analysis under conditions of work load was used to determine the level of the anaerobic threshold in practically healthy people aged 20-89. A regular decrease of the anaerobic threshold was found both in men and women. The value of the anaerobic threshold was closely related to a magnitude of submaximal work load and the level of oxygen uptake in the peak of exercise. In aged people the limitation of maximal anaerobic capacity was observed alongside with an earlier involvement of anaerobic sources of energy during the work load period. In physically trained people aged 60-89 a higher level of the anaerobic threshold was found as compared with physically untrained people of the same age. Causes of an age-associated decrease in the anaerobic threshold are discussed, experimental data being taken into account.

Institute of Gerontology, Academy of Medical Sciences, USSR, Kiev

#### Список литературы

1. Аулак И. В. Определение физической работоспособности в клинике и спорте.—М.: Медицина, 1979.—192 с.
2. Богацкая Л. Н. Возрастные особенности процессов дыхания и гликолиза в сердечной мышце.—Бюл. эксперим. биологии и медицины, 1964, 57, № 1, с. 16—19.
3. Волков Н. И., Ширковец Е. А. Об энергетических критериях работоспособности спортсменов.—В кн.: Биоэнергетика.—Л., 1973, с. 18—30.
4. Коркушко О. В., Иванов Л. А. Показатели функционального состояния сердечно-сосудистой системы при максимальной физической нагрузке в различные возрастные периоды.—Врачеб. дело, 1981, № 3, с. 84—88.
5. Литошенко А. Я. Возрастные особенности соотношения путей генерирования энергии при мышечной деятельности различного характера.—В кн.: 9-й Междунар. конгр. геронтологов. Киев, 1972, т. 3, с. 351—351.
6. Муравьев И. В. Двигательная активность, биологический возраст и продолжительность жизни.—В кн.: Геронтология и гериатрия. Киев, 1976, с. 88—96.
7. Усик С. В., Ленкова Р. И. Биоэнергетическая характеристика физических нагрузок различного характера.—Физиол. журн. СССР, 1981, 67, № 9, с. 1370—1374.
8. Филиппов М. М. Стадии гипоксии нагрузки.—Физиол. журн., 1982, 28, № 5, с. 561—566.
9. Фролькис В. В. Старение. Нейрогуморальные механизмы.—Киев: Наук. думка, 1981.—320 с.
10. Фролькис В. В., Богацкая Л. Н. Возрастные особенности энергетического обмена в сердце.—Кардиология, 1967, 7, № 2, с. 66—71.
11. Чеботарев Д. Ф., Коркушко О. В. Сердечно-сосудистая система при старении и ее адаптационные возможности.—В кн.: Старение и адаптация. Киев, 1980, с. 164—166.
12. Яковлев Н. Н. Биохимия спорта.—М.: Физкультура и спорт, 1974,—288 с.
13. Gollnick P. D., Armstrong R. B., Saltin B. et al. Effect of training on enzyme activity and fiber composition of human skeletal muscle.—J. Appl. Physiol., 1973, 34, N 1, p. 107—111.

14. Hossack K. F. women: comp Exercise Phys
15. Ivy J. L., Witzel type as deter Exercise Physi
16. Kindermann V. tion for the d J. Appl. Physic
17. Rusko H., Ratner fiber composit 108, N 3, p. 26
18. Strandell T. C. maximal physi
19. Wasserman K. respiratory ga 243.
20. Yoshida T. Th method compa 1981, 46, N 4,

Ин-т геронтологии  
АМН СССР, Киев

УДК 612.67

К  
ви

Как известно, является разрывом жизни человека: теоретически возможны, из-за отсутствия грызунов и насекомых на 30—50 % [6]. Необходимо отметить, что это не достаточным краткосрочным продолжительностью, можно значительных, так и гомеостатом [20], что для *lanogaster* при 21 °C.

Если принять продолжительности жизни дрозофильы при 20 °C, а при 30 °C продолжительность этого результата критерием видоизменений, то он должен показывать организма, но и смерти, характер.

Одним из пяти основных онтогенеза Рубнер [21]. Основных можно пользоваться (или смерти. В этом случае на календаре