

Обучающаяся модель управления хемотаксисом нематоды *C. Elegans* *

Демин А. В.

Институт систем информатики СО РАН, alexandremin@yandex.ru

Аннотация. Нематода *C. Elegans* – единственный на сегодняшний день организм, для которого известна структура всей нервной системы и в первом приближении получен коннектом. Однако понять, как работает даже такая относительно простая нервная система, до сих пор не удалось. В данной работе предлагается обучающаяся система управления, моделирующая работу нейронного контура управления хемотаксисом нематоды *C. Elegans*. Для создания обучаемых нейронных контуров предложена модель обучаемых логических нейронов. При помощи 3D-симулятора нематоды была проведена серия успешных экспериментов по обучению предложенной модели. Системе управления удается стабильно обнаруживать оптимальную стратегию хемотаксиса в среднем за 1000 тактов. При этом наблюдается значительное визуальное сходство поведения модели с поведением реальной нематоды. Результаты экспериментов показали, что двигательная функция и связанные с ней механизмы ориентации нематоды могут быть получены путем обучения только на опыте взаимодействия с окружающей средой. С практической точки зрения, результаты показывают, что предложенная модель может быть с успехом использована для управления сложными объектами.

1. Введение

Моделирование поведения животных является одним из возможных путей, позволяющих приблизиться к пониманию сущностей биологических процессов, управляющих поведением живых организмов, а также является хорошим методом, позволяющим экспериментально проверить наши представления и гипотезы о механизмах работы биологических управляющих систем. На сегодняшний день нематода *C. Elegans* является наиболее удобным объектом для изучения и моделирования различных аспектов работы нервной системы по причине того, что она является наиболее изученным многоклеточным организмом и единственным, для которого известен почти весь коннектом – совокупность нейронов, межнейронных и нейромышечных связей, клеток-сенсоров и других компонентов нервной системы [1].

Нервная система *C. Elegans* относительно проста: 302 нейрона, около семи тысяч межнейронных соединений (~5000 тысяч соединений между собой и ~2000 – между нейронами и мышцами), 95 мышечных клеток, несколько десятков сенсорных клеток разного типа и примерно 86 соединений между нейронами и сенсорными клетками. Однако, несмотря на это, нематода обладает широким спектром поведенческих реакций. Кроме этого, нематода способна обучаться: приближаться или, наоборот, избегать источников вкуса, запаха или изменений температуры, которые на основе прежнего опыта позволяют прогнозировать наличие или отсутствие еды. А также проявляет ассоциативные формы

* Работа выполнена при финансовой поддержке интеграционного проекта СО РАН №136, интеграционного проекта РАН №15/10 и гранта РФФИ №11-07-0388-а.

Модель управления хемотаксисом нематоды

обучения, такие, как выработка классического и дифференцированного условного рефлекса, и обладает способностями к краткосрочной и долгосрочной памяти.

В данной работе в качестве объекта для исследования и моделирования были выбраны нейронные контуры управления локомоцией и хемотаксисом, ответственные за движение и поисковое поведение нематоды. Изучение механизмов работы данных контуров вызывает интерес исследователей, поскольку, с одной стороны, позволяет ответить на вопрос, каким образом нервная система трансформирует сенсорный вход в моторный выход при целенаправленном поведении, а с другой стороны, открывает перспективы использования полученных знаний в инженерных проектах.

Известно, что данные контуры достаточно независимы друг от друга, что подтверждается тем фактом, что после повреждения нейронов, ответственных за хемотаксис, локомоторная функция нематоды сохраняется [2]. Указанная особенность позволяет изучать механизмы работы этих контуров по отдельности, что является чрезвычайно удобным для исследования и моделирования.

В настоящее время существует несколько теорий, объясняющих работу нейронных контуров управления локомоцией [3-5] и хемотаксисом [6-7] нематоды. В том числе предложено несколько компьютерных моделей, имитирующих движение нематоды, работу двигательного нейронного контура [4-5] и управление хемотаксисом [8-11]. Однако существующие работы в большей степени сфокусированы на подборе параметров предлагаемых моделей с целью получения наиболее реалистичного поведения, в то время как возможность обучения и адаптации нейронного контура даже не рассматривается. Отличие нашего подхода состоит в том, что мы предлагаем обучающуюся модель управления локомоцией и хемотаксисом, способную обучиться на своем опыте взаимодействия с окружающей средой.

