

УДК 581.584

В.М. Білонога

ДИНАМІКА РЕПРОДУКТИВНОГО ЗУСИЛЛЯ У ПОПУЛЯЦІЯХ РОСЛИН РІЗНИХ ТИПІВ ЖИТТЄВИХ СТРАТЕГІЙ

Білонога В.М. Динамика репродуктивного усилия в популяціях рослин різних типів життєвих стратегій // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2008. – Вып. 24. – С. 57-66.

Приведены результаты исследований динамики репродуктивного усилия в популяциях различных типов жизненных стратегий вегетативно подвижных видов *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Adenostyles alliariae* (Gouan) A.Kerner и *Veronica baumgartenii* Roemer & Schultes. Установлены особенности функционирования репродуктивной сферы исследуемых видов растений в зависимости от эколого-ценотических условий произрастания. Проведен анализ перераспределения энергетических ресурсов между сферами генеративного и вегетативного размножения отдельных видов растений. Рассмотрена возможность использования коэффициента репродуктивного усилия в отношении вегетативного размножения с помощью специализированных органов.

Bilonoha V. Reproductive effort dynamics in different life-strategy plant populations // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2008. – 24. – P. 57-66.

The reproductive effort dynamics in different life-strategy plant populations are reviewed. *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Adenostyles alliariae* (Gouan) A.Kerner and *Veronica baumgartenii* Roemer & Schultes reproductive sphere functioning due to ecological and coenotic condition changes have been studied. Resource allocation into the sexual reproduction and cloning is analyzed. Possibility of the reproductive effort index application in cause of cloning has been revealed.

Самопідтримання популяцій рослин забезпечується за рахунок комплексу механізмів і пристосувань на індивідуальному та популяційному рівнях. Внесок кожної з популяційних підсистем (особини, клону, ценопопуляції, еко типу, фенотипу, популято ну і т.д.) у самопідтримання не є рівноцінним і визначається еколого-біологічними особливостями виду та характером екзогенних чинників. Реалізація базових функцій популяції – відновлення, розселення та еволюції в першу чергу залежить від функціонування репродуктивної сфери, що включає генеративне і вегетативне розмноження.

Ефективність генеративного розмноження та відновлення популяцій рослин залежить від багатьох чинників. Розміри квітконосних пагонів, кількість квіток та суцвіть, їх розташування на пагоні, інтенсивність формування, насіннева продуктивність і способи поширення насіння і плодів – це основні параметри, які характеризують функціонування так званої генеративної сфери, мають велике значення для самопідтримання популяції, хоча й не є рівнозначними. З іншого боку, вегетативне розмноження за певних обставин має свої переваги і часто є єдиною можливою формою самопідтримання популяції. Для досягнення максимально можливої рівноваги з середовищем і забезпечення життєздатності оптимальним є поєднання обох типів розмноження. При цьому, здатність ефективно перерозподіляти енергетичні та матеріальні ресурси між генеративною та

вегетативною сферами відповідно до зміни параметрів середовища є надзвичайно важливою і може оцінюватись за коефіцієнтом репродуктивного зусилля [9, 10]. Така здатність до алокації ресурсів визначає пластичність популяції, її спроможність протидіяти негативним зовнішнім впливам. Рівновага популяції чи окремої особини з довкіллям, забезпечення самопідтримання та відновлення, може досягатись за рахунок зміни активності функціонування генеративної або вегетативної сфер [5].

Перерозподіл енергії та речовини звичайно виявляється у змінах біомаси окремих органів, які є структурно-функціональними елементами генеративної або вегетативної сфер. Співвідношення між обсягом енергетично-матеріальних ресурсів, спрямованих на формування і функціонування генеративної та вегетативної сфери, визначається як показник репродуктивного зусилля. Аналіз репродуктивного зусилля може бути інструментом оцінки стану популяції чи її окремих підсистем, характеристики стану угруповання загалом.

Здебільшого, репродуктивне зусилля розглядається як показник за допомогою якого здійснюється оцінювання співвідношення енергетичних витрат, спрямованих на формування органів статевого розмноження і асимілюючих структур [6, 9, 10]. Опосередкованим свідченням алокації можуть бути різні параметри, зокрема розміри генеративних пагонів, асимілюючих листків, кількість суцвіть та квіток, плодів тощо. Водночас, у випадку коли вегетативне розмноження є істотним (а нерідко єдиним можливим) способом відновлення, постає питання оцінки розподілу ресурсів між асимілюючими і генеративними органами та сферою спеціалізованого вегетативного розмноження. У цьому випадку важливими є енергетичні „субсидії” у формування і розвиток кореневищ, столонів, бруньок поновлення, загалом, будь-яких органів, які забезпечують вегетативне відновлення. При цьому, спрямованість і амплітуда алокації енергетично-матеріальних ресурсів визначається не тільки параметрами довкілля, але й життєвою формою виду і типом популяційної стратегії.

З метою вивчення особливостей розподілу енергетичних ресурсів між різними репродуктивними сферами нами було досліджено декілька популяцій трьох модельних видів рослин – відмінних за життєвою формою і типом стратегії, в контрастних умовах місцезростання.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктами досліджень були *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner та *Veronica baumgartenii* Roemer & Schultes. Зазначені види належать до різних життєвих форм і стратегій, входять до складу відмінних типів рослинних угруповань, поширених як у гірських, так і рівнинних умовах. Разом з тим, усі вони спроможні поєднувати два типи розмноження – насіннєве і вегетативне, зміщуючи акценти у способі самовідновлення в залежності від умов середовища.

Для вивчення особливостей індивідуального розвитку застосовано багаторічні спостереження за повним і частковим онтогенезом модельних особин, включаючи дослідження насіннєвих проростків *in vitro* [2]. Вивчення насіннєвої продуктивності та вегетативного розмноження проводились згідно традиційних методик [7]. Враховуючи особливості індивідуального розвитку для оцінки репродуктивного зусилля модельних видів рослин, було використано різні параметри. В тому числі – кількість квіток або насіння на пагоні, маса пагону та сумарна асимілююча площа

листів. За подібною схемою було зроблено спробу оцінити функціонування сфери спеціалізованого вегетативного розмноження. У цьому випадку репродуктивне зусилля для *Calamagrostis epigeios* визначалось як співвідношення кількості бруньок поновлення, сформованих на підземних кореневищах, до надземної фітомаси особини. Відповідно, коефіцієнти репродуктивного зусилля, отримані на основі аналізу генеративної сфери, означені як G-репродуктивне зусилля. У випадку оцінки активності формування спеціалізованих органів вегетативного розмноження – V-репродуктивне зусилля.

Результати досліджень

Репродуктивне зусилля є алометричним морфометричним показником і визначається за співвідношенням певних метричних параметрів. Наприклад, співвідношенням маси репродуктивних органів чи фотосинтезуючої поверхні, чи кількості квіток (насіння, плодів) тощо до загальної маси особини. Використання кожного з перелічених параметрів має свої переваги й недоліки і остаточний вибір визначається метою дослідження та методичними особливостями. Відтак, для оцінки репродуктивного зусилля видів різних життєвих форм і стратегій доводиться враховувати різні параметри. У підсумку найсуттєвішою є інформація щодо тенденцій змін репродуктивної алокації, а не абсолютні значення окремих параметрів.

Calamagrostis epigeios відноситься до групи багаторічних рослин виразно поліцентричного типу біоморфи. Геофіт-гемікриптофіт, з широкою екологічною амплітудою, в Україні трапляється у лісовій, лісостеповій зонах та горах Криму [4]. У *C. epigeios* бруньки відновлення закладаються біля основи вкорочених міжвузлів в зоні зміни напрямку росту пагону – від плагіотропного до ортотропного. Формування дочірніх парціальних особин спостерігається вже у прегенеративному стані. Дернина нараховує до 10 екстраординарних пагонів і, здебільшого, не перевищує у діаметрі 7 см. Неспеціалізована пізня дезінтеграція відсутня. Дорослі особини високого рівня життєвості характеризуються наявністю 2-3 вкорочених вегетативних і до 7 генеративних пагонів. Кількість стolonів залежить від умов місцезