

УДК 591.484.6:[597.6+598.1]

Т. Ю. Паршина**Л. Л. Абрамова****Н. С. Иванов****Г. У. Кубекова****Морфофизиологические особенности глаза земноводных и пресмыкающихся как последовательной ветви эволюции**

В результате проведенных исследований определены морфометрические особенности глазного яблока земноводных (на примере озерной лягушки) и пресмыкающихся (на примере прыткой ящерицы) — животных, являющихся последовательными этапами эволюционного развития и представляющих интерес с точки зрения филогенеза.

В целом у пресмыкающихся в сравнении с земноводными глаз, как более сформированный в процессе филогенеза и характеризующийся стабильностью структур орган, устойчив к воздействиям различных факторов.

В качестве биологических индикаторов (тестов) могут быть использованы морфометрические характеристики структур глазного яблока земноводных как функционально более динамичных и, следовательно, подверженных изменениям под действием внешних и внутренних факторов.

Ключевые слова: анализаторы, глазное яблоко, хрусталик, морфометрия, адаптация, филогенез.

Несмотря на большое количество работ отечественных и зарубежных исследователей, посвященных сравнительной морфологии позвоночных животных, многие вопросы до настоящего времени продолжают оставаться на уровне накопления фактического материала и требуют дальнейшего осмысления и анализа, в том числе и по вопросам морфологии органов чувств, играющих важную роль в защитно-адаптационных реакциях организма [1, 3, 4, 6, 7, 8, 12, 16, 22].

Актуальность настоящего исследования обусловлена необходимостью детального изучения морфометрических показателей органов чувств животных, представляющих собой последовательные этапы эволюционного развития.

Организм каждого живого существа обеспечен множеством сложных систем, в том числе для познания окружающей их среды и ориентации в ней.

Особое значение имеют нервная система и процессы психической деятельности, связанные с работой органов чувств (сенсорными системами), которые обеспечивают животным способность воспринимать и анализировать внешнюю и внутреннюю информацию, чтобы адекватно на нее реагировать. Они ответственны за непрерывный синтез различных ощущений, целостное восприятие окружающего мира, координацию действий особи и организацию ее видового и индивидуального поведения.

Именно анализаторы получают разнообразные внешние и внутренние сигналы от рецепторов своих органов чувств. Затем они анализируют эту информацию, формируют определенное решение и передают «указание» различным органам для целесообразных действий. Иногда органы чувств сами являются анализаторами. Но в основном они составляют рецепторный отдел, находящийся на периферии анализаторов. Проводящие пути от рецепторов и центральные нейроны образуют проводниковый отдел анализатора. Определенные участки мозга, обрабатывающие сигналы от рецепторов, составляют центральную, «мозговую», часть анализатора.

На ранних этапах филогенетического развития возникают специализированные морфологические структуры, воспринимающие свет. Так, у низших беспозвоночных живот-

© Паршина Т. Ю., Абрамова Л. Л., Иванов Н. С., Кубекова Г. У., 2014

ных (например, кишечнорастворимых) имеются специфические чувствительные клетки эктодермального происхождения, которые расположены на всем протяжении кожи.

В процессе эволюционного развития на переднем отделе тела образуется высланная чувствительными клетками ямка, открытая снаружи (например, у моллюсков), появляются светопреломляющие структуры, расположенные впереди ямки. Дальнейшее развитие приводит к образованию глаза в виде пузырька. У высших беспозвоночных, например у пчелы, фасеточные глаза устроены более сложно.

Следующий этап эволюции — глаза позвоночных животных в виде двустенного бокала.

Парный орган зрения позвоночных животных в некотором смысле сходен с самыми совершенными глазами беспозвоночных — с глазами головоногих моллюсков. Однако при более детальном рассмотрении оказывается, что глаза моллюсков имеют характерные отличия.

Глаза позвоночных отличаются тем, что развиваются как выросты из центральной нервной системы, а не путем обособления от покровного эпителия, как у беспозвоночных [21].

Расположение элементов сетчатки у них является обратным, хрусталик у позвоночных развивается в покровах, а не в передней стенке глазного пузырька, и, таким образом, сходство между этими органами сводится лишь к аналогии [22].