В предыдущей работе [12] нами была предложена и обучена модель нейронного контура управления локомоцией для 3-D симулятора нематоды. В данной работе мы попытались расширить предыдущую модель, добавив к ней нейронный контур управления хемотаксисом, чтобы, в итоге, получить комплексную обучающуюся модель поискового поведения нематоды.

2. Хемотаксис нематоды *C. Elegans*

Нематода *C. Elegans* использует хемотаксис – направленное движение под воздействием химического раздражителя, для нахождения скоплений бактерий, являющихся для нее источником пищи. Во время своего движения нематода располагается на боку, а передвижение достигается за счет попеременного сокращения спинных и брюшных мышц, работающих в противофазе. Большую часть времени нематода двигается вперед или назад, совершая длительные «пробежки», которые, время от времени, прерываются «пируэтными» – резкими разворотами, кардинально меняющими направление движения.

Для реализации хемотаксиса нематода имеет две пары хеморецепторов, расположенных в окончании головы (амфиды) и хвоста (фазмиды). Исследования при помощи мутаций, блокирующих чувствительный орган на хвосте показали, что его наличие не является обязательным для хемотаксиса [13]. Это по-

звolyет сделать вывод о том, что для успешного хемотаксиса нематоде достаточно лишь одного переднего органа. Возможность того, что нематода ориентируется, сравнивая показания между левыми и правыми амфидами, также отвергается, поскольку они расположены слишком близко друг к другу, чтобы зафиксировать между ними какую-либо значимую разность в концентрации [14]. Более того, в нормальной ситуации нематода движется лежа на боку, в результате чего пара сенсоров располагается ортогонально градиенту химической концентрации [14]. Учитывая данные факты, можно считать, что амфиды функционируют как один орган, и нематода осуществляет хемотаксис, оценивая концентрацию в одной точке пространства. Таким образом, нематода не может напрямую получать информацию о направлении химического градиента от своих органов чувств, вместо этого она вынуждена оценивать изменение концентрации в процессе своего движения.

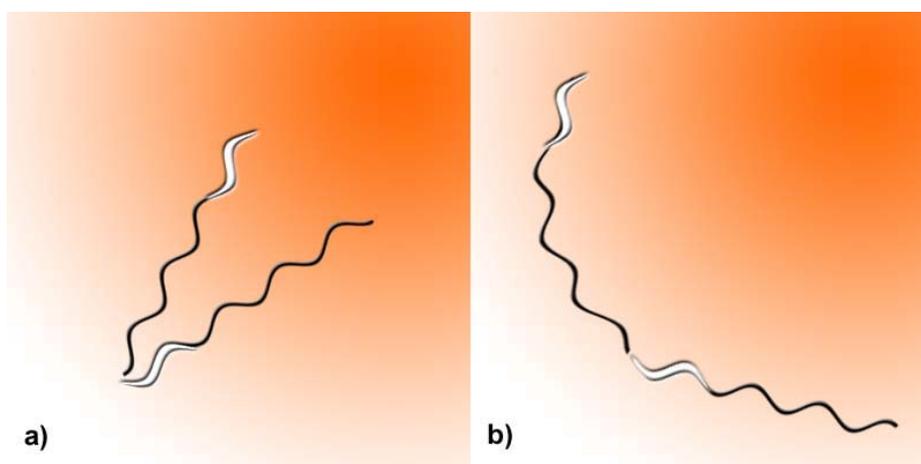


Рис. 1. Схематическое представление стратегий хемотаксиса: а) стратегия пируэтов, б) стратегия флюгера. Градиентная заливка фона отображает химическую концентрацию.

В настоящее время известно, что нематода *C. Elegans* в процессе хемотаксиса параллельно использует две стратегии, которые получили название «стратегии пируэтов» и «стратегии флюгера» (рис. 1). Стратегия пируэтов впервые была представлена в работе [6] более десяти лет назад, и долгое время считалось, что это единственная стратегия хемотаксиса нематоды *C. Elegans*. Суть данной стратегии заключается в том, что нематода совершает длительные пробежки в выбранном направлении, которые прерываются пируэтами – резкими разворотами, меняющими направление движения (рис. 1 а). При этом вероятность возникновения пируэта увеличивается, когда концентрация раздражителя во время движения нематоды уменьшается ($dC/dt < 0$). В результате, пробежки в сторону увеличения концентрации оказываются более продолжительными, чем пробежки в других направлениях, что, в конечном счете, приводит к тому, что нематода всегда достигает пика концентрации. Подобный механизм также известен у одноклеточных организмов, к примеру, у бактерий *E.Coli* [15]. Одна-

Модель управления хемотаксисом нематоды

ко при компьютерном моделировании выяснилось, что модельные черви, использующие только данную стратегию, осуществляют хемотаксис менее эффективно, чем реальные черви [7], что указывает на то, что живые нематоды используют более сложные механизмы ориентации.

В дальнейших исследованиях было обнаружено, что параллельно со стратегией пируэтов нематоды также используют другую стратегию, которая была названа «стратегией флюгера» [7]. Суть этой стратегии заключается в том, что во время пробежек нематода под воздействием производной концентрации по направлению, перпендикулярному направлению движения, осуществляет плавный поворот в сторону увеличения концентрации (рис. 1 б). Данная стратегия получила название «стратегии флюгера», поскольку поворот нематоды под воздействием градиента напоминает поворот флюгера под воздействием ветра. Основные отличия двух стратегий хемотаксиса заключаются в том, что, во-первых, механизм пируэтов запускается в ответ на изменение концентрации вдоль направления движения нематоды, в то время как механизм «флюгера» запускается в ответ на изменение концентрации перпендикулярно направлению движения. А во-вторых, изменение направления движения в механизме пируэтов осуществляется отдельным движением – пируэтом, тогда как в механизме «флюгера» корректировка направления происходит непрерывно в процессе движения. В настоящее время остается неизвестным, каким образом нематода оценивает производную концентрации по направлению, перпендикулярному своему движению. Вероятнее всего, нематода «вычисляет» производную во время колебательных движений головы вправо и влево, и, комбинируя эти показания, формирует дополнительное воздействие на контур управления локомоцией, в результате чего осуществляется поворот в нужную сторону. Что же касается самой механики поворота, то, поскольку нематода передвигается, пропуская вдоль тела волну, источником которой являются колебательные движения головы, наиболее вероятной причиной плавного изменения курса является смещение колебаний головы в сторону поворота.

В настоящее время при помощи исследований, связанных с повреждением отдельных нейронов и генными мутациями, удалось выявить нейроны, отвечающие за управление хемотаксисом у нематоды. Однако данные исследования не позволяют установить функции отдельных нейронов и межнейронных связей, определить силу связи, тип – возбуждающая или тормозящая и т.д. Таким образом, несмотря на то, что поведение нематоды при хемотаксисе хорошо изучено, а также известны все нейроны, задействованные в управлении, разобраться с механизмами работы управляющего нейронного контура пока так и не удалось.

3. Логический нейрон

Для создания обучаемых нейронных контуров управления в работе предлагается модель обучаемых логических нейронов (рис. 2).

Логические нейроны функционируют в дискретном времени $t = 0, 1, 2, \dots$. В каждый момент времени t на входы нейрона подается входящая информация, описываемая набором входных предикатов $\{X_1, \dots, X_n\}$. Ре-

зультатом работы нейрона является выходной сигнал, описываемый предикатом Y из набора выходных предикатов $\{Y_1, \dots, Y_k\}$. Множество входных и выходных предикатов для нейронов может быть задано, к примеру, путем квантования диапазона возможных значений соответствующих входов и выходов нейрона.

Работа нейронов определяется множеством логических закономерностей с оценками, имеющих следующий вид:

$$X_1, \dots, X_n, Y \rightarrow r, \quad (1)$$

где X_1, \dots, X_n – множество предикатов, описывающих входящие сигналы нейрона, Y – предикат, описывающий выходящий сигнал нейрона, r – награда, максимизация которой является постоянной задачей нейрона. Данные закономерности предсказывают, что если на вход нейрона будут поданы сигналы, описываемые предикатами X_1, \dots, X_n , и нейрон подаст на свой выход сигнал, описываемый предикатом Y , то математическое ожидание награды будет равно некоторой величине r .

