

УДК 630*165.6:630*232.19
DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.5.65

ВОЗРАСТ ОЦЕНКИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ДЕРЕВЬЕВ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ В ИСПЫТАТЕЛЬНЫХ КУЛЬТУРАХ

А.В. Жигунов¹, д-р с.-х. наук, проф.

А.С. Бондаренко², канд. с.-х. наук

¹Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, Россия, 194021;

e-mail: a.zhigunov@bk.ru

²Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Институтский просп., д. 21, Санкт-Петербург, Россия, 194021; e-mail: asbond@mail.ru

Окончательная оценка генетических качеств плюсовых деревьев в испытательных культурах установлена в 1/2 возраста спелости данного вида лесных растений в конкретной лесорастительной зоне. Это отодвигает реализацию основных селекционных программ в лесном хозяйстве на длительный срок. Цель исследования – на основании сравнения скорости роста семей плюсовых деревьев в испытательных культурах ели европейской установить возраст, после которого ранговое положение семей не изменяется, что может служить обоснованием возраста их окончательной генетической оценки. Исследования выполнены на 6 участках испытательных культур Ленинградской и Псковской областей. Превышение показателей отдельных семей над контролем по высоте составляет для различных участков до 15 %, по диаметру – до 40 %, по объему ствола – до 120 %. Доля семей – кандидатов в элиту при отборе по принципу достоверности отличий от контроля по диаметру и высоте на различных участках испытательных культур изменяется от 9 до 39 % (в среднем 20 %), семей, превосходящих контроль по диаметру на 5 % и более, – от 14 до 56 %. Различия между семьями по значениям основных биометрических показателей достоверны на уровне значимости 0,05. В течение первых 10 лет жизни происходит интенсивная смена рангового положения семей плюсовых деревьев. В дальнейшем ранговое положение семей стабилизируется, что с высокой долей вероятности позволяет сделать вывод о генетической ценности плюсового дерева. Высота по сравнению с диаметром ствола дерева является более стабильным показателем и в большей степени пригодна для выполнения сравнительной оценки продуктивности семей. Коэффициент наследуемости в узком смысле основных биометрических показателей составляет от 0,02 до 0,16. Более высокие значения его получены для самого старшего участка испытательных культур с наиболее высоким качеством проведения уходов и отбора плюсовых деревьев. Достаточно точный прогноз относительной скорости роста семей плюсовых деревьев по высоте возможно выполнять, начиная уже с 20-летнего возраста растений, по диаметру ствола – с возраста 30 лет.

Ключевые слова: испытательные культуры, скорость роста, ранговое положение, семьи плюсовых деревьев, возраст оценки.

Введение

Плюсовая селекция остается одним из основных методов повышения продуктивности искусственных древостоев главных лесообразующих пород.

Для цитирования: Жигунов А.В., Бондаренко А.С. Возраст оценки генетических свойств деревьев ели европейской в испытательных культурах // Лесн. журн. 2018. № 5. С. 65–81. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.5.65

На основе отбора лучших генотипов создаются лесосеменные плантации, предназначенные для получения улучшенных семян. При создании лесосеменных плантаций непроверенным по потомству материалом генетический эффект зависит от породы, селективируемого признака, качества и интенсивности селекции и составляет в среднем 0,15–0,25 [6, 23, 26]. Для получения более выраженного селекционного эффекта необходимо проводить генетическую оценку плюсовых деревьев по семенному потомству. Эту задачу выполняют испытательные культуры, представляющие собой созданные по специальным схемам опытные объекты, которые используют для оценки преимуществ в росте семенного потомства тех или иных генотипов [14]. Успешность работ в лесной селекции зависит в первую очередь от уровня наследуемости селективируемых признаков. В связи с различными подходами к оценке наследуемости признаков продуктивности мнения исследователей относительно степени генетической обусловленности скорости роста деревьев хвойных пород в высоту неоднозначны [4, 11–13, 18]. При этом одним из основных проблемных вопросов лесной селекции остаются возраст оценки генетических свойств основных лесобразующих пород и оценка генетической обусловленности процессов роста и дифференциации растений в древостое по скорости роста [1, 10, 15]. В соответствии с Указаниями по лесному семеноводству в Российской Федерации окончательная оценка семенных потомств плюсовых деревьев в испытательных культурах производится в возрасте потомств не менее 1/2 возраста спелости, принятого для данного вида лесных растений в конкретной лесорастительной зоне [20]. Тем не менее, диапазон возрастов, в котором происходит стабилизация рангов высот древесных растений, позволяющая сравнивать их генетическую ценность и, следовательно, предсказывать преобладание в будущем по высоте тех или иных деревьев, достаточно широк: от 5...7 до 80 лет [3, 4, 9, 10, 16, 21, 22, 24]. Таким образом, вопросы оптимизации возрастных параметров оценки генетических свойств основных древесных пород к настоящему времени недостаточно проработаны, что приводит в первую очередь к значительным трудностям при реализации селекционных программ в лесном хозяйстве [20].

Цель исследования – на основании сравнения скоростей роста семей плюсовых деревьев в испытательных культурах ели европейской установить возраст, после которого ранговое положение семей не изменяется или меняется незначительно, что с высокой долей вероятности может служить обоснованием возраста их окончательной генетической оценки.

Объекты и методы исследования

Для достижения поставленной цели были выполнены полевые обследования с измерением основных биометрических показателей на 6 участках испытательных культур ели европейской, расположенных в Ленинградской и Псковской областях.

Ленинградская область:

Гатчинское л-во, Таицкое уч. л-во, кв. 12, поле 23 (территория Гатчинской лесосеменной плантации), площадь 1,2 га, 1974 г. закл., возраст на момент обследования 39 лет, испытывается 48 семей плюсовых деревьев (далее Таицкое-12);

Гатчинское л-во, Таицкое уч. л-во, кв. 13, поле 38 (территория Гатчинской лесосеменной плантации), площадь 2,5 га, 1982 г. закл., возраст 30 лет, испытывается 24 семьи плюсовых деревьев (далее Таицкое-13);

Гатчинское л-во, Орлинское уч. л-во, кв. 4, вв. 10, 11, площадь 2,4 га, 1993 г. закл., возраст 23 года, испытывается 35 семей плюсовых деревьев (далее Орлинское-4);

Гатчинское л-во, Орлинское уч. л-во, кв. 48, вв. 21, 25, площадь 3,0 га, 1968 г. закл., возраст 43 года, испытывается 17 семей плюсовых деревьев (далее Орлинское-48);

Ломоносовское л-во, Гостилицкое уч. л-во, кв. 161, в. 19, площадь 4,2 га, 1976 г. закл., возраст 36 лет, испытывается 90 семей плюсовых деревьев (далее Гостилицкое-161);

Псковская область:

Порховское л-во, Павское уч. л-во, кв. 119, участок № 2, площадь 3,7 га, 1983 г. закл., возраст 29 лет, испытывается 80 семей плюсовых деревьев (далее Порховское-119).

На перечисленных участках испытательных культур применена наиболее распространенная на Северо-Западе России схема смешения испытательных культур – отрезками рядов. Каждая семья представлена в нескольких повторностях на площади участка отрезками рядов различной длины. При этом количество повторностей для одной семьи, как правило, варьирует как в рамках одного участка, так и на различных участках испытательных культур. На участке Таицкое-13 применена редко используемая в России схема смешения семей, в которой каждая семья представлена на площади отрезками по три дерева, равномерно распределенными по площади участка (малодеревные деланки), что представляет особый интерес для исследований по сравнительному изучению скорости роста семей плюсовых деревьев.

В связи с тем, что на большинстве участков испытательных культур контроль отсутствует (из числа изучаемых объектов контроль есть на трех участках: Орлинское-4, Орлинское-48 и Порховское-119), при оценке скорости роста семей плюсовых деревьев применялось сравнение со средними показателями насаждения. В частности, использовалось сравнение различных семей по среднему значению основных биометрических показателей с соответствующими значениями семьи, характеризующейся наибольшей близостью значений биометрического показателя к среднему для всего участка. Такая семья выступает в качестве контроля для сравнительной оценки роста различных семей.

В качестве показателя доли генетической составляющей в общей фенотипической изменчивости признаков (уровень генетического разнообразия) применяется коэффициент наследуемости в узком смысле, рассчитываемый как доля аддитивных компонентов генетической дисперсии признака в общей фенотипической изменчивости. В данном исследовании наследуемости в широком и узком смыслах определяются по стандартным методикам [5, 9] на основе расчета соответствующих компонентов дисперсии исследуемых признаков.

Генотипическая дисперсия количественного признака определяется как межгрупповая дисперсия для набора средних семейных значений набора семей участка испытательных культур. Паратипическая дисперсия признака, обусловленная влиянием факторов окружающей среды, рассчитывается как средняя внутригрупповая дисперсия в рамках семей. В свою очередь, общая

фенотипическая дисперсия является мерой общей изменчивости признака и представляет собой сумму генотипической и паратипической дисперсий. Отношение генотипической дисперсии к общей фенотипической – коэффициент наследуемости в узком смысле, который служит мерой генетического разнообразия выбранного набора семей.

Расчет коэффициентов наследуемости выполняется по показателям варьирования, полученным на основе использования однофакторного дисперсионного анализа. Расчет производится по следующей формуле:

$$h^2 = \sigma_f^2 / \sigma_{ph}^2,$$

где h^2 – коэффициент наследуемости в узком смысле;

σ_f^2 – межгрупповая (между семьями) дисперсия признака;

σ_{ph}^2 – общая (фенотипическая) дисперсия признака.

Межгрупповая дисперсия σ_f^2 рассчитывается по данным средних квадратов и соответствующих им количеств степеней свободы для изучаемого фактора (семейственная принадлежность) и случайного варьирования.

Исследования в испытательных культурах проведены по единой методике. На каждом из полей испытательных культур производился подеревный учет с измерением основных биометрических показателей: высота дерева с точностью до 10 см; таксационный диаметр на высоте груди (1,3 м) с точностью до 0,1 см. Выполнены идентификация семейственной принадлежности растений в соответствии со схемой смещения, а также подеревный учет сохранности посадок.

Высоты деревьев ели европейской в испытательных культурах со средней высотой более 5 м при наличии подлеска и в стесненных условиях измеряли при помощи ультразвукового высотомера Haglof Vertex IV с точностью до ± 10 см. При отсутствии помех в виде подлеска и при невысокой густоте культур (обычно в культурах старшего возраста, 25 лет и более) предпочтительным инструментом в силу большей производительности являлся лазерный высотомер-дальномер типа Vertex Laser VL402.

В испытательных культурах младшего возраста (до 30 лет) в целях получения максимальной информации осуществлялось сплошное измерение высот растений. При возрасте культур свыше 30 лет сплошное измерение высот очень часто затруднительно из-за ограниченной видимости крон деревьев и невозможности визуального определения высоты всех представленных на участке деревьев. В этом случае производился замер не менее 5 растений каждого варианта и на основе данных сплошных замеров диаметра ствола растений (измеряются у растений разных ступеней толщины) и выборочных данных о высотах выполнялось вычисление соответствующего регрессионного уравнения зависимости высоты дерева от диаметра ствола. По данным о диаметре ствола дерева на основе интерполяции определялись соответствующие значения высоты.

Результаты исследования и их обсуждение

Средняя сохранность растений испытательных культур ели европейской на обследованных участках сильно различается и составляет от 16 % (Таицкое-12) до 79 % (Порховское-119). Средний уровень сохранности растений зависит, прежде всего, от качества проведения мероприятий по уходу за участком. При этом сохранность растений в рамках отдельных семей также варьирует в зависимости от участка. Например, на участке испытательных культур

Орлинское-48 при общей сохранности растений 69 % средняя сохранность в рамках отдельных семей варьирует от 48 до 88 %, а на участке Гостилицкое-161 при сопоставимой средней общей сохранности по участку (42 %) средняя сохранность растений в рамках отдельных семей варьирует гораздо сильнее – от 14 до 100 %. В то же время на двух участках, расположенных в Гатчинском лесничестве Ленинградской области, практически одинаковы как общая средняя сохранность растений (68 % на участке Орлинское-4 и 69 % на участке Орлинское-48), так и диапазон варьирования сохранности по семьям: от 44 до 87 % на участке Орлинское-4 и от 48 до 88 % на участке Орлинское-48. При этом более чем двукратная разница в возрасте между этими участками на момент обследования (Орлинское-4 – 19 лет, Орлинское-48 – 43 года) практически не сказывается на средней сохранности растений. Можно предположить, что близкие значения сохранности растений в данном случае обусловлены как воздействием сходных природно-климатических и ценологических факторов, так и в значительной степени сходным набором используемых семей.

В целом превышение отдельных семей по скорости роста в высоту над контролем составляет для различных участков до 15 %, по диаметру – до 40 %, по объему ствола – до 120 %. При этом доля семей – кандидатов в элиту при отборе по принципу достоверности отличий от контроля по диаметру и высоте по различным участкам испытательных культур изменяется от 9 до 39 % (в среднем 20 %). Таким образом, скорость роста семенного потомства значительного числа плюсовых деревьев превышает скорость роста контрольных вариантов. В качестве примера можно привести средние значения биометрических показателей для части семей участка испытательных культур ели европейской Порховское-119, относящихся к разным группам по скорости роста: быстрорастущие, средние и медленнорастущие (табл. 1).

В соответствии с полученными результатами средняя сохранность деревьев на участке Порховское-119 составляла 79 %, при этом различия между исследуемыми семьями по данному показателю сравнительно небольшие (72...86 %), что свидетельствует о сопоставимом уровне устойчивости изучаемых семей к неблагоприятным факторам среды. Таким образом, повреждаемость неблагоприятными факторами среды не является определяющей при отборе перспективных семей в данном опыте. Контроль демонстрирует среднюю сохранность растений (79 %). Сопоставление средних значений биометрических показателей семей при помощи дисперсионного анализа показало, что семьи достоверно (на уровне значимости 0,05) различаются по значениям всех включенных в анализ биометрических показателей. Сравнение средних значений диаметра семей этого участка со средним значением данного показателя в контроле выполнено по парному t-критерию Стьюдента для независимых выборок. В результате установлено, что из 77 семей участка достоверным отличием от контроля по данному показателю характеризуются 15, из которых 3 семьи отличаются в меньшую сторону, 12 семей – в большую. Следовательно, кандидатов в элиту целесообразно отбирать в первую очередь из последних 12, составляющих 16 % от общего количества семей. Превышение этих лучших семей над контролем по диаметру составляет 13...21 %, по высоте – 12...18 %. Если выявлять лучшие семьи не по принципу достоверности отличия от контроля, а по пороговому значению превышения среднего значения признака семьи над контрольным вариантом, то количество лучших семей может быть несколько иным.

Таблица 1

Группа семей	Номер семьи	Количество деревьев, шт.	Среднее значение биометрического показателя										Сохранность, %
			Диаметр		Высота		% от контроля		Объем ствола		%		
			см	от контроля	м	от контроля	м ³ (× 10 ³)	от контроля					
Быстрорастущие	42Гд	174	12,7 ± 0,44	121	13,3 ± 0,27	118	97 ± 8,3	141	79				
	14Гд	79	12,3 ± 0,47	117	13,1 ± 0,38	116	79 ± 7,6	114	77				
	10Ст	46	11,9 ± 0,69	113	13,1 ± 0,45	116	72 ± 10,4	104	78				
	2Стр	83	11,8 ± 0,47	112	12,9 ± 0,36	114	73 ± 7,40	106	82				
	26Гд	197	12,3 ± 0,35	117	12,9 ± 0,26	114	85 ± 7,1	123	85				
	11Гд	173	11,6 ± 0,47	110	11,8 ± 0,37	104	85 ± 8,0	124	77				
Средние	28Пр	197	10,8 ± 0,38	103	11,8 ± 0,30	104	67 ± 6,0	97	86				
	12Гд	190	10,9 ± 0,41	104	11,7 ± 0,33	104	69 ± 5,8	99	82				
	20Гд	169	11,0 ± 0,37	105	11,6 ± 0,37	103	66 ± 5,5	95	73				
	15Пр	160	10,5 ± 0,43	100	11,6 ± 0,34	103	73 ± 8,3	106	79				
	40Гд	121	10,5 ± 0,43	100	11,5 ± 0,40	102	66 ± 6,3	96	81				
	Контроль	236	10,5 ± 0,38	100	11,3 ± 0,31	100	69 ± 6,0	100	79				
Медленнорастущие	30Гд	103	9,9 ± 0,58	94	10,6 ± 0,52	94	68 ± 9,0	98	76				
	18Пр	71	9,4 ± 0,59	90	10,6 ± 0,54	94	41 ± 5,2	59	82				
	41Гд	116	9,6 ± 0,49	91	10,4 ± 0,46	92	51 ± 6,3	74	84				
	16Пр	152	9,1 ± 0,50	87	10,1 ± 0,43	89	68 ± 8,4	99	80				
	2Пр	98	8,4 ± 0,41	80	9,7 ± 0,46	86	41 ± 5,1	59	83				
3Гд	50	8,6 ± 0,83	82	9,7 ± 0,69	86	58 ± 13,9	84	72					
Среднее по участку		9835	10,9 ± 0,05	104	11,7 ± 0,05	104	72 ± 0,9	104	79				

Например, на данном участке (Порховское-119) лучших семей, превосходящих контроль на 5 % и более по диаметру ствола, насчитывается 29 шт., или около 37 % от общего количества.

Аналогичные исследования, проведенные для участка испытательных культур Орлинское-48, показали, что средняя сохранность деревьев на нем – 69 %, при этом изменчивость между семьями по данному показателю также невелика – от 49 до 79 %. Отличием от предыдущего участка является сохранность контрольного варианта, которая является максимальной из всех представленных на участке семей (79 %). Результаты сравнения средних значений диаметра семей данного участка испытательных культур со средним значением контроля с помощью дисперсионного анализа показывают, что из 18 семей, включенных в анализ, 8 имеют достоверное отличие от контроля, из них 1 семья (№ 2-26) отличается от контроля в меньшую сторону, 7 – в большую (№ 12-26, 7-83, 35-54, 20-54, 29-54, 3-26, 47-54). Таким образом, в возрасте растений, соответствующем окончательному отбору элитных семей [19], к элите можно отнести более 40 % семей, что существенно отличается от данных других исследователей, полученных на основе хода роста растений в возрасте до 20 лет, в соответствии с которыми доля лучших семей (кандидатов в элиту) составляет всего 6 % [2]. Очевидно, что относительное количество элитных семей в значительной степени зависит от качества отбора плюсовых деревьев и контрольных вариантов. При определении количества семей, на 5 % превосходящих контроль (без учета уровня достоверности различий) по диаметру, получены данные о том, что таких семей насчитывается 10 шт., или 56 % от общего количества. При выполнении подобного анализа по высоте имеется ожидаемо меньший разброс значений: количество семей, на 5 % превосходящих контроль, – 5 шт., или 28 % от общего количества. В отличие от линейных показателей (высота и диаметр) для объема ствола целесообразно использовать большее значение порогового превышения над контролем в силу гораздо большей его вариабельности. Так, если использовать превышение, равное 10 %, то количество семей, имеющих показатели выше контрольных (без учета уровня достоверности отличия), составляет 50 % от общего. Очевидно, относительное количество элитных семей в значительной степени зависит от качества отбора плюсовых деревьев и контрольных вариантов.

В соответствии с Указаниями по лесному семеноводству в Российской Федерации [19] критерием отбора элитных семей плюсовых деревьев является достоверное превышение их показателей по селективируемым признакам и свойствам над контролем. Результаты сравнительного анализа скорости роста семей плюсовых деревьев для участка Гостилицкое-161 показали, что из 87 семей достоверное отличие от контроля (в качестве контроля принята семья со средними значениями биометрических параметров участка) имеют 12, из которых 4 семьи отличаются от контроля в меньшую сторону, 8 – в большую. В быстрорастущих семьях превышение над контролем по диаметру составляет 7...19 %, т. е. все семьи более чем на 5 % превосходят показатели контроля. Превышение этих 8 семей над контролем по высоте не столь существенно: от 3 до 7 %. Таким образом, количество семей, достоверно превосходящих контроль, составляет около 10 %. Если для отбора лучших семей используется простое превышение по абсолютному значению селективируемого признака над контролем в соответствии с Основными положениями методики закладки испытательных культур плюсовых деревьев основных лесообразующих пород [14],

то семей, превосходящих контроль на 5 %, насчитывается 18, или около 20 % от общего количества. Следует отметить, что при использовании нормального контроля, заложенного с применением средних (типичных для данного региона) семян, соотношение может быть несколько иным. В целом по изученным участкам испытательных культур количество семей, достоверно превосходящих контроль (либо семью со средними параметрами для участка – контроль), составляет от 9 % (участки Таицкое-13 и Гостилицкое-161) до 39 % (участок Орлинское-48). При использовании абсолютных значений превышения над контролем семей, превосходящих контроль по диаметру на 5 % и более, насчитывается от 14 % (Таицкое-13) до 56 % (Орлинское-48).

В целях определения стабильности проявления наследственных свойств плюсовых деревьев по скорости роста в семенном потомстве в первую очередь выполнен анализ ранговых перемещений средних семейственных значений диаметра ствола деревьев на самом старшем из изученных участков (Орлинское-48) по данным измерения диаметров в разном возрасте (рис. 1). Для сопоставимости результатов в анализ не включены семьи, для которых по каким-либо причинам измерения имеются не за все годы наблюдений.

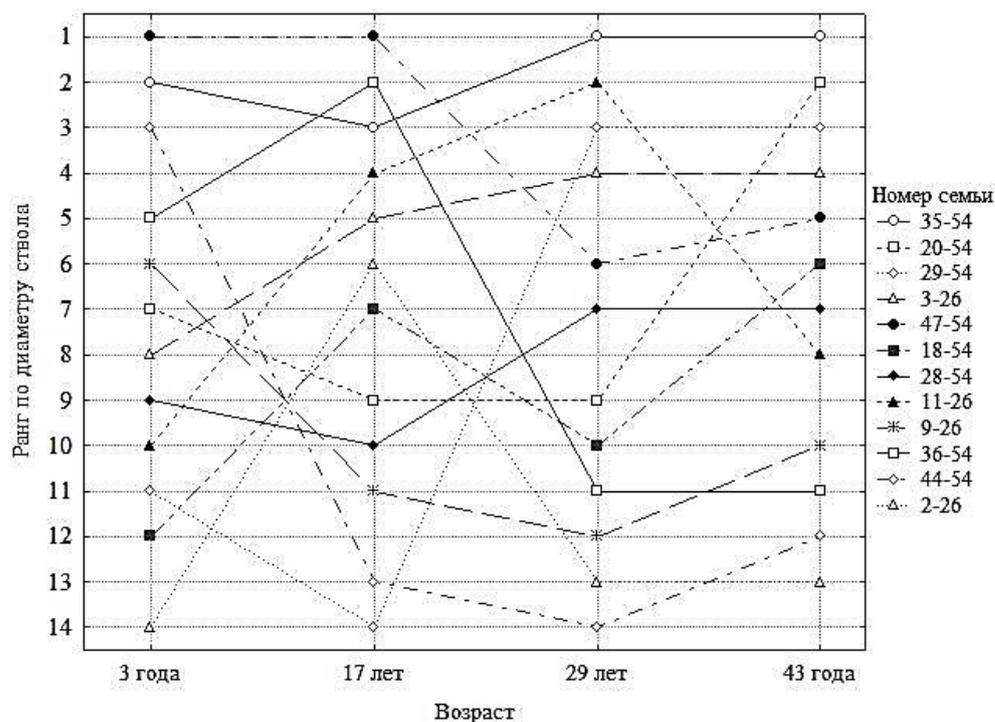


Рис. 1. Динамика рангов семей плюсовых деревьев ели европейской по диаметру ствола на участке испытательных культур Орлинское-48

Fig. 1. Dynamics of ranks of plus tree families by the trunk diameter in the area of progeny testing, Orlinkoye-48

В соответствии с полученными данными до 29-летнего возраста наблюдается значительное изменение рангового положения по диаметру ствола практически для всех семей плюсовых деревьев, для которых выполнен анализ ранговых перемещений. В последующий период (с 29 до 43 лет) ранговое

положение большинства семей стабилизируется, существенное его изменение отмечено у некоторых из них, в частности у семей № 20-54 (повышение ранга) и № 11-26 (понижение ранга). Некоторые семьи характеризуются выраженной стабильностью рангового положения, в частности семья № 35-54, занимающая на протяжении всего периода наблюдений высшие ранги. Изучение динамики ранговых перемещений на данном участке показало, что в возрастном периоде от 18 до 49 лет (т. е. за 31 год) из 7 лучших семей плюсовых деревьев в начальный период времени сохранили свой статус 5 семей, т. е. более 70 %. На основании выполненных исследований ряд семей, показывающих высокие ранги, в совокупности семей рекомендуется выделить в качестве элитных и использовать соответствующие клоны плюсовых деревьев при закладке лесосеменных плантаций второго порядка.

Для выявления более точного возрастного периода стабилизации рангового положения семей плюсовых деревьев по значениям основных биометрических показателей использовались данные о ходе роста семей на участке Орлинское-4, для которого имеются ежегодные измерения основных биометрических показателей в первые годы жизни насаждения. Полученные изменения редуцированных чисел по высоте растений для части семей плюсовых деревьев показывают, что наиболее интенсивная смена рангового положения семей наблюдается в возрасте 6–7 лет (рис. 2). В дальнейшем ранговое положение семей на площади участка более стабильно: существенным образом меняют свои ранги только некоторые из семей, например семья № 455, которая в возрасте 6 лет характеризуется редуцированным числом 1,10, а к возрасту 11 лет снижает значение редуцированного числа до 0,76. Необходимо отметить, что основная масса семей после возраста растений 7–8 лет на данном участке стабилизирует свое положение в древостое по среднему значению высоты.

Для оценки уровня стабильности рангового положения семей относительно друг друга в возрастном градиенте вычисляли ранговые коэффициенты корреляции Спирмена между средними значениями высот и диаметров растений по семьям плюсовых деревьев. В соответствии с полученными данными по участку Орлинское-48 значения коэффициентов корреляции между средними диаметрами ствола семей в возрасте 3 года, 17 и 29 лет недостоверны и составляют 0,13–0,35. Корреляция между среднесемейными значениями диаметров растений в возрасте 29 лет и 43 года становится достоверной: 0,74. Следовательно, коэффициенты корреляции подтверждают стабилизацию значений диаметра в более позднем возрасте.

Такой биометрический показатель, как высота растений, демонстрирует сходную динамику. Согласно полученным данным по участку Орлинское-4 до 8-летнего возраста растений корреляция между их высотами в разный период времени низка и недостоверна, что свидетельствует об интенсивных сменах рангового положения семей относительно друг друга. В дальнейшем значения корреляции между высотами растений существенно увеличиваются и становятся достоверными. Так, корреляция между высотами растений в 3-летний промежуток возрастов (от 4 до 7 лет) составляет всего 0,12 (недостоверна), в то время как в 12-летнем промежутке возрастов (от 11 до 23 лет) – 0,90, она достоверна на уровне значимости 0,05.

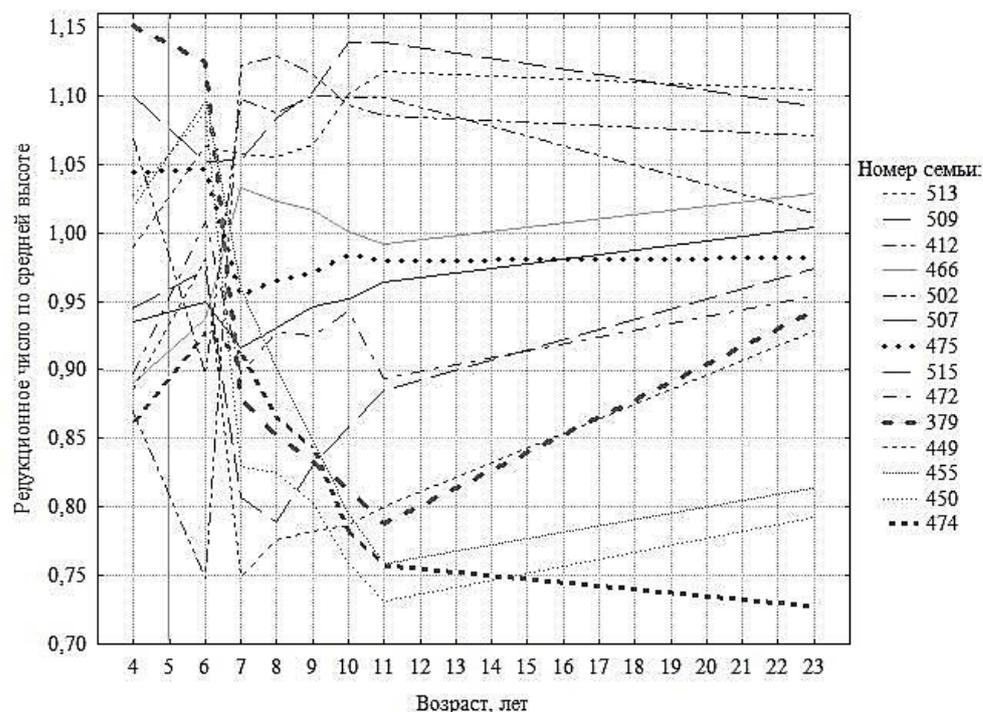


Рис. 2. Динамика редукционных чисел по высоте отдельных семей плюсовых деревьев ели европейской на участке испытательных культур Орлинское-4

Fig. 2. Dynamics of height reduction numbers of individual plus tree families of Norway spruce in the area of progeny testing, Orlinskoye-4

Изучение динамики ранговых перемещений семей с помощью среднего значения редукционного числа по высоте (участок Орлинское-4) показало, что из 11 быстрорастущих семей, имеющих в 8 лет редукционное число 1,0 и выше, к возрасту 23 года (т. е. за 15-летний промежуток времени) сохранили свой статус 10 шт., что составило свыше 90 %. В период с 11 до 23 лет все быстрорастущие семьи сохранили свой статус лидеров (т. е. 100 %). В то же время в период от 6 до 8 лет (т. е. всего за 2 года!) статус быстрорастущих (редукционное число 1,0 и более) из 10 семей сохранили только 5 (т. е. всего 50 %!). Таким образом, в течение первых 10 лет жизни происходит очень интенсивная смена рангового положения семей плюсовых деревьев по высоте, и оценка скорости роста в этом возрасте нецелесообразна. В дальнейшем ранговое положение семей по высоте стабилизируется, что позволяет прогнозировать их продуктивность.

В целом средняя высота дерева отдельных семей является более стабильным показателем их положения в общей совокупности семей, представленных на участке, чем диаметр ствола дерева. Например, ранговое положение семей по среднему значению диаметра ствола сильно варьирует вплоть до 29 лет (см. рис. 1), в то время как высоты растений демонстрируют относительную стабилизацию рангового положения семей уже к 10–15-летнему возрасту (рис. 2). Это подтверждает необходимость первоочередного использования именно высоты ствола дерева при проведении селекционно-генетических исследований.

Изучение хода роста семей плюсовых деревьев ели европейской на нескольких участках показало, что достаточно точный прогноз относительной скорости роста семей плюсовых деревьев по высоте можно делать, начиная с 20-летнего возраста растений, по диаметру ствола – с 30-летнего.

Оценка уровня достоверности различий между семьями плюсовых деревьев на основе использования дисперсионного анализа выявила, что на всех 6 изученных участках различия между семьями по значениям основных биометрических показателей достоверны на уровне значимости 0,05. Единственное исключение получено для такого показателя, как диаметр ствола, на участке Таицкое-13, различия между семьями по которому недостоверны, что может объясняться высокой сомкнутостью крон на данном участке, непосредственно влияющей на достоверность различий по этому показателю. Пример различий между двумя семьями по средним значениям диаметра в сопоставлении с контролем для участка Порховское-119 приведен на рис. 3.

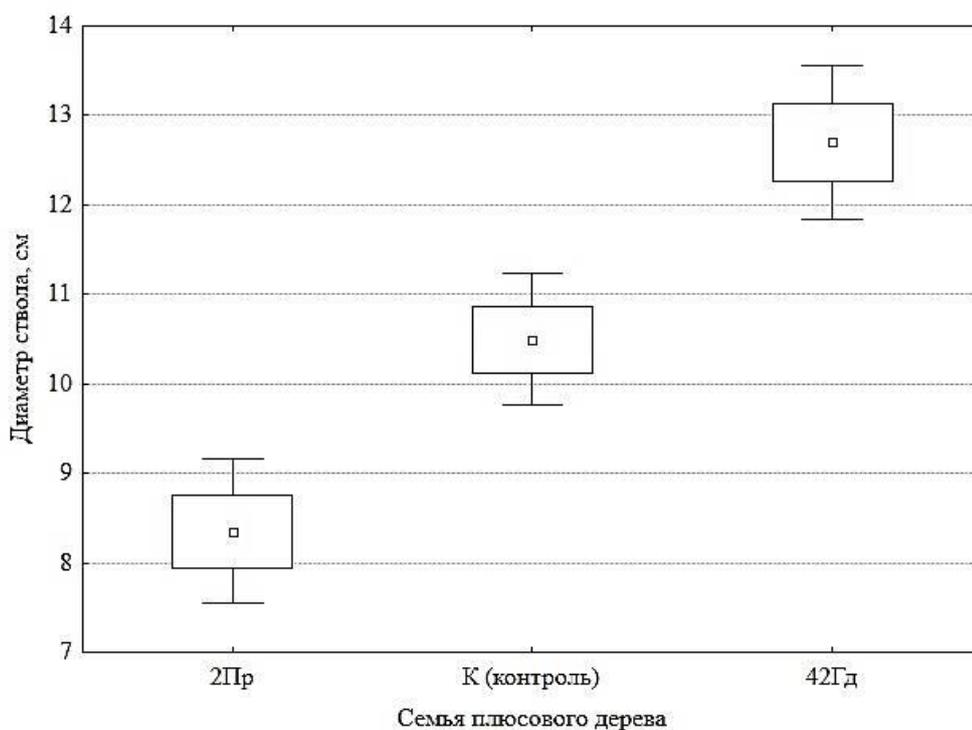


Рис. 3. Уровень различий между отдельными семьями по среднему значению диаметра ствола на участке испытательных культур ели европейской Порховское-119: 2Пр – медленнорастущая семья, К – контроль, 42Гд – быстрорастущая семья; \square среднее; \square среднее \pm ошибка среднего; \perp среднее $\pm 1,96 \times$ ошибка среднего

Fig. 3. The level of distinction between individual families by the average value of the trunk diameter of the Norway spruce in the area of progeny testing, Porkhovskoye-119: 2Пр – slowly growing family, К – control family, 42Гд – fast growing family; \square average; \square average \pm standard error; \perp average $\pm 1,96 \times$ standard error

Заметны четко выраженные отличия среднего значения диаметра как в меньшую, так и в большую сторону от контроля.

Уровень генетического разнообразия, рассчитываемый для основных биометрических показателей на основе соотношения внутрисемейной и межсемейной вариации, находится в тесной зависимости от уровня интенсивности различий между семьями по средним значениям соответствующих биометрических показателей, т. е. от того, насколько сильна дифференциация генотипов по этим показателям. Таким образом, скорость роста и интенсивность дифференциации семей ели европейской в испытательных культурах непосредственно влияют на значения показателей генетического разнообразия, рассчитываемых статистическими методами. Для целей нашего исследования в качестве основных биометрических показателей использовались высота, диаметр и объем ствола растений, представляющие наибольший практический интерес.

Коэффициенты наследуемости в узком смысле, рассчитанные по значениям варьирования основных биометрических показателей, приведены в табл. 2.

Таблица 2

**Коэффициенты наследуемости (h^2) в узком смысле
для основных биометрических показателей
на различных участках испытательных культур ели европейской**

Участок	Диаметр	Высота	Объем ствола
Орлинское-4	0,04	0,09	0,04
Орлинское-48	0,06	0,16	0,08
Гостилицкое-161	0,03	0,02	0,03
Порховское-119	0,03	0,02	0,02
Таицкое-12	0,07	0,03	0,07
Таицкое-13	0,02	0,06	0,02

Наблюдаются невысокие значения аддитивной вариации, составляющей по различным участкам и биометрическим показателям от 0,02 до 0,16. Причиной таких низких значений может быть как низкий уровень межсемейного генетического разнообразия на изученных участках, так и высокая вариабельность признаков, обусловленная неоднородностью факторов окружающей среды (мозаичность условий местопроизрастания, конкурентные взаимоотношения в древостое, влияние лиственных пород и др.).

Необходимо отметить, что на самом старшем из участков (Орлинское-48) значения коэффициента наследуемости высоты растений (0,16) сопоставимы со средними значениями данного показателя, полученными финскими лесоводами для сосны обыкновенной [23] и принятыми для расчетов в практической селекции [6]. Коэффициенты для других участков характеризуются очень низкими показателями аддитивной составляющей генетического варьирования и изменяются от 0,02 до 0,09 (в среднем – 0,04). Это объясняется несколькими причинами, в том числе низкой интенсивностью фенотипического отбора плюсовых деревьев, высоким уровнем варьирования случайных факторов (зарастание лиственными породами, неоднородность почвенных условий, конкурентные взаимоотношения и др.), а также возрастом древостоя [23, 25].

Выводы

1. Наиболее интенсивная смена рангового положения семей плюсовых деревьев в испытательных культурах по высоте наблюдается в возрасте 6–7 лет, после 7–8 лет основная масса семей стабилизирует свое относительное положение в древостое. В дальнейшем, вплоть до возраста окончательной оценки наследственных свойств плюсовых деревьев (41 год), существенное изменение рангового положения отмечается только у небольшой части семей (10...20 %).

2. Достаточно точный прогноз относительной скорости роста семей плюсовых деревьев по высоте растений можно делать, начиная с 20-летнего возраста, по диаметру ствола – с 30-летнего. Стабилизация рангового положения делает возможным прогноз продуктивности семей плюсовых деревьев, а на его основе – оценку генетических качеств плюсовых деревьев.

3. Средняя высота дерева является более стабильным показателем положения семьи в общей совокупности семей участка по сравнению с диаметром ствола дерева, что подтверждает целесообразность первоочередного использования именно высоты ствола дерева при проведении селекционно-генетических исследований.

3. Доля семей (кандидатов в элиту) при отборе по принципу достоверности отличий от контроля по диаметру и высоте по различным участкам испытательных культур варьирует от 9 до 39 % (в среднем 20 %). При этом семей, превосходящих контроль по диаметру на 5 % и более, на разных участках испытательных культур насчитывается 14...56 %.

4. Различия между семьями по значениям основных биометрических показателей достоверны на уровне значимости 0,05 на большинстве изученных участков. Превышение отдельных семей по скорости роста в высоту над контролем для различных участков составляет до 15 %, по диаметру – до 40 %, по объему ствола – до 120 %. Коэффициент наследуемости в узком смысле основных биометрических показателей варьирует от 0,02 до 0,16.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бондаренко А.С., Жигунов А.В. Генетическая обусловленность скорости роста ели европейской в культуре // Лесоведение. 2007. № 1. С. 42–48.
2. Видякин А.И. Генетическая оценка плюсовых деревьев ели по семенному потомству // Аграр. вестн. Урала. 2009. № 5. С. 82–84.
3. Ворончихин Л.И., Видякин А.И., Овечкин С.М. Пути повышения эффективности работ по селекции сосны и ели в Кировской области // Селекция ценных форм древесных пород и их использование для создания целевых насаждений: сб. науч. тр. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1989. С. 79–83.
4. Долголиков В.И. О ранней диагностике быстрого роста в высоту у сосны и ели по прямому признаку // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород: тез. докл. совещ. Рига, 1974. С. 45–48.
5. Драгавцев В.А. Современные системы селекции растений // Разработка основ систем селекции древесных пород: тез. докл. совещ., Рига, 22–25 сент. 1981 г. / под ред.: В.М. Роне, Е.А. Пугач (отв. ред.). Рига, 1981. Ч. 1. С. 70–73.
6. Егоров М.Н. Испытание потомств как одна из ключевых проблем в генетике и селекции древесных пород (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Лесн. вестн. 2002. № 5. С. 37–45.

7. Жигунов А.В., Бондаренко А.С., Николаева М.А. Первые результаты отбора элитных деревьев ели европейской в Ленинградской области // Лесн. журн. 2012. № 3. С. 43–50. (Изв. высш. учеб. заведений).
8. Картель Н.А., Манцевич Е.Д. Генетика в лесоводстве. Минск: Наука и техника, 1970. 165 с.
9. Котов М.М., Лебедева Э.П. Применение биометрических методов в лесной селекции: учеб. пособие. Горький: ГГУ, 1977. 120 с.
10. Маслаков Е.Л. Формирование сосновых молодняков. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 168 с.
11. Маслаков Е.Л. Генезис и динамика социальных структур сосны в фазе индивидуального роста // Таежные леса на пороге XXI в.: тр. СПбНИИЛХ. СПб., 1999. С. 42–51.
12. Мордась А.А., Раевский Б.В., Акимова Е.В. Рост и развитие полусибирских потомств сосны обыкновенной на ранних этапах онтогенеза // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1998. С. 43–50.
13. Ненюхин В.Н. Внутривидовая гибридизация и генетико-селекционная оценка плюсовых деревьев в клонах на лесосеменных плантациях первого порядка как принципы повышения продуктивности насаждений сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*): автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. М., 1997. 38 с.
14. Основные положения методики закладки испытательных культур плюсовых деревьев основных лесобразующих пород. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1982. 18 с.
15. Разин Г.С. О законах и закономерностях роста и развития, жизни и отмирания древостоев // Лесн. журн. 2012. № 1. С. 18–23. (Изв. высш. учеб. заведений).
16. Роне В.М. Генетический анализ лесных популяций. М.: Наука, 1980. 160 с.
17. Сахаров В.И. Возможности метода фоновых признаков при изучении фенетической структуры популяций // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции: тез. докл. совещ. Рига, 1974. С. 103–106.
18. Сеннов С.Н. Итоги 60-летних наблюдений за естественной динамикой леса // Тр. СПбНИИЛХ. СПб., 1999. 98 с.
19. Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации. М.: ВНИИЦлесресурс, 2000. 198 с.
20. Царев А.П. Программы лесной селекции: зарубежный и отечественный опыт: обзор // Учен. зап. Петрозав. гос.ун-та. 2014. № 2. С. 70–76.
21. Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород. М.: Логос, 2003. 520 с.
22. Этверк И.Э. Результаты испытания потомств елей одного насаждения // Разработка основ систем селекции древесных пород: тез. докл. совещ., Рига, 22–25 сент. 1981 г. Рига, 1981. Ч. 1. С. 122–125.
23. Naaränen M., Velling P., Annala M.-L. Progeny Trial Estimates of Genetic Parameters for Growth and Quality Traits in Scots Pine // *Silva Fennica*. 1997. Vol. 31, no. 1. Pp. 3–12.
24. Jiang I.B.J. Early Testing in Forest Tree Breeding: a Review // *Forest Tree Improvement*. 1987. No. 20. Pp. 45–78.
25. Sato T. Time Trends for Genetic Parameters in Progeny Tests of *Abies Sachalinensis* // *Silvae Genetica*. 1994. Vol. 43, no. 5–6. Pp. 304–307.
26. Ruotsalainen S. Increased Forest Production through Forest Tree Breeding // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2014. Vol. 29, no. 4. Pp. 333–344.

UDC 630*165.6:630*232.19

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.5.65

Age of Assessment for the Norway Spruce Genetic Properties in Progeny Tests

A.V. Zhigunov¹, Doctor of Agricultural Sciences, Professor

A.S. Bondarenko², Candidate of Agricultural Sciences

¹ Saint Petersburg State Forest Technical University named after S.M. Kirov, Institutskiy pr., 5, Saint Petersburg, 194021, Russian Federation; e-mail: a.zhigunov@bk.ru

² Saint Petersburg State Forestry Research Institute, Institutskiy pr., 21, Saint Petersburg, 194021, Russian Federation; e-mail: asbond@mail.ru

The final assessment of the genetic properties of the plus trees in the progeny tests was performed at the 1/2 age of Norway spruce ripeness in the specific forest zone. This postpones the implementation of the main breeding programs in forestry for an extended period of time. The purpose of the study is to determine the age at which the ranking of plus tree families no longer changes. This is possible due to the comparative assessment of the growth rate of Norway spruce plus tree families in progeny tests. The results obtained can serve as a support in determining the age of their final genetic assessment. The research was carried out on 6 plots of progeny tests in Leningrad and Pskov regions. Some families showed higher values of parameters in different plots in comparison with the control ones: they were up to 15 % for height, up to 40 % for diameter, and about 120 % for the trunk volume. The quantity of eligible families provided that the selection is based on the principle of reliability of differences in diameter and height parameters from the control plots, is from 9 to 39 % (on average 20 %) in different plots of progeny tests. From 14 to 56% of the families exceeded the diameter in the control plots by more than 5 %. The significance level of the differences between the families in terms of the values of the basic biometric parameters is 0.05. During the first 10 years of life, the rank order of the plus tree families changes time and again. Subsequently, the rank order of the families stabilizes, which makes it possible with a high degree of probability to make a conclusion about the genetic value of a plus tree. Height is a more stable parameter in comparison with diameter that is why this parameter is more suitable for a comparative assessment of the family productivity. The heritability coefficient, in the narrow sense of the basic biometric parameters, is from 0.02 to 0.16. The highest values were obtained for the oldest progeny tests with the highest quality of tending and selection of plus trees. It is possible to predict rather accurately the relative growth rate of plus tree families in terms of height starting from the age of 20, and in terms of diameter, from the age of 30.

Keywords: progeny tests, growth rate, rank order, plus tree families, age of assessment.

REFERENCES

1. Bondarenko A.S., Zhigunov A.V. Geneticheskaya obuslovlennost' skorosti rosta eli evropeyskoy v kul'ture [Genetically Determined Growth Rate of Norway Spruce in Culture]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2007, no. 1, pp. 42–48.

2. Vidyakin A.I. Geneticheskaya otsenka plyusovykh derev'yev eli po semennomu potomstvu [Genetic Evaluation of Spruce Plus Trees by Seed Offsprings]. *Agrarnyj vestnik Urala* [Agrarian Bulletin of the Urals], 2009, no. 5, pp. 82–84.

For citation: Zhigunov A.V., Bondarenko A.S. Age of Assessment for the Norway Spruce Genetic Properties in Progeny Tests. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2018, no. 5, pp. 65–81. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.5.65

3. Voronchikhin L.I., Vidyakin A.I., Ovechkin S.M. Puti povysheniya effektivnosti rabot po selektsii sosny i eli v Kirovskoy oblasti [Methods for Increasing the Efficiency of Pine and Spruce Tree Breeding in Kirov Region]. *Selektsiya tsennykh form drevesnykh porod i ikh ispol'zovaniye dlya sozdaniya tselevykh nasazhdeniy*: sb. nauch. tr. [Tree Breeding of Valuable Tree Species and Their Use for the Establishment of Target Plantations. Collection of Academic Papers], Voronezh, TSNILGiS Publ., 1989, pp. 79–83.

4. Dolgolikov V.I. O ranney diagnostike bystrogo rosta v vysotu u sosny i eli po pryamomu priznaku [About Early Direct Detection of Accelerated Height Growth for Pine and Spruce]. *Sostoyaniye i perspektivy razvitiya lesnoy genetiki, selektsii, semenovodstva i introduktsii. Metody selektsii drevesnykh porod*: sb. tez. dokl. [Status and Prospects of Forest Genetics, Breeding, Seed Production and Introduction: Tree Breeding Methods. Conf. Proc.], Riga, 1974, pp. 45–48.

