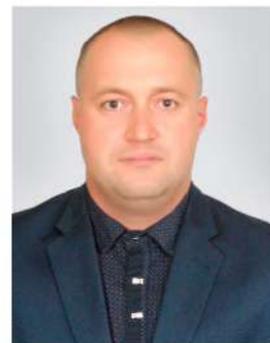


**С. П. Васильківський**

доктор с.-г. наук, професор, завідувач
кафедри генетики, селекції і насінництва
Білоцерківського національного
аграрного університету
vasilsp@gmail.com

УДК 633.16:631.527

**В. М. Гудзенко**

кандидат с.-г. наук, старший науковий співробітник,
заступник директора з наукової роботи,
завідувач лабораторії селекції ячменю
Миронівського інституту пшениці імені В. М. Ремесла НААН
barleys@mail.ru

ГЕНЕТИЧНІ ДЖЕРЕЛА ПІДВИЩЕНОГО ПРОДУКТИВНОГО ТА АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ДЛЯ СЕЛЕКЦІЇ ЯЧМЕНЮ ОЗИМОГО У ЦЕНТРАЛЬНОМУ ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Анотація. Наведено результати багаторічних (2012-2016 рр.) випробувань в Миронівському інституті пшениці імені В. М. Ремесла НААН 154 зразків генофонду ячменю озимого різного еколого-географічного походження, отриманих з Національного центру генетичних ресурсів рослин України та міжнародного центру ICARDA. Погодні умови за період досліджень відзначались значною мінливістю показників гідротермічного режиму, внаслідок чого у різні роки проявлялось поєднання низки несприятливих абіотичних та біотичних чинників: нестача вологи та «підгоряння» посівів; вилягання внаслідок зливових шквальних дощів; інтенсивний розвиток комплексу збудників хвороб. Загальною характеристикою для більшості років досліджень був нерівномірний розподіл опадів упродовж вегетаційного періоду рослин ячменю озимого. Оскільки хімічний захист посівів від хвороб, шкідників і вилягання не застосовували, можна стверджувати, що отриманий рівень врожайності позитивно характеризує здатність досліджених генотипів реалізувати генетичний потенціал продуктивності за дії різних абіотичних та біотичних чинників в даних екологічних умовах. Найвище середнє значення врожайності по досліді відмічено у 2015 р. (509 г/м²), найменше – у 2014 р. (280 г/м²). Розмах варіювання між зразками у межах року становив 305–658 г/м². Абсолютний рівень прояву врожайності коливався від 876 г/м² у сорту Cartel (FRA) в 2015 р. до 200 г/м² у зразка з міжнародного розсадника IBSP-W у 2014 р. Для візуалізації та ранжирування зразків за продуктивністю та адаптивністю застосовували AMMI та GGE biplot моделі. Виділено джерела підвищеного продуктивного та адаптивного потенціалу: Cartel (FRA) – 680 г/м², Стрімкий (UKR) – 633 г/м², Фёдор (RUS) – 606 г/м², Michailo / Dobrinya (SYR) – 592 г/м², Cinderella (DEU) – 584 г/м², Самсон (RUS) – 581 г/м². За продуктивністю та адаптивністю на рівні стандарту Жерар (543 г/м²) були зразки Mascara (DEU) – 554 г/м², Irop (UKR) – 554 г/м², Existenz (DEU) – 553 г/м², Grivita / CWB117-5-9-5 (SYR) – 552 г/м², Salamandra (FRA) – 552 г/м², Селена стар (UKR) – 551 г/м², Айвенго (UKR) – 550 г/м². Дані генотипи рекомендовано для залучення в селекційний процес у створенні вихідного матеріалу для виведення сортів ячменю озимого, адаптованих до умов Центрального Лісостепу України.

Ключові слова: ячмінь озимий, генофонд, зразки, генетичні джерела, продуктивність, адаптивність, AMMI та GGE biplot моделі.

С. П. Васильковський

доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Белоцерковский национальный университет

В. Н. Гудзенко

кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник
Мироновский институт пшеницы имени В.Н. Ремесло НААН

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИСТОЧНИКИ ПОВЫШЕННОГО ПРОДУКТИВНОГО И АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ ЯЧМЕНЯ ОЗИМОГО В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

Аннотация. Приведены результаты многолетних (2012–2016 гг.) исследований в Мироновском институте пшеницы имени В. Н. Ремесло НААН 154 образцов генофонда ячменя озимого различного эколого-географического происхождения, полученных из Национального центра генетических ресурсов растений Украины и международного центра ICARDA. Погодные условия за период исследований отличались значительной изменчивостью показателей гидротермического режима, в результате чего в разные годы проявлялось сочетание ряда неблагоприятных абiotических и биотических факторов: недостаток влаги и «подгорание» посевов; полегание в результате ливневых шквальных дождей; интенсивное развитие комплекса возбудителей болезней. Общей характеристикой для большинства лет исследований было неравномерное распределение осадков в течение вегетационного периода растений ячменя озимого. Поскольку химическая защита посевов от болезней, вредителей и полегания не применялась, можно утверждать, что полученный уровень урожайности положительно характеризует способность исследованных генотипов реализовать генетический потенциал продуктивности при воздействии различных абiotических и биотических факторов в данных экологических условиях. Наивысший средний показатель урожайности по опыту отмечен в 2015 г. (509 г/м²), наименьший – в 2014 г. (280 г/м²). Размах варьирования между образцами в пределах года составлял 305–658 г/м². Абсолютный уровень проявления урожайности колебался от 876 г/м² у сорта Cartel (FRA) в 2015 г. до 200 г/м² у образца из международного питомника IBSP-W в 2014 г. Для визуализации и ранжирования образцов по продуктивности и адаптивности применяли AMMI и GGE biplot модели. Выделены источники повышенного продуктивного и адаптивного потенциала: Cartel (FRA) – 680 г/м², Стрімкий (UKR) – 633 г/м², Фёдор (RUS) – 606 г/м², Michailo / Dobrinya (SYR) – 592 г/м², Cinderella (DEU) – 584 г/м², Самсон (RUS) – 581 г/м². По продуктивности и адаптивности на уровне стандарта Жерар (543 г/м²) были образцы Mascara (DEU) – 554 г/м², Irop (UKR) – 554 г/м², Existenz (DEU) – 553 г/м², Grivita / CWB117-5-9-5 (SYR) –

552 г/м², Salamandra (FRA) – 552 г/м², Селена стар (UKR) – 551 г/м², Айвенго (UKR) – 550 г/м². Данні генотипи рекомендовані для привлечення в селекційний процес при створенні исходного матеріала для виведення сортів ячменя озимого, адаптованих к умовам Центральної Лесостепі України.

Ключевые слова: ячмень озимый, генофонд, образцы, генетические источники, продуктивность, адаптивность, AMMI и GGE biplot модели.

S. P. Vasykivskyi

Doctor of Agricultural Sciences, Professor
Bila Tserkva National Agrarian University

V. M. Hudzenko

PhD of Agricultural Sciences, Senior Researcher
The V.M. Remeslo Myronivka Institute of Wheat of NAAS of Ukraine

GENETIC SOURCES OF INCREASED PRODUCTIVE AND ADAPTIVE POTENTIAL FOR WINTER BARLEY BREEDING IN THE CENTRAL FOREST-STEPPE OF UKRAINE

Abstract. The paper covers the results of long-term (2012-2016) testing at the V.M. Remeslo Myronivka Institute of Wheat of NAAS 154 accessions of winter barley gene pool of various eco-geographical origin received from the National Center for Plant Genetic Resources of Ukraine and International Center ICARDA. Weather conditions during period of the research were characterized by considerable variability in hydrothermal regime indices, thus resulted in combination of a number of adverse abiotic and biotic factors in some years: moisture deficit and crop "scorching"; lodging due to torrential rainfalls; intensive progress of complex of pathogens. The most years of the research were characterized with uneven distribution of rainfall during cropping season of winter barley plants. Since chemical protection of crops from diseases, pests, and lodging was not used, it is possible to assert that the resulting level of yielding capacity really characterizes ability of the genotypes studied to realize genetic potential of productivity under effects of various abiotic and biotic factors in these environmental conditions. The highest yielding capacity mean through the experiment was noted in 2015 – 509 g/m², the lowest one in 2014 – 280 g/m² with a range of variation between accessions within a year of 305 to 658 g/m². The absolute level of yielding capacity ranged from 876 g/m² in the cultivar Cartel (FRA) in 2015 to 200 g/m² in 2014 in the accession from International nursery IBSP-W. For accession visualization and ranging in productivity and adaptability AMMI and GGE biplot models were used. There were identified the source of high productive and adaptive potential: Cartel (FRA) – 680 g/m², Strimkyi (UKR) – 633 g/m², Fyodor (RUS) – 606 g/m², Michailo / Dobrynya (SYR) – 592 g/m², Cinderella (DEU) – 584 g/m², Samson (RUS) – 581 g/m². Productivity and adaptability of the accessions: Mascara (DEU) – 554 g/m², Ihor (UKR) – 554 g/m², Existenz (DEU) – 553 g/m², Grivita / CWB117- 5-9-5 (SYR) – 552 g/m², Salamandra (FRA) – 552 g/m², Selena Star (UKR) – 551 g/m², Aivenho (UKR) – 550 g/m² were at the level of the standard Zherar – 543 g/m². These genotypes are recommended to involve in breeding process when creating source material for development of winter barley varieties adapted to the conditions of the Central Forest-Steppe of Ukraine.

Keywords: winter barley, gene pool, accessions, genetic sources, productivity, adaptability, AMMI and GGE biplot models.

Постановка проблеми. В Україні ячмінь озимий останніми роками набув значного поширення, не тільки у традиційній для нього екологічній ніші – Південному Степу, а й у відносно нових умовах – Лісостепу і Поліссі [1]. Це викликає необхідність створення вітчизняних сортів цієї культури адаптованих до даних умов. Проблема підвищення адаптивного потенціалу виходить на передній план і у зв'язку з погодними флуктуаціями останніх років [2]. Миронівський інститут пшениці імені В.М. Ремесла НААН (МІП ім. В.М. Ремесла НААН) проводить ґрунтовні селекційні пошуки з ячменем озимим у Лісостеповій зоні з 1971 року. За 46 років створено з послідуючим внесенням до Держреєстру 12 сортів, з яких вісім типowo озимих і чотири дворучки. Станом на 2017 р. сім сортів ячменю озимого перебувають на державному сортопробуванні України.

Однією з передумов для успішного розв'язання основних задач та подальшого поступу в селекції є наявність необхідного генетичного різноманіття [3]. Саме тому інтродукції, всебічному вивченню та залученню в селекційний процес геноплазми різного екологічного походження приділяється значна увага науковців в усьому світі [4, 5]. На сьогодні широкого поширення у зарубіжній та вітчизняній літературі набувають використання підходів, які дозволяють візуалізувати розподіл зразків за поєднанням продуктивності та адаптивності у багатосередовищних випробуваннях [6, 7].

Виходячи з вище наведеного, мета досліджень – виділити джерела підвищеного продуктивного та адаптивного потенціалу для селекції ячменю озимого в умовах Центрального Лісостепу України.

Методика дослідження. Польові дослідження проводили в МІП ім. В.М. Ремесла НААН у 2011/2012-2015/2016 рр. відповідно до загальноприйнятих методик [8, 9]. Об'єкт досліджень – 154 колекційних зразки ячменю озимого різного еколого-географічного походження. Переважна більшість зразків отримана з Національного центру генетичних ресурсів рослин України та міжнародного центру ICARDA (розсадники IBSP-W, IBYT-W, IBON-W,

IBSP-W). Зразки були включені в дослід після первинної оцінки та «демаркації» за врожайністю у поєднанні з іншими господарсько цінними ознаками. Повторність – триразова. Облікова площа ділянки – 1 м². Стандарт – Жерар розміщували через 20 номерів.

Статистичну обробку даних проводили за допомогою програм Excel 2010 та Statistica 8.0. Для візуального ранжирування зразків використали AMMI та GGE biplot моделі. Детальна характеристика програмного забезпечення висвітлена у публікації E. Frutos та ін. [10]. Для зручності візуального відображення на рисунках попередньо кодували колекційні номери (G1...G154) та роки досліджень (Y12...Y16).

Основні результати дослідження. Погодні умови 2011/12-2015/16 рр. вегетаційних років відзначались значною мінливістю показників гідротермічного режиму. Наслідком цього варіювання був прояв цілої низки абіотичних та біотичних чинників у різному поєднанні в різні роки: «підгорання» від колосіння до дозрівання (2012/13 р.); вилягання внаслідок зливових шквальних дощів (2013/14-2015/16 рр.); інтенсивний розвиток комплексу збудників хвороб (*Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. hordei Em. Marchal, *Pyrenophora teres* Drechs., *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem., *Pyrenophora graminea* Ito & Kurib. та *Puccinia hordei* Otth.). Загальною характеристикою для більшості років досліджень був нерівномірний розподіл опадів впродовж вегетаційного періоду рослин ячменю озимого.

Оскільки хімічний захист посівів від хвороб, шкідників і вилягання не застосовували, отриманий рівень врожайності слід розглядати як результат реалізації генетичного потенціалу продуктивності, генетичної стійкості (толерантності) до низки збудників хвороб і вилягання за вище наведених умов. Іншими словами, рівень варіювання врожайності за роками характеризує продуктивний та адаптивний потенціал досліджених зразків за дії абіотичних та біотичних чинників в умовах центральної частини Лісостепу України. Мінливість врожайності дослідженої вибірки зразків, залежно від умов року, наведено на

рисунку 1. Найвище середнє значення врожайності по досліді відмічено в 2015 р. – 509 г/м², найменше в 2014 р. – 280 г/м². Розмах варіювання між зразками у межах року становив 305–658 г/м². Абсолютний рівень прояву врожайності коливався від 876 г/м² у сорту Cartel (FRA) в 2015 р. до 200 г/м² у зразка з міжнародного розсадника IBSP-W у 2014 р.

AMMI1 biplot (рис. 2) репрезентує варіансу головних адитивних ефектів генотипів і років досліджень (середню врожайність), які є горизонтальною віссю та варіансу мультиплікативних ефектів взаємодії «генотип-середовище», яка розміщена по вертикальній осі (перша головна компонента). Він дозволяє графічно аналізувати дисперсію генотипів, середовищ (років випробувань) та взаємодію між ними. Суттєву перевагу за середньою врожайністю над усіма іншими генотипами мав генотип G9 Cartel (FRA) – 680 г/м². За ним у спадаючому порядку розмістились: G3 Стрімкий (UKR) – 633 г/м², G18 Фёдор

(RUS) – 606 г/м², G135 Michailo / Dobrynya (SYR) – 592 г/м², G19 Cinderella (DEU) – 584 г/м², G17 Самсон (RUS) – 581 г/м², G10 Mascara (DEU) – 554 г/м², G2 Irop (UKR) – 554 г/м², G7 Existenz (DEU) – 553 г/м², G122 Grivita / CWB117-5-9-5 (SYR) – 552 г/м², G154 Salamandra (FRA) – 552 г/м², G20 Селена стар (UKR) – 551 г/м², G1 Айвенго (UKR) – 550 г/м². Середня врожайність стандарту Жерар (G6) склала 543 г/м².

AMMI2 biplot (рис. 3) відображає мультиплікативні ефекти взаємодії «генотип-середовище» в координатах першої (PC1) і другої (PC2) головних компонент. Є можливість візуалізувати групування зразків та років і оцінити яке з середовищ було кращим для конкретного генотипу. Помітно, що 2015 та 2016 рр. суттєво відрізнялись за характером прояву врожайності зразків як від інших років (2012-2014), так і між собою.

GGE biplot ранжирування зразків ячменю озимого по відношенню до гіпотетичного «ідеального генотипу»,

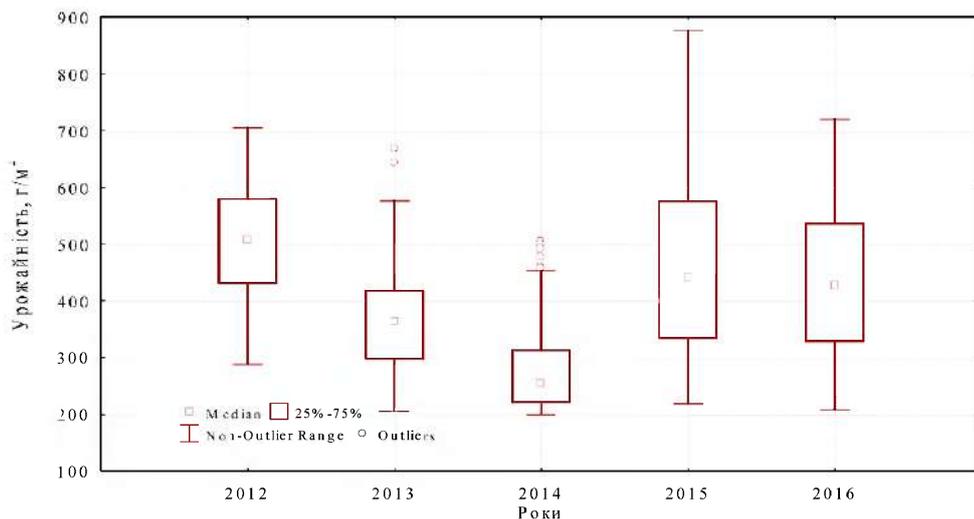


Рис. 1. Варіювання врожайності колекційних зразків ячменю озимого

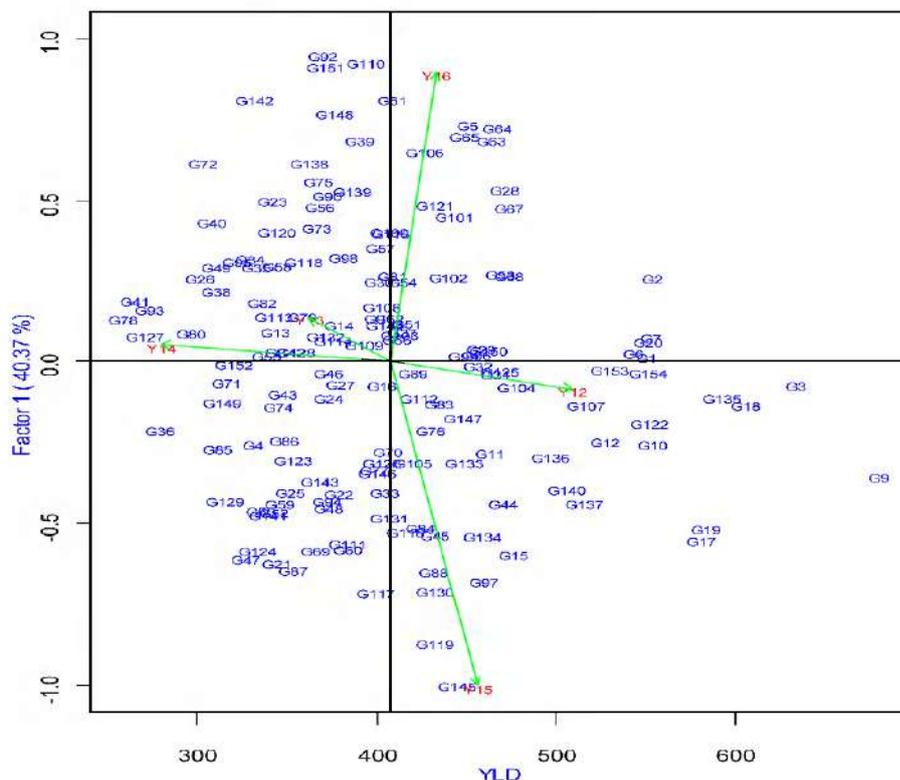


Рис. 2. AMMI1 biplot – розподіл колекційних зразків і років випробувань у координатах: головна компонента 1 (Factor 1) та середня продуктивність ліній і років (YLD), 2012-2016 рр.