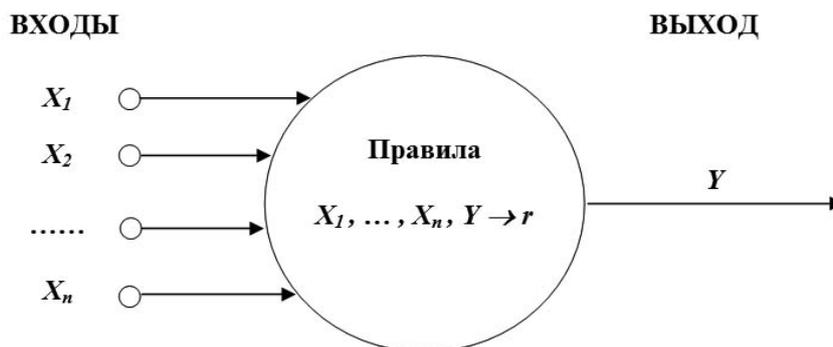


Рис. 2. Схема логического нейрона

Функционирование нейрона происходит следующим образом (рис. 3). Предположим, что в некоторый момент времени на вход нейрона поступает набор входящих сигналов. В процессе афферентного синтеза из памяти нейрона извлекаются все закономерности вида (1), у которых предикаты X_1, \dots, X_n из условия правила выполняются на текущем наборе входящих сигналов. Далее, в процессе принятия решения, среди всех извлеченных из памяти закономерностей выбирается одна закономерность R_{best} , прогнозирующая максимальное значение математического ожидания награды r . Затем на выходе нейрона генерируется выходной сигнал Y , указанный в условии закономерности R_{best} .

В начальной стадии функционирования нейрона, когда множество закономерностей, описывающих работу нейрона еще пусто, либо когда нет пра-

Модель управления хемотаксисом нематоды

вил, применимых к текущему набору входящих сигналов, выход нейрона определяется случайным образом.

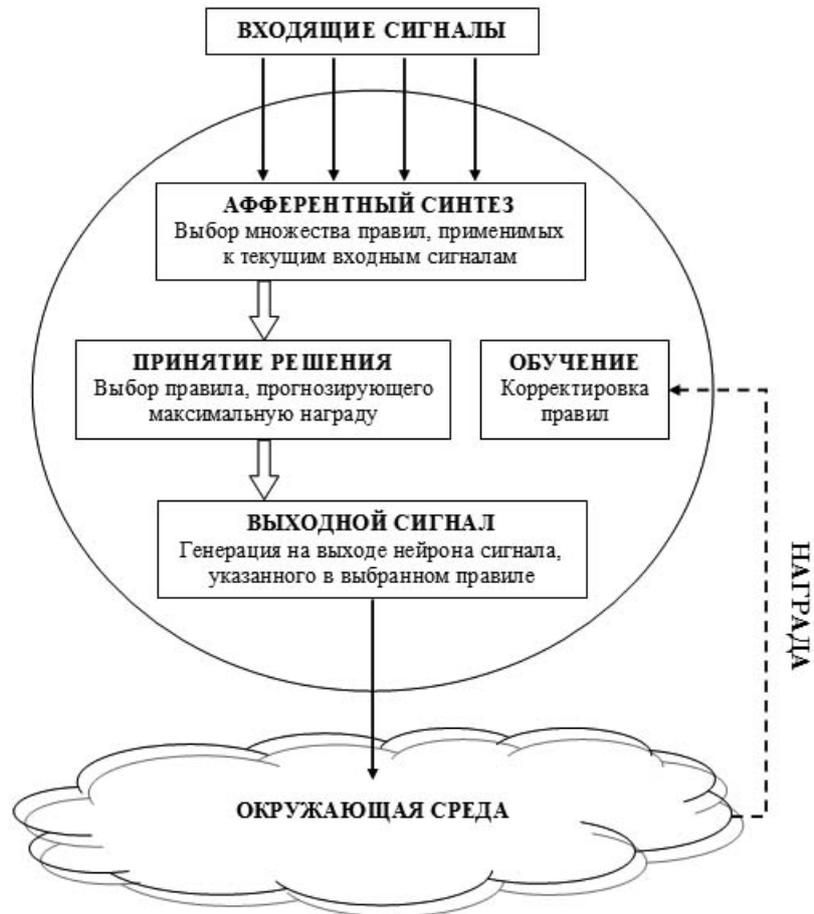


Рис. 3. Схема функционирования логического нейрона

После того, как обработают все нейроны контура, от внешней среды поступает награда. Функция награды задается в зависимости от конечной цели и служит оценкой качества управления. К примеру, в задаче обучения локомоции 3-D модели нематоды, описанной в предыдущей работе [12], награда для нейронного контура управления локомоцией определялась как величина скорости, которую разовьет нематода за промежуток времени между двумя тактами работы контура.

После поступления награды от среды осуществляется обучение нейрона, в процессе которого корректируются правила его работы. На этом заканчивается один такт работы нейрона.

4. Обучение логического нейрона

Обучение нейрона заключается в нахождении множества закономерностей вида (1), определяющих его работу. Для нахождения закономерностей используется алгоритм, основанный на идеях семантического вероятностного вывода, описанный в работах [16-17]. При помощи данного алгоритма анализируется множество данных, хранящих статистику работы нейрона (вход-выход нейрона и полученная награда) и извлекаются все статистически значимые закономерности вида (1).

Рассмотрим алгоритм поиска закономерностей подробнее. Для этого сначала введем ряд формальных определений.

Определение 1. *Подправилом* правила

$$R_1 = X_1, \dots, X_n, Y \rightarrow r$$

будем называть любое правило

$$R_2 = X_1^2, \dots, X_{n_2}^2, Y \rightarrow r,$$

для которого выполнено следующее условие:

$$\{X_1^2, \dots, X_{n_2}^2\} \subset \{X_1, \dots, X_n\}, \quad 0 \leq n_2 < n.$$

Определение 2. *Закономерностью* будем называть правило вида (1), удовлетворяющее следующим условиям:

1. Математическое ожидание награды r для правила определено.
2. Математическое ожидание награды r правила строго больше математических ожиданий награды для каждого из его подправил.

Определение 3. *Правило*

$$R_2 = X_1, \dots, X_n, X_{n+1}, Y \rightarrow r$$

будем называть *уточнением* правила

$$R_1 = X_1, \dots, X_n, Y \rightarrow r,$$

если оно получено добавлением в посылку правила R_1 еще одного входного предиката $X_{n+1} \notin \{X_1, \dots, X_n\}$, $n \geq 0$.

Суть алгоритма обнаружения закономерностей заключается в последовательном уточнении правил с проверкой выполнимости условий для принадлежности к закономерностям из определения 2. По существу реализуется направленный перебор правил, позволяющий существенно сократить пространство поиска. Сокращение перебора достигается за счет использования эвристики, которая заключается в том, что, начиная с момента, когда длина посылки правил достигает некоторой заданной величины, называемой глубиной базового перебора, начинается последовательное уточнение только тех правил, которые являются закономерностями.

Модель управления хемотаксисом нематоды

Перейдем к описанию алгоритма, реализующего поиск множества закономерностей для нейрона. Обозначим через $Spec(RUL)$ – множество всех возможных уточнений всех правил из RUL , где RUL – произвольное множество правил вида (1). Входным параметром алгоритма также является глубина базового перебора d , где $d \geq 1$ – натуральное число.

1. На первом шаге генерируем множество RUL_1 всех правил единичной длины, имеющих следующий вид:

$$Y \rightarrow r, Y \in \{Y_1, \dots, Y_k\}.$$

Все правила RUL_1 проходят проверку на выполнение условий принадлежности к закономерностям. Правила, прошедшие проверку, будут являться закономерностями. Обозначим через REG_1 множество всех закономерностей, обнаруженных на первом шаге.

2. На шаге $k \leq d$ генерируется множество $RUL_k = Spec(RUL_{k-1})$ всех уточнений правил, сгенерированных на предыдущем шаге. Все правила из RUL_k проходят проверку на выполнение условий принадлежности к закономерностям. Обозначим через REG_k полученное множество вероятностных закономерностей.

3. На шаге $l > d$ генерируется множество $RUL_l = Spec(REG_{l-1})$ уточнений всех закономерностей, обнаруженных на предыдущем шаге. Все правила из RUL_l проходят проверку на выполнение условий принадлежности к закономерностям. Обозначим REG_l – множество всех закономерностей, обнаруженных на данном шаге.

4. Алгоритм останавливается, когда не обнаружено новых закономерностей $REG_l = \emptyset$.

5. Результирующее множество закономерностей является объединение всех множеств обнаруженных закономерностей REG_l .

Шаги алгоритма $k \leq d$ соответствуют базовому перебору, а шаги $k > d$ – дополнительному перебору.

Оценка математического ожидания награды для правил осуществляется по множеству данных, хранящих статистику работы нейрона (вход-выход нейрона и полученная награда), следующим образом: $r = \sum_{i \in I} r_i / |I|$, где I – множество событий, когда правило может быть применено (т.е. посылка правила выполнена на входе-выходе нейрона), r_i – награда нейрона для i -го события, $i \in I$.

5. Система управления хемотаксисом

В предыдущей работе [12] был предложен и успешно обучен нейронный контур управления локомоцией, состоящий из 12 логических нейронов

(рис. 4). Каждый нейрон N_i , $i = 1, \dots, 12$ этого контура контролировал 8 мышечных клеток – по две спаренные клетки из каждой группы мышц: DR_{2i-1} , DR_{2i} , DL_{2i-1} , DL_{2i} , VR_{2i-1} , VR_{2i} , VL_{2i-1} , VL_{2i} . Исключение составлял последний нейрон N_{12} , который контролировал только 7 мышечных клеток, поскольку группа VL , в отличие от остальных групп, содержит 23, а не 24 клетки.

Головной нейрон N_1 получал на вход информацию от рецептора растяжения в головном сегменте, который моделировался как угол сгиба между головным и последующим сегментом. Помимо этого на вход нейрона по обратным связям поступал сигнал от его собственного выхода с временной задержкой Δt . Остальные нейроны N_i , $i = 2, \dots, 12$ получали на свой вход только сигнал от выхода предыдущего нейрона N_{i-1} с временной задержкой Δt .

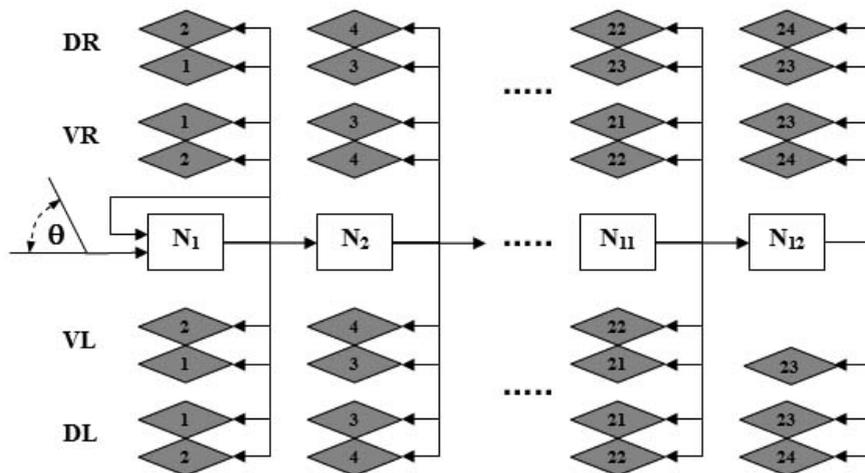


Рис. 4. Схема нейронного контура управления локомоцией

Для моделирования системы управления хемотаксисом мы добавили к описанному выше нейронному контуру управления локомоцией, который был предварительно обучен и зафиксирован, еще один нейронный контур, состоящий из одного нейрона N_θ (рис. 5). Выходы данного нейрона были связаны с группой мышц, управляемых головным нейроном N_1 , в результате чего он мог подавать на эти мышцы дополнительное возбуждающее воздействие. На свой вход нейрон получал информацию от хеморецептора в виде длительности поступления положительного или отрицательного знака изменения химической концентрации.

Модель управления хемотаксисом нематоды

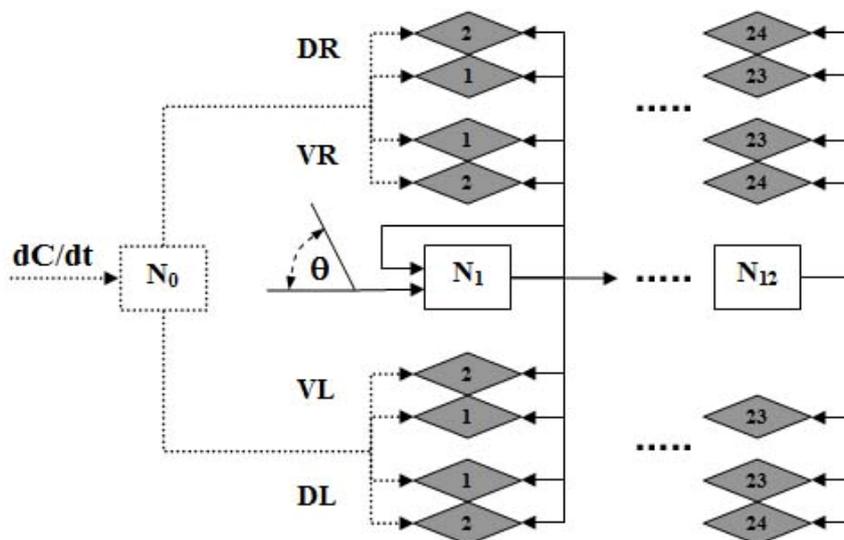


Рис. 5. Схема нейронного контура управления хемотаксисом

Для обучения нейрона N_0 в качестве награды была использована величина изменения химической концентрации за один такт работы нейронного контура. Функция концентрации в экспериментах была задана следующей формулой:

$$C(x, y) = e^{-a((x-x_0)^2 + (y-y_0)^2)},$$

где (x_0, y_0) – координата пика концентрации.

5. Результаты

Используя интерактивный 3D-симулятор нематоды [18-19], мы провели серию экспериментов по обучению хемотаксису. Для обеспечения непрерывности обучения каждый раз, когда нематода приближалась к пику концентрации на достаточно близкое расстояние, пик концентрации случайным образом смещался в новую точку. На рисунке 6 приведен снимок экрана симулятора при обучении хемотаксису, светлая полусфера в симуляторе обозначает пик концентрации.

Результаты экспериментов показали, что система управления успешно обнаруживает стратегию хемотаксиса, совпадающую со стратегией, используемой биологическим прототипом, включая «пробежки» и «пируэты», что позволяет сделать вывод о том, что данная стратегия в условиях поставленной задачи является оптимальной. Среднее время достижения системой оптимального поведения в экспериментах составило 1000 тактов работы нейронного контура.



Рис. 6. Вид симулятора при обучении хемотаксису

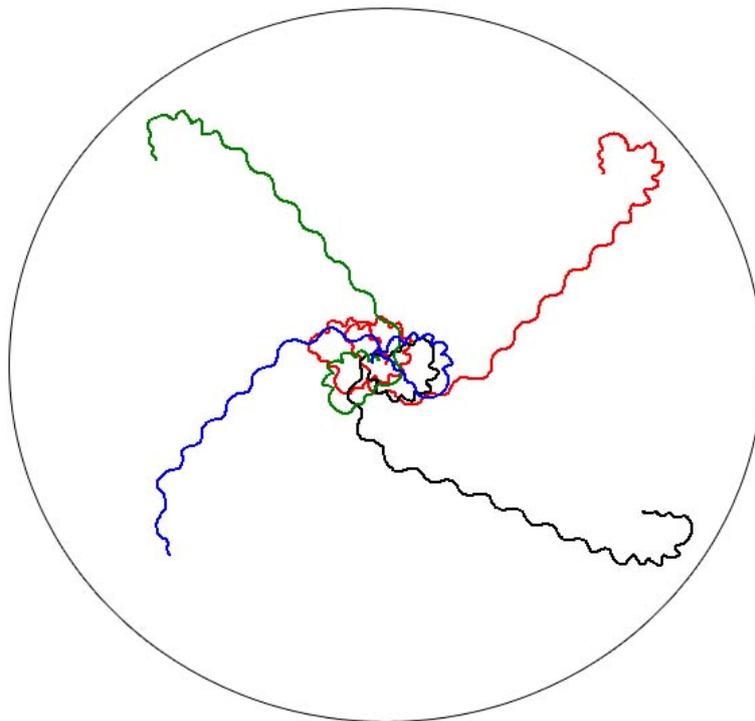


Рис. 7. Примеры траекторий движения нематоды, полученные в экспериментах. Пик концентрации расположен в центре окружности.

Модель управления хемотаксисом нематоды

На рисунке 7 приведено несколько примеров траекторий движения «виртуальных» нематод, полученных в экспериментах. Примечательно, что наблюдается визуальное сходство полученных траекторий с траекториями движения реальных червей.

6. Заключение

В данной работе мы предложили обучающуюся систему управления, моделирующую работу нейронного контура управления хемотаксисом нематоды *C. Elegans*. Проведенные эксперименты показали, что достаточно сложный механизм ориентации нематоды может быть получен путем обучения на опыте взаимодействия с окружающей средой. С практической точки зрения, результаты экспериментов показывают, что предложенная в данной работе модель системы управления является достаточно эффективной и может быть использована для управления сложными объектами, имеющими множество степеней свободы.