5. Dragavtsev V.A. Sovremennyye sistemy selektsii rasteniy [The Modern Systems of Plant Breeding]. *Razrabotka osnov sistem selektsii drevesnykh porod: tez. dokl. soveshch., Riga, 22–25 sent. 1981 g.* [Development of the Basis for Tree Species Breeding Systems: Abstracts of the Meeting Reports, Riga, September 22–25, 1981]. Ed. by V.M. Rone, E.A. Pugach, Riga, 1981, part 1, pp. 70–73.

6. Egorov M.N. Ispytaniye potomstv kak odna iz klyuchevykh problem v genetike i selektsii drevesnykh porod (na primere *Pinus sylvestris* L.) [The Progeny Testing as One of the Key Problems in Tree Breeding (on the Example of *Pinus Sylvestris* L.)]. *Lesnoy Vestnik* [Forestry Bulletin], 2002, no. 5, pp. 37–45.

7. Zhigunov A.V., Bondarenko A.S., Nikolayeva M.A. Pervyye rezul'taty otbora elitnykh derev'yev eli evropeyskoy v Leningradskoy oblasti [Primary Results of Spruce Elite Trees Selection in Leningrad Region]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2012, no. 3, pp. 43–50.

8. Kartel' N.A., Mantsevich E.D. *Genetika v lesovodstve* [Genetics in Forestry]. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1970. 165 p. (In Russ.)

9. Kotov M.M., Lebedeva E.P. *Primeneniye biometricheskikh metodov v lesnoy selektsii*: ucheb. posobiye [The Use of Biometric Methods in Tree Breeding. Educational Textbook]. Gor'kiy, GGU Publ., 1977. 120 p. (In Russ.)

10. Maslakov E.L. *Formirovaniye sosnovykh molodnyakov* [Formation of Young Pine Stands]. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1984. 168 p. (In Russ.)

11. Maslakov E.L. Genezis i dinamika sotsial'nykh struktur sosny v faze individual'nogo rosta [Genesis and Dynamics of Social Structures of Pine in the Phase of Individual Growth]. *Tayezhnyye lesa na poroge XXI v.:* tr. SPbNIILKH [Taiga Forests on the Threshold of the 21st Century. Proc. of SPbNIILKH]. Saint Petersburg, 1999, pp. 42–51.

12. Mordas' A.A., Rayevskiy B.V., Akimova E.V. Rost i razvitiye polusibsovykh potomstv sosny obyknovennoy na rannikh etapakh ontogeneza [Growth and Development of Half-Sibs Scots Pine Progenies in the Early Stages of Ontogenesis]. *Nauchnyye osnovy selektsii drevesnykh rasteniy Severa* [Scientific Basis of North Forest Plant Breeding]. Petrozavodsk, Karel. NTS RAN Publ., 1998, pp. 43–50.

13. Nenyukhin V.N. *Vnutrividovaya gibridizatsiya i genetiko-selektsionnaya otsenka plyusovykh derev'yev v klonakh na lesosemennykh plantatsiyakh pervogo poryadka kak printsipy povysheniya produktivnosti nasazhdeniy sosny obyknovennoy (Pinus sylvestris)*: avtoref. dis. ... d-ra s.-kh. nauk [Intraspecific Hybridization and Genetic and Breeding Evaluation of Plus Trees in Clones on the First-Order Plantations as the Principles of Increasing Productivity of Scots Pine Forest Plantations (*Pinus sylvestris*): Dr. Agric. Sci. Diss.]. Moscow, 1997. 38 p.

14. *Osnovnyye polozheniya metodiki zakladki ispytatel'nykh kul'tur plyusovykh derev'yev osnovnykh lesobrazuyushchikh porod* [Fundamental Principles of the Methodology for Foundation of Progeny Tests for the Dominant Forest Tree Species]. Voronezh, TSNILGiS Publ., 1982. 18 p.

15. Razin G.S. O zakonakh i zakonomernostyakh rosta i razvitiya, zhizni i otmiraniya drevostoyev [On the Laws and Mechanisms of Growth and Development, Life and Dieback of Stands]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2012, no. 1, pp. 18–23.

16. Rone V.M. *Geneticheskiy analiz lesnykh populyatsiy* [Genetic Analysis of Forest Populations]. Moscow, Nauka Publ., 1980. 160 p. (In Russ.)

17. Sakharov V.I. Vozmozhnosti metoda fonovykh priznakov pri izuchenii fenogeneticheskoy struktury populyatsiy [The Potential of the Background Features in Studying of Phenogenetical Population Structure]. *Sostoyaniye i perspektivy razvitiya lesnoy genetiki, selektsii, semenovodstva i introduktsii: tez. dokl. soveshch.* [Status and Prospects of Forest Genetics, Tree Breeding, Seed Production and Introduction. Meeting Proc.]. Riga, 1974, pp. 103–106.

18. Sennov S.N. *Itogi 60-letnikh nablyudeniy za estestvennoy dinamikoy lesa*: tr. SPbNIILKH [Results of 60 Years Observations of Natural Forest Dynamics. SPbNIILKH Proc.]. Saint Petersburg, 1999. 98 p.

19. *Ukazaniya po lesnomu semenovodstvu v Rossiyskoy Federatsii* [Guidelines on Forest Seed Production in the Russian Federation]. Moscow, VNIITSlesresurs Publ., 2000. 198 p.

20. Tsarev A.P. Programmy lesnoy selektsii: zarubezhnyy i otechestvennyy opyt: obzor [Forest Tree Breeding Programs: Foreign and Domestic Experience. Review]. *Uchenyye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University], 2014, no. 2, pp. 70–76.

21. Tsarev A.P., Pogiba S.P., Trenin V.V. *Selektsiya i reproduktsiya lesnykh drevesnykh porod* [Breeding and Reproduction of Forest Tree Species]. Moscow, Logos Publ., 2003. 520 p. (In Russ.)

22. Etverk I.E. Rezul'taty ispytaniya potomstv eley odnogo nasazhdeniya [Progeny Test Results for a Spruce Stand]. *Razrabotka osnov sistem selektsii drevesnykh porod: tez. dokl. soveshch.*, Riga, 22–25 sent. 1981 g. [Development of Basics of Tree Species Breeding Systems: Abstracts of the Meeting Reports, Riga, September 22–25, 1981]. Riga, 1981, pp. 122–125.

23. Haapanen M., Velling P., Annala M.-L. Progeny Trial Estimates of Genetic Parameters for Growth and Quality Traits in Scots Pine. *Silva Fennica*, 1997, vol. 31, no. 1, pp. 3–12.

24. Jiang I.B.J. Early Testing in Forest Tree Breeding: a Review. *Forest Tree Improvement*, 1987, no. 20, pp. 45–78.

25. Sato T. Time Trends for Genetic Parameters in Progeny Tests of *Abies Sachalinensis*. *Silvae Genetica*, 1994, vol. 43, no. 5–6, pp. 304–307.

26. Ruotsalainen S. Increased Forest Production through Forest Tree Breeding. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2014, vol. 29, no. 4, pp. 333–344.

Received on June 17, 2018