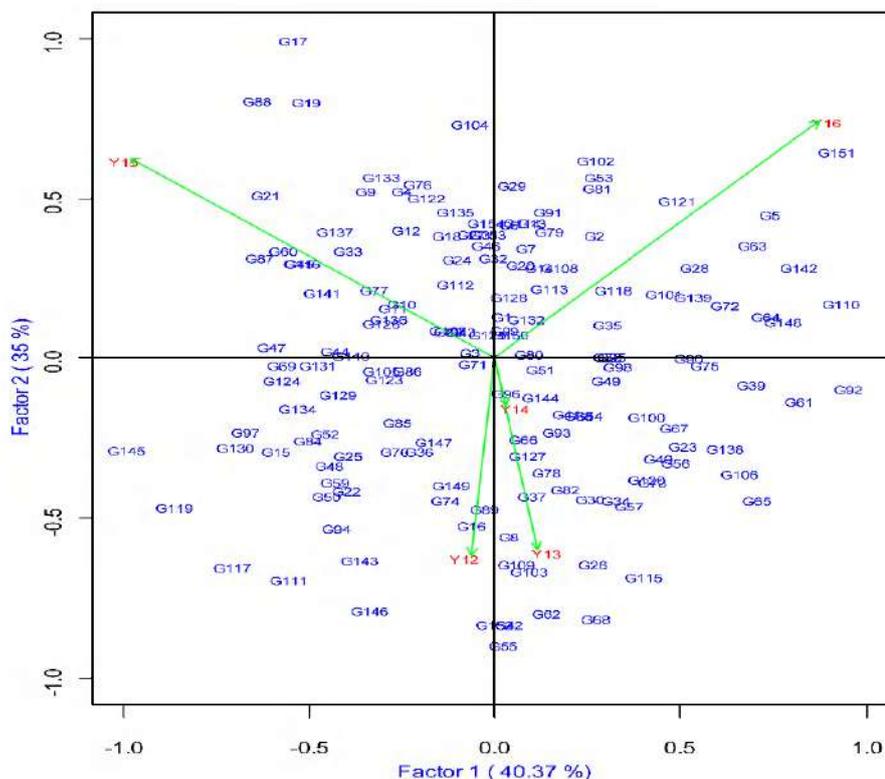


Рис. 3. АММІ2 біріот – розподіл зразків і років випробувань у координатах головних компонент, 2012-2016 рр.

який є серединою центричних кіл на рисунку 4, засвідчив суттєву перевагу зразка G9 Cartel (FRA). Даний сорт є найбільш цінним генетичним джерелом для підвищення продуктивного та адаптивного потенціалу. Поступаючись йому, але дещо випереджаючи інші розташувався G3 Стрімкий (UKR). На одній прямій за продуктивністю розмістились генотипи G18 Фёдор (RUS), G135 Michailo / Dobrynya (SYR) G19 Cinderella (DEU) та G17 Самсон (RUS),

але два останні (G19, G17) були менш стабільними, порівняно з двома першими (G18, G135) про що свідчить їх більша відстань від середнього вектору. На рівні стандарту Жерар (G6) розташувались зразки: G10 Mascara (DEU), G2 Irop (UKR), G7 Existenz (DEU), G122 Grivita / CWB117-5-9-5 (SYR), G154 Salamandra (FRA), G20 Селена стар (UKR), G1 Айвенго (UKR).

Решта генотипів поступались названим та стандарту за

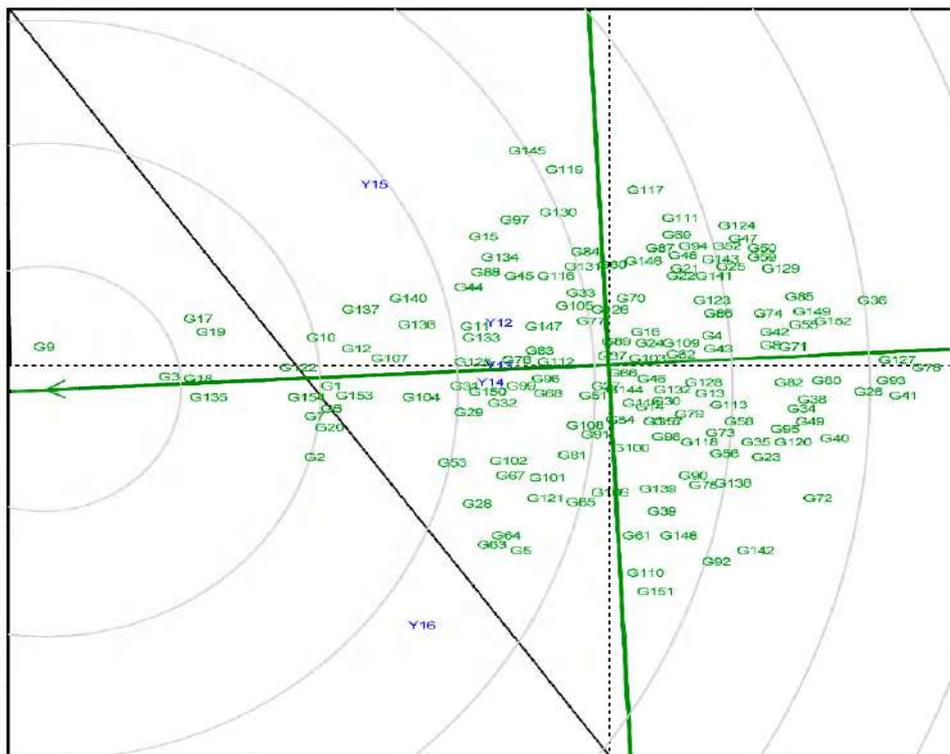


Рис. 4. Ранжирування селекційних ліній ячменю озимого по відношенню до гіпотетичного «ідеального» генотипу, 2012-2016 рр.

Шифр	Назва зразка	Країна походження	Урожайність, г/м ²					
			2012 Y12	2013 Y13	2014 Y14	2015 Y15	2016 Y16	X
G6	Жерар – St	UKR	600	405	453	626	630	543
G9	Cartel	FRA	660	645	500	876	720	680
G3	Стрімкий	UKR	645	669	505	708	640	633
G18	Фёдор	RUS	640	576	394	743	675	606
G135	Michailo / Dobrinya	SYR	597	523	459	722	661	592
G19	Cinderella	DEU	600	405	450	828	635	584
G17	Самсон	RUS	534	424	434	862	650	581
G10	Mascara	DEU	650	417	494	658	550	554
G2	Igor	UKR	603	466	418	597	684	554
G7	Existenz	DEU	575	495	424	630	639	553
G122	Grivita / CWB117-5-9-5	SYR	559	455	440	698	610	552
G154	Salamandra	FRA	563	448	477	650	620	552
G20	Селенастар	UKR	606	450	460	615	625	551
G1	Айвенго	UKR	579	516	460	610	586	550
χ^{**}		-	509	362	280	456	433	408
Max		-	705	669	505	876	720	680
Min		-	288	204	200	218	208	258
R (max-min)		-	417	465	305	658	512	422
HIP ₀₅		-	35	32	45	30	40	36

Примітка. X – середнє, max – максимальнє, min – мінімальнє значення, R (max-min) – розмах варіювання по 154 зразках

продуктивністю і адаптивністю. Зразки, які розташовані за вертикальною віссю сформували рівень врожайності за роки досліджень нижче ніж середнє значення по досліді. Тому в даному аспекті вони не становлять практичної цінності і можуть бути залучені в селекційний процес лише у випадку якщо вони є носіями «дефіцитних» ознак, відсутніх у більш продуктивних генотипів.

Характеристика виділених зразків за фактичним рівнем врожайності за роки досліджень наведена в таблиці 1.

Висновки. У результаті багаторічних досліджень 154 зразків генофонду ячменю озимого різного еколого-географічного походження в умовах МІП ім. В.М. Ремесла НААН виділені джерела підвищеного продуктивного та адаптивного потенціалу: Cartel (FRA), Стрімкий (UKR), Фёдор (RUS), Michailo / Dobrinya (SYR), Cinderella (DEU), Самсон (RUS). На рівні стандарту Жерар за продуктивністю та адаптивністю були зразки: Mascara (DEU), Igor (UKR), Existenz (DEU), Grivita / CWB117-5-9-5 (SYR), Salamandra (FRA), Селена стар (UKR), Айвенго (UKR). Дані генотипи рекомендовано для залучення в селекційний процес у створенні вихідного матеріалу для виведення сортів ячменю озимого адаптованих до умов Центрального Лісостепу України.