У позвоночных животных усложняется строение и светопреломляющих структур, появляются вспомогательные органы глаза. Так, у амфибий возникают мышцы в радужке и ресничном теле.

Амфибии обладают универсальным устройством глаз и автоматической системой для их целесообразного применения. Оптическая структура глаза у земноводных включает роговицу, хрусталик и стекловидное тело, которые фокусируют изображение на световоспринимающих элементах сетчатки.

Роговица имеет выпуклую поверхность, радужная оболочка и ресничное тело обладают гладкомышечными волокнами. Хрусталик, хотя и имеет форму двояковыпуклой линзы, перемещается вдоль оптической оси глаза под действием специальной мышцы, то приближаясь к сетчатке, то отодвигаясь от нее к роговице [2].

Глаза земноводных устроены с расчетом на работоспособность в двух стихиях. Световые лучи в воздухе преломляются в основном роговицей, а в водной среде — хрусталиком [10].

Орган зрения у рептилий, несмотря на относительно небольшие размеры, является хорошо развитым органом чувств. Глаза ящерицы камерного типа, с большим расстоянием между хрусталиком и сетчаткой, что свойственно дневным животным. У них имеются внутриглазные цветные фильтры, поглощающие свет в синем конце спектра, что уменьшает хроматическую абберацию на поверхности сетчатки и, следовательно, увеличивает остроту зрения.

Аккомодация глаза осуществляется за счет изменения кривизны хрусталика. Сетчатка глаза прыткой ящерицы по своему строению напоминает сетчатку глаза птиц, приматов и человека и отличается от строения сетчатки земноводных. В ней встречается сравнительно мало палочек и два типа колбочек со специальными пигментами, что свидетельствует о развитии цветного зрения.

Цель исследования — изучить морфометрические особенности глазного яблока животных, относящихся к разным систематическим группам и представляющих последовательные этапы эволюционного процесса (на примере лягушки озерной и прыткой ящерицы).

Материал и методы исследования

Объектом исследований служили половозрелые особи озерной лягушки и прыткой ящерицы, отловленные в окрестностях г. Оренбурга в течение 2011—2012 гг. Животные имели нормальное развитие, правильное телосложение и хорошую упитанность.

Материалом для исследований послужили глазные яблоки озерной лягушки ($n = 6$) и прыткой ящерицы ($n = 6$).

Земноводных (лягушки) и пресмыкающихся (ящерицы), отобранных для морфометрических исследований, предварительно взвешивали и измеряли. Головы подвергали тщательной очистке, нумеровали и изучали после предварительной консервации в 3—4%-ном растворе формалина.

За основу обработки материала были взяты классический описательный и морфометрический методы исследования.

Глазное яблоко извлекали непосредственно через веко. На дне орбиты глаза перерезали глазной нерв с мускулатурой и вытягивали пинцетом слизистую оболочку, связанную с глазным яблоком и веком. Чтобы отчленить глаз от кожи, его оттягивали вверх до появления прозрачной, расположенной ближе к главному яблоку слизистой, которую отрезали.

Наряду с обычными анатомическими инструментами использовали глазные скальпели, ножницы, пинцеты с остро заточенными браншами, препаровальные иглы специальной конструкции, малые костные щипцы. Объем хрусталика измеряли при помощи мензурки, а массу всех структур определяли с помощью микровесов.

Перед исследованием проводили калибровку морфометрической техники, которая была необходима для перевода результатов измерений из условных единиц (пикселей) в стандартные (микрометры) и осуществлялась при помощи объект-микрометра ОМО с ценой деления 0,5 мм (ЛОМО, 1980).

Для морфометрии в программе Adobe Photoshop CS5 использовался инструмент «Линейка». Затем путем составления пропорции размеры в пикселях переводились в микрометры. Ста микрометрам соответствовали 210 пикселей при разрешении фотографии 1280×960 пикселей.

Производили следующие измерения: массы глазного яблока (г), объема глазного яблока (мл), объема хрусталика (мл), диаметра хрусталика (мм), диаметра глазного яблока (мм), массы тела (г).

Названия анатомических структур и образований приведены в соответствии с Международной (Парижской) анатомической номенклатурой, уточненной на международных конгрессах, а русские эквиваленты — по 5-й редакции Международной ветеринарной анатомической номенклатуры [5, 15, 20].