Литература

1. White J.G., Southgate E., Thomson J.N., Brenner S. The structure of the nervous system of the nematode *C. elegans* (the mind of a worm) // *Philos. Trans. R. Soc. London* 314B, 1986. – p. 1–340.
2. Dusenbery D.B. Chemotactic behavior of mutants of the nematode *C. elegans* that are defective in their attraction to NaCl // *J. Exp. Zool.* 198. – 1976. – p. 343–352.
3. Niebur E., Erdős P. Theory of the locomotion of nematodes // *Biophysical Journal*, 60. – 1991. – p. 1132–1146.
4. Bryden J.A., Cohen N. A simulation model of the locomotion controllers for the nematode *Caenorhabditis elegans* // *Proceedings of the eighth international conference on the simulation of adaptive behavior.* – MIT Press, 2004. – p. 183–192.
5. Mailler R., Avery J., Graves J., Willy N. A Biologically Accurate 3D Model of the Locomotion of *Caenorhabditis Elegans* // *BioSciencesWorld, The First International Conference on Biosciences.* – 2010. – pp.84–90.
6. Pierce-Shimomura J.T., Morse T.M., Lockery S.R. The fundamental role of pirouettes in *Caenorhabditis elegans* chemotaxis // *Journal of Computational Neuroscience*, 19(21), 1999. – p. 9557–9569.
7. Yuichi Iino, Kazushi Yoshida Parallel use of two behavioral mechanisms for chemotaxis in *Caenorhabditis elegans* // *Journal of Computational Neuroscience*, 29(17), 2009. – p. 5370–5380.
8. Ferree T.C., Lockery S.R. Computational rules for chemotaxis in the nematode *C. elegans* // *Journal of Computational Neuroscience*, 6(3), 1999. – p. 263–277.
9. Ferree T.C., Marcotte B.A., Lockery S.R. Neural network models of chemotaxis in the nematode *Caenorhabditis Elegans* // *NIPS*, 1996. – p. 55–61.
10. Lockery S.R., Nowlan S.J., Sejnowski T.J. Modeling Chemotaxis in the Nematode *C. elegans* // *Computation and Neural Systems*, 1993. – p. 249–253.
11. Dunn N.A., Conery J.S., Lockery S.R. Circuit Optimization Predicts Dynamic Network for Chemosensory Orientation in the Nematode *C. Elegans* // *NIPS 2003.* – http://books.nips.cc/papers/files/nips16/NIPS2003_NS05.pdf.
12. Демин А.В., Пальянов А.Ю. Обучающаяся система управления локомоцией для 3D-модели нематоды *C. Elegans* // *Нейроинформатика.* – 2012. – Т. 6. – № 1. – С. 42–49. <http://www.niisi.ru/iont/ni/Journal/V6/N1/DeminPalyanov.pdf>.

13. Ward S. Chemotaxis by the nematode *Caenorhabditis elegans*: Identification of attractants and analysis of the response by use of mutants // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 70. – 1973. – p. 817–821.
14. Ward S. Nematode chemotaxis and chemoreceptors // GL Hazelbauer, ed. *Taxis and Behavior*. Chapman and Hall, London, 1978. – p. 141–168.
15. Berg H.C., Brown D.A. Chemotaxis in *Escherichia coli* analysed by three-dimensional tracking // *Nature*, 1972. – V.239. – №5374. – p. 500-504.
16. Витяев Е.Е. Извлечение знаний из данных. Компьютерное познание. Модели когнитивных процессов. – Новосибирск: НГУ, 2006. – 293 с.
17. Демин А.В., Витяев Е.Е. Логическая модель адаптивной системы управления // *Нейроинформатика*. – 2008. – Т. 3. – № 1. – С. 79-107.
<http://www.niisi.ru/iont/ni/Journal/V3/N1/DeminVityaev.pdf>.
18. Пальянов А.Ю., Диберт А.А. Программная среда для изучения и моделирования нейромьшечной системы нематоды *C. Elegans* в физическом окружении // *Перспективы Систем Информатики, рабочий семинар «Наукоемкое программное обеспечение»*. – 2009. – С. 215-220.
19. Palyanov A., Khayrulin S., Larson S.D., Dibert A. Towards a virtual *C. elegans*: A framework for simulation and visualization of the neuromuscular system in a 3D physical environment // *Silico Biology*. – 2012. – 11 (3). – pp. 137-147.

Статья поступила 11 сентября 2013 г.