Література

1. Посівні площі сільськогосподарських культур під урожай 2016 року. Статистичний бюлетень. – Київ : Державна служба статистики України, 2016. – 53 с.
2. Іващенко О. О. Напрями адаптації аграрного виробництва до змін клімату / О. О. Іващенко, О. І. Рудник-Іващенко // Вісник аграрної науки. – 2011. – № 8. – С. 10-12.
3. Жученко А. А. Адаптивний потенціал культурних рослин (еколого-генетическіе основи) / А. А. Жученко. – Кишинев : Штиинца, 1988. – 767 с.
4. Rahal-Bouziane H. Genetic diversity of traditional genotypes of barley (*Hordeum vulgare* L.) in Algeria by pheno-morphological and agronomic traits / H. Rahal-Bouziane, S. Berkani, S. Merdas, S. Nait Merzoug, A. Abdelguerfi // Afr. J. Agric. Res. – 2015. – V. 10 (31). – P. 3041–3048.
5. Ebrahim S. Evaluation of genetic diversity in barley (*Hordeum vulgare* L.) from Wollo highland areas using agro-morphological traits and hordein / S. Ebrahim,

- E. Shiferaw, F. Hailu // Afr. J. Biotechnol. – 2015. – V. 14 (22). – P. 1886–1896.
6. Jalata Z. GGE-biplot analysis of multi-environment yield trials of barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes in Southeastern Ethiopia Highlands / Z. Jalata // International journal of plant breeding and genetics. – 2011. – V. 5 (1). – P. 59–75.
7. Miroslavjevic M. The application of AMMI model for barley cultivars evaluation in multi-year trials / M. Miroslavjevic, N. Przulj, J. Bocanski, D. Stanisavljevic, B. Mitrovic // Genetika. – 2014. – V. 46, № 2. – P. 445–454.
8. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов. – Изд. 5-е, доп. и перераб. – М. : Агропромиздат, 1985. – 351 с.
9. Методические указания по изучению мировой коллекции ячменя и овса. Ленинград. 1981. 32 с.
10. Frutos E. An interactive biplot implementation in R for modeling genotype-by-environment interaction / E. Frutos, M. P. Galindo, V. Leiva // Stoch. Environ. Res. Risk. Assess. – 2014. – V. 28. – P.1629–1641.

References

1. The crop areas for the harvest in 2016 (2016). Statistical bulletin. – Kyiv: State Statistics Service of Ukraine. 53 p. (in Ukrainian).
2. Ivashchenko O. O., Rudnyk-Ivashchenko O. I. (2011). Directions of adaptation of agrarian production to climate fluctuations. Visnyk ahraryoi nauky. V. 8. pp. 10-12. (in Ukrainian).
3. Zhuchenko A. A. (1988). Adaptive Capacity of Cultivated Plants (Ecological and Genetic Foundations). Kishinev : Shtiintsa.1988. 767 p. (in Russian).
4. Rahal-Bouziane H., Berkani S., Merdas S., Nait Merzoug S., Abdelguerfi A. (2015). Genetic diversity of traditional genotypes of barley (*Hordeum vulgare* L.) in Algeria by pheno-morphological and agronomic traits. Afr. J. Agric. Res. V. 10 (31). pp. 3041–3048.
5. Ebrahim S., Shiferaw E., Hailu F. (2015). Evaluation of genetic diversity in barley (*Hordeum vulgare* L.) from Wollo highland areas using agro-morphological traits and hordein. Afr. J. Biotechnol. V. 14 (22). pp. 1886–1896.
6. Jalata Z. (2011). GGE-biplot analysis of multi-environment yield trials of barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes in Southeastern Ethiopia Highlands. International journal of plant breeding and genetics. V. 5 (1). pp. 59–75.
7. Miroslavjevic M., Przulj N., Bocanski J., Stanisavljevic D., Mitrovic B. (2014). The application of AMMI model for barley cultivars evaluation in multi-year trials. Genetika. V. 46 (2). pp. 445–454.
8. Dospikhov, B. A. (1985). Methods of field experiment (with the basics of statistical processing of research results. (5th ed., rev.). Moscow: Agropromizdat, 351 p. (in Russian).
9. Guidelines for studying the world collection of barley and oat (1981). 3rd ed. rev. Leningrad. 32 p. (in Russian).
10. Frutos E., Galindo M. P., Leiva V. (2014). An interactive biplot implementation in R for modeling genotype-by-environment interaction. Stoch. Environ. Res. Risk. Assess. V. 28. pp.1629–1641.