Цифровой материал, полученный в результате исследования, обрабатывался методом вариационной статистики на компьютере с использованием стандартной программы Microsoft Excel. Достоверность различий сравниваемых показателей оценивалась по t -критерию Стьюдента [9, 11, 13, 14].

Результаты исследований

Глазное яблоко — *bulbus oculi* — это сложный рецепторный аппарат шарообразной, сплюснутой спереди назад, формы, ограниченный двумя сферическими поверхностями: задней — с большим радиусом и передней — с меньшим (рис. 1).

Внутри глазного яблока находится хрусталик (рис. 2). Плоскостью своего экватора он стоит под прямым углом к оптической оси, прилегая передней поверхностью к радужке, а задней — к стекловидному телу.



Рис. 1. Отпрепарированный глаз прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*)

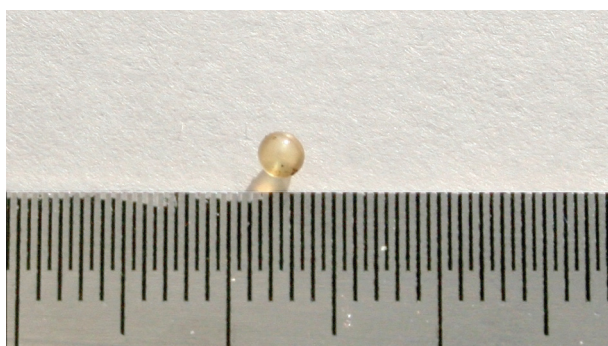


Рис. 2. Отпрепарированный хрусталик глаза прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*)

Сосудов в хрусталике нет, он питается за счет веществ, приносящихся внутриглазной жидкостью.

Пространство между хрусталиком и роговицей называется глазной камерой. Радужной оболочкой она делится на переднюю и заднюю камеры, заполненные внутриглазной жидкостью — *humor aquaeus*. Позади хрусталика находится стекловидное тело.

Стенка глазного яблока образована наружной фиброзной оболочкой и средней сосудистой; к последней прилежит внутренняя нервная оболочка, или сетчатка, являющаяся воспринимающим аппаратом [17, 18].

В результате проведенных исследований нами установлено, что глаза земноводных превосходят по своим как абсолютным, так и относительным размерам глаза рептилий (табл. 1, 2).

Таблица 1

Морфометрические показатели глаза озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) и прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*)

| Показатель | Озерная лягушка | | Прыткая ящерица | |
|-----------------------------|-----------------|--------------------|-----------------|--------------------|
| | М ± m | C _v , % | М ± m | C _v , % |
| Масса глазного яблока, г | 0,188 ± 0,019 | 20,6 | 0,055 ± 0,003 | 10,6 |
| Объем глазного яблока, мл | 0,243 ± 0,027 | 22,3 | 0,178 ± 0,002 | 2,85 |
| Объем хрусталика, мл | 0,185 ± 0,038 | 40,5 | 0,009 ± 0,0003 | 7,72 |
| Диаметр хрусталика, мм | 4,300 ± 0,319 | 14,8 | 3,300 ± 0,071 | 4,79 |
| Диаметр глазного яблока, мм | 16,000 ± 1,080 | 13,5 | 9,750 ± 0,371 | 8,5 |
| Масса тела, г | 25,785 ± 2,564 | 19,9 | 13,240 ± 1,284 | 21,7 |

Так, глазное яблоко лягушек по своей массе, диаметру и объему достоверно больше глаза прыткой ящерицы в 3,42 ($t_d = 6,8$), 1,64 ($t_d = 5,5$) и 1,37 ($t_d = 2,4$) раза соответственно.

Размеры глазного хрусталика лягушек достоверно больше, чем у ящериц: диаметр — в 1,3 раза ($t_d = 3,1$) и объем — в 20,6 раза ($t_d = 4,6$).

Таблица 2

Морфофизиологические индексы глаза озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) и прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*)

| Индексы | Озерная лягушка | Прыткая ящерица |
|--|-----------------|-----------------|
| Масса глазного яблока/масса тела | 0,007 | 0,004 |
| Объем хрусталика/объем глазного яблока | 0,761 | 0,051 |
| Диаметр хрусталика/диаметр глазного яблока | 0,269 | 0,338 |

Анализ относительных значений (индексов) данных параметров показал аналогичную тенденцию для массы глазного яблока и объема хрусталика: у лягушек в сравнении с ящерицами они больше соответственно в 1,75 и 14,9 раза (рис. 3).

Однако относительный диаметр хрусталика прыткой ящерицы больше, чем у лягушек, в 1,26 раза, что свидетельствует о его приоритетном значении в процессе зрительного восприятия рептилий, обладающих более острым зрением (рис. 3).

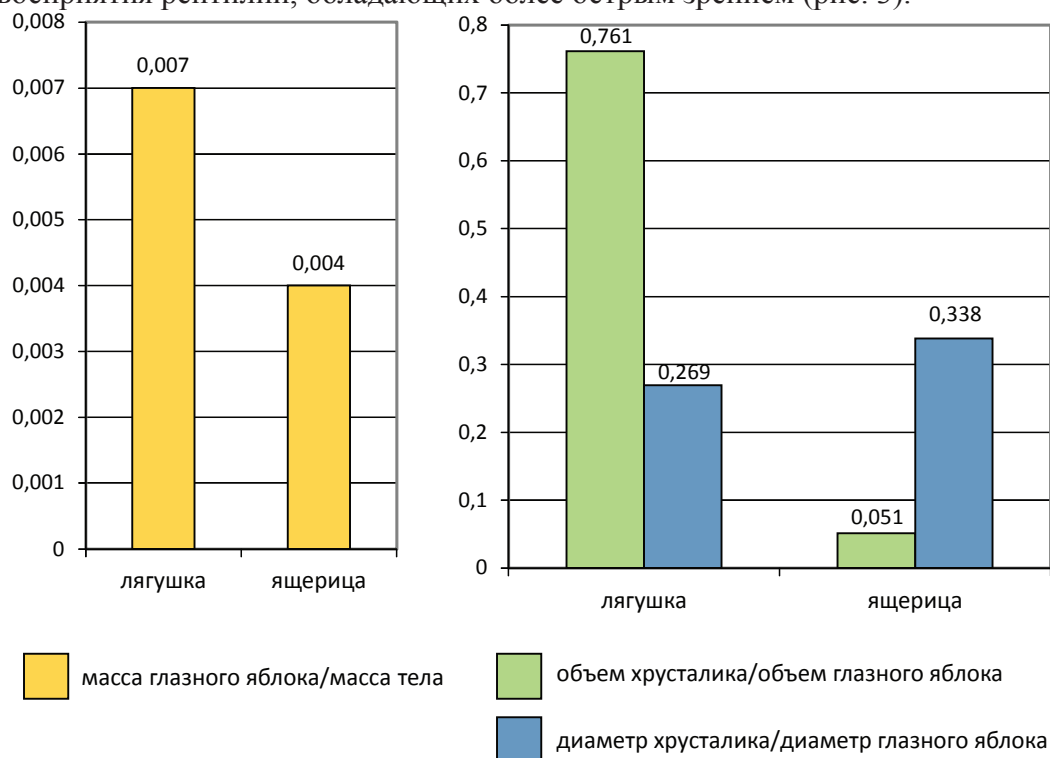


Рис. 3. Морфофизиологические индексы органа зрения озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) и прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*)

Анализ коэффициента вариации, свидетельствующего о степени (силе) отклонения показателя от его среднего значения, выявил морфологическую особенность у лягушек: наиболее консервативными (с минимальным отклонением) являются параметры диаметра глазного яблока и диаметра хрусталика ($C_v = 13,5; 14,8$), а у ящериц — объема и диаметра глазного яблока ($C_v = 2,85; 8,5$), объема и диаметра ($C_v = 7,72; 4,79$) хрусталика (рис. 4).

В целом у пресмыкающихся в сравнении с земноводными глаз, как более сформированный в процессе филогенеза и характеризующийся стабильностью структур орган, устойчив к воздействиям различных факторов.

Анализ корреляционных матриц, определяющих степень взаимозависимости показателей, выявил, что у земноводных коэффициент корреляции варьирует в интервале от 0,514 до 0,998, а у пресмыкающихся — в интервале от 0,248 до 0,994 (табл. 3, 4).

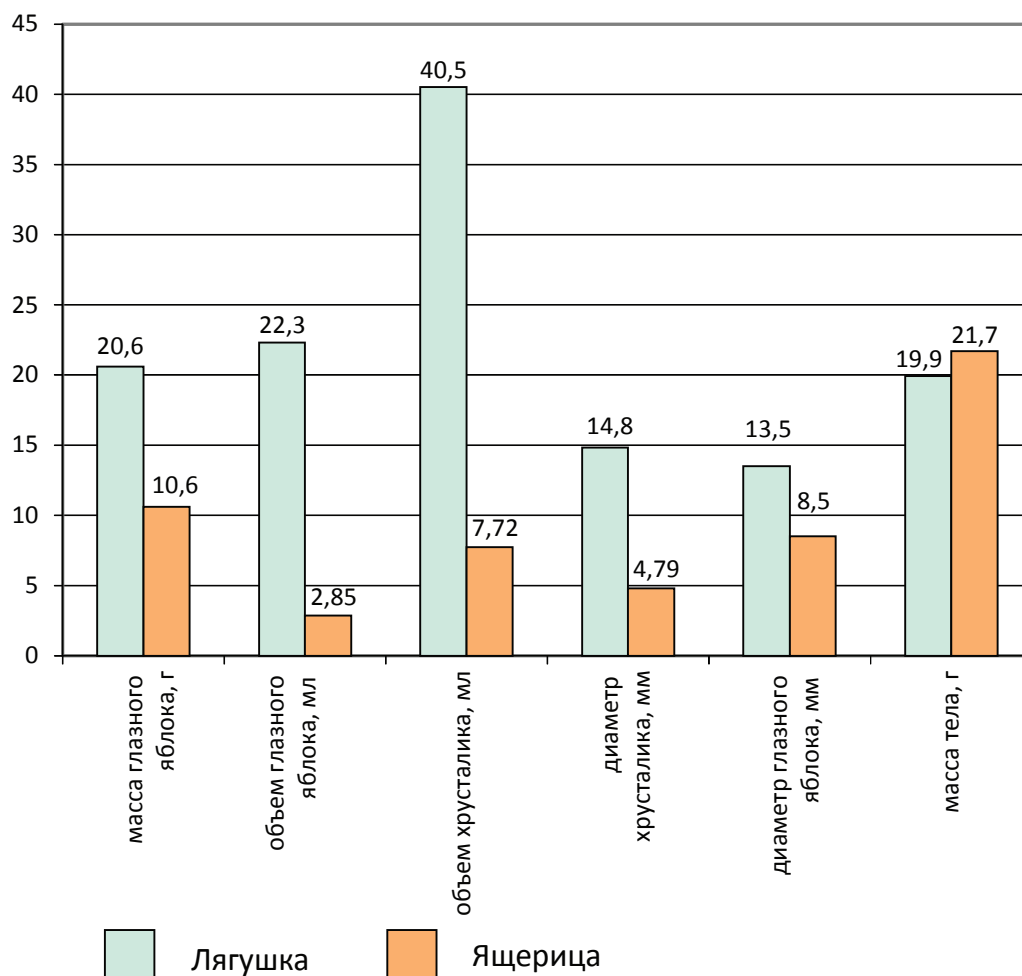


Рис. 4. Показатели коэффициента вариации (%) основных параметров глаза озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) и прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*)

Таблица 3

Корреляционная матрица морфометрических показателей озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*)

| Показатель | МГЯ | ОГЯ | ОХ | ДХ | ДГЯ | МТ |
|----------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| МГЯ | | 0,920* | 0,822 | 0,907* | 0,879* | 0,915* |
| ОГЯ | 0,920* | | 0,534 | 0,990* | 0,965* | 0,997* |
| ОХ | 0,822 | 0,534 | | 0,529 | 0,514 | 0,533 |
| ДХ | 0,907* | 0,990* | 0,529 | | 0,992* | 0,998* |
| ДГЯ | 0,879 | 0,965* | 0,514 | 0,992* | | 0,982* |
| МТ | 0,915* | 0,997* | 0,533 | 0,998* | 0,982* | |
| Уровень взаимозависимостей | 4,443 | 4,406 | 2,933 | 4,416 | 4,332 | 4,426 |
| | 6 | 3 | 1 | 4 | 2 | 5 |

Примечание: МГЯ — масса глазного яблока, г; ОГЯ — объем глазного яблока, мл; ОХ — объем хрусталика, мл; ДХ — диаметр хрусталика, мм; ДГЯ — диаметр глазного яблока, мм; МТ — масса тела, г.

Среднее значение взаимозависимостей показателей у амфибий составило 4,16, а у рептилий 3,68, что в 1,14 раза меньше. Это свидетельствует о снижении общей напряженности органа зрения рептилий в процессе его функционирования как единой целостной системы.

Наименее зависимым параметром в процессе формирования органа зрения у земноводных является объем хрусталика, а у пресмыкающихся — масса глазного яблока.

Таблица 4

Корреляционная матрица морфометрических показателей прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*)

| Показатели | МГЯ | ОГЯ | ОХ | ДХ | ДГЯ | МТ |
|----------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| МГЯ | | 0,950* | 0,936* | 0,979* | 0,921* | 0,271 |
| ОГЯ | 0,950* | | 0,986* | 0,965* | 0,994* | 0,248 |
| ОХ | 0,936* | 0,986* | | 0,978* | 0,987* | 0,254 |
| ДХ | 0,979* | 0,965* | 0,978* | | 0,953* | 0,314 |
| ДГЯ | 0,921* | 0,994* | 0,987* | 0,953* | | 0,301 |
| МТ | 0,271 | 0,248 | 0,254 | 0,314 | 0,301 | |
| Уровень взаимозависимостей | 4,056 | 4,143 | 4,141 | 4,190 | 4,157 | 1,388 |
| | 2 | 4 | 3 | 6 | 5 | 1 |

Примечание: МГЯ — масса глазного яблока, г; ОГЯ — объем глазного яблока, мл; ОХ — объем хрусталика, мл; ДХ — диаметр хрусталика, мм; ДГЯ — диаметр глазного яблока, мм; МТ — масса тела, г.

Определяет направление морфогенетических преобразований у лягушек масса глазного яблока, а у прыткой ящерицы — диаметр хрусталика, что также подтверждает значимость структуры для данной группы животных (рис. 5, 6).

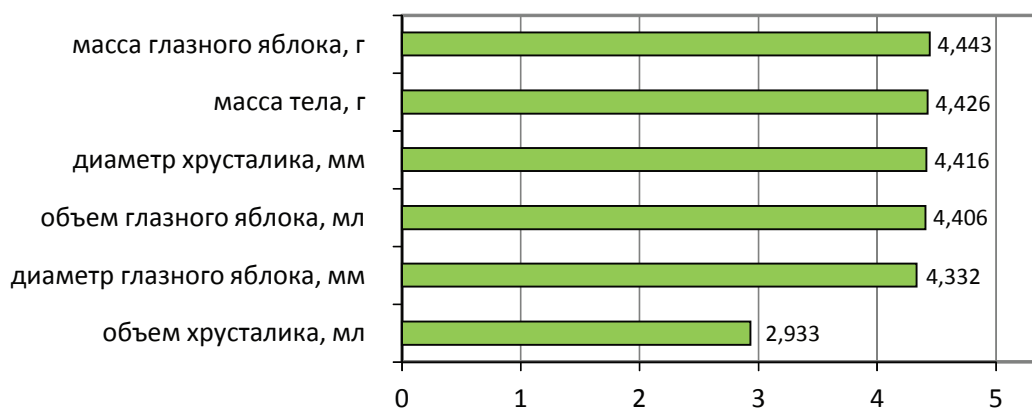


Рис. 5. Взаимозависимость показателей озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*)

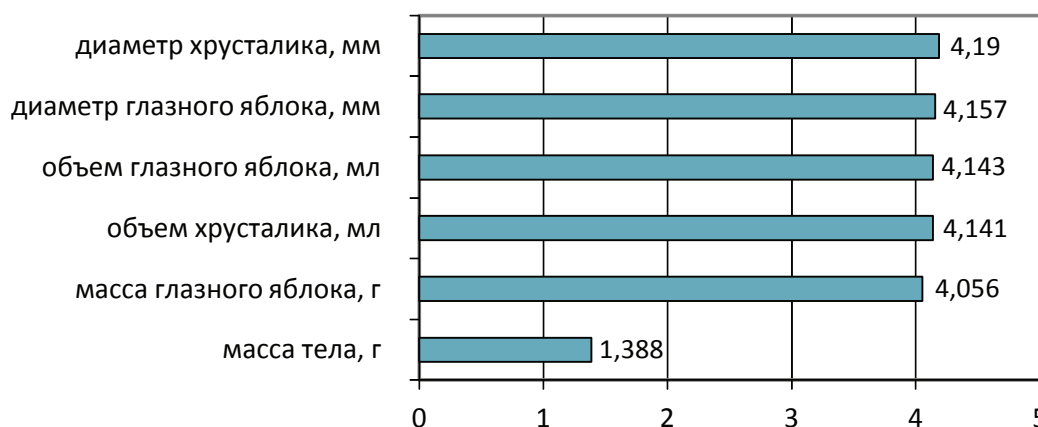


Рис. 6. Взаимозависимость показателей прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*)

Таким образом, в филогенетическом аспекте орган зрения пресмыкающихся имеет более развитое строение, чем у земноводных. В целом орган зрения рептилий структурно более стабилен и, следовательно, в меньшей степени подвержен воздействию внешних и внутренних факторов.

Выводы

1. Глазное яблоко земноводных и пресмыкающихся — шарообразный орган, несущественно сплюснутой спереди назад формы.
2. Глазное яблоко земноводных обладает наибольшей абсолютной массой и объемом в сравнении с пресмыкающимися. Эта тенденция сохраняется и для относительных показателей, за исключением диаметра хрусталика.
3. Относительное значение диаметра хрусталика глаза пресмыкающихся больше, чем у земноводных, что характеризует его приоритетное значение для данной группы животных.
4. Среднее значение коэффициента вариации показателей органа зрения как целостной функциональной структуры составило у земноводных 22,3%, а у пресмыкающихся — 6,9%, что свидетельствует о его стабильности и сохранении структурной организации при воздействии внешних и внутренних факторов на организм рептилий.
5. Строение глаза пресмыкающихся отличается от такового у земноводных и приближается к строению глаз следующей эволюционной группы животных — птиц.

Список использованной литературы

1. Аверьянова О. С. Зооофтальмология. Глаза земноводных [Электронный ресурс] // Мир офтальмологии. Электронный научный журнал. 2012. № 2(22). URL: <http://www.miroft.org.ua/>
2. Боровягин В. П. Зрение высших позвоночных животных. М. : Изд-во МГУ, 1972. 86 с.
3. Голобокова Е. Ю., Колесников А. В., Говардовский В. И. Медленные стадии фотоллиза зеленых палочек лягушки *Rana temporaria* // Сенсорные системы. 2003. Т. 17. С. 134—143.
4. Давыдова Т. В. Ультраструктурная организация сетчатки черепах. М. : Наука, 1991. 159 с.
5. Зеленецкий Н. В. Международная ветеринарная анатомическая номенклатура на латинском и русском языках = Nomina Anatomica Veterinaria. Пятая редакция : справочник. СПб. : Лань, 2013. 400 с.
6. Измайлов Ч. А., Зимачев М. М. Детекция бимодальных стимулов в сетчатке лягушки // Журнал высшей нервной деятельности. 2007. № 57(1). С. 105—120.
7. Измайлов Ч. А., Зимачев М. М., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Двухканальная модель ахроматического зрения лягушки // Сенсорные системы. 2006. Т. 20, № 1. С. 21—31.
8. Калинина А. В. Глиальные клетки сетчатки лягушки *Rana ridibunda* Pall. // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1983. Т. 84, № 4. С. 33—38.
9. Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
10. Мантейфель Ю. Б. Зрительная система и поведение бесхвостых амфибий. М. : Наука, 1977. 264 с.
11. Меркурьева Е. К. Биометрия в селекционной генетике сельскохозяйственных животных. М. : Колос, 1970. 424 с.
12. Миташов В. И., Арсанто Д. П., Тойвени И. Экспрессия глиальных, нейроспецифичных и внеклеточных антигенов при регенерации сетчатки у взрослых тритонов // Известия РАН. Сер. биол. 2000. № 3. С. 282—289.
13. Садовский Н. В. Константные методы математической обработки количественных показателей // Ветеринария. 1975. № 11. С. 45—46.
14. Соковцева А. В., Омельченко В. П. Использование метода математического моделирования в морфологических исследованиях // Функц. морф. сердечно-сосудистой системы. Ростов-на-Дону, 1988. С. 92—93.
15. Удовин Г. М. Международная ветеринарная анатомическая номенклатура на латинском и русском языках. М. : МВА, 1980. С. 214—215.
16. Шибкова С. А. О ганглиозных клетках сетчатки лягушки // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1970. Т. 59, № 11. С. 72—77.
17. Шляпникова А. А. Морфологические особенности органа зрения у сельскохозяйственных птиц // Вклад молодых ученых в аграрную науку : сб. науч. тр. Самара : РИЦ СГСХА, 2013. С. 91—95.
18. Шляпникова А. А. Морфологические особенности сетчатки глаза у птиц // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. Казань, 2012. Т. 212. С. 213—216.
19. Шляпникова А. А. Морфометрические показатели структур глазного яблока сельскохозяйственных птиц // Аграрная наука — инновационному развитию АПК в современных условиях : материалы Всерос. науч.-практ. конф. Ижевск : ФГБОУ ВПО «Ижевская ГСХА», 2013. Т. 3. С. 98—102.

20. Nomina Anatomica Veterinaria. New York, 1994.
 21. Rochon-Duvigneaud A. Les yeux et la vision des vertébrés. Paris : Masson et cie, 1943. 719 p.
 22. Polyak S. L. Structure of the vertebrate retina // The vertebrate visual system / H. Klüver (Ed.). Chicago : University of Chicago Press, 1957. P. 207—287.

Поступила в редакцию 24.04.2014 г.

Паршина Татьяна Юрьевна, доктор биологических наук, доцент
 Оренбургский государственный педагогический университет
 460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Советская, 19
 E-mail: tat2690@yandex.ru

Абрамова Людмила Леонидовна, доктор биологических наук, профессор
 Оренбургский государственный аграрный университет
 460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
 E-mail: ludmila57april@mail.ru

Иванов Николай Сергеевич, кандидат биологических наук, доцент
 Оренбургский государственный аграрный университет
 460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
 E-mail: Lidialv@yandex.ru

Кубекова Гульнара Урвзгалиевна, студент
 Оренбургский государственный педагогический университет
 460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Советская, 19
 e-mail: gulnara.kubekova@yandex.ru

UDC 591.484.6:[597.6 + 598.1]

T. Y. Parshina
L. L. Abramova
N. S. Ivanov
G. U. Kubekova

Morphophysiological eye characteristics of amphibians and reptiles as of successive evolution branch

The paper draws the study results on morphometric peculiarities of the eyeball of amphibians (on the example of the lake frog) and reptiles (on the example of the sand lizard), animals, which are the successive stages of evolution and are of phylogenic interest. In general, eyes of reptiles, compared to amphibians, are more formed in the process of phylogeny and characterized by the structural stability, as well as resistant to the effects of various factors. As biological indicators (tests) one can use morphometric characteristics of the amphibian eyeball structure, as they are functionally more dynamic and, therefore, subject to changes under external and internal factors.

Key words: analyzers, eyeball (*bulbus oculi*), lens, morphometry, adaptation, phylogeny.

Parshina Tatiana Yuryevna, Doctor of Biological Sciences, Associated Professor
 Orenburg State Pedagogical University
 460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Sovetskaya, 19
 E-mail: tat2690@yandex.ru

Abramova Lyudmila Leonidovna, Doctor of Biological Sciences, Professor
 Orenburg State Agrarian University

Электронный научный журнал (Online). ISSN 2303-9922. <http://www.vestospu.ru>

460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: ludmila57april@mail.ru

Ivanov Nikolai Sergeevich, Candidate of Biological Science, Associated Professor
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: Lidialv@yandex.ru

Kubekova Gulnara Urvzgalievna, Student
Orenburg State Pedagogical University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Sovetskaya, 19
E-mail: gulnara.kubekova@yandex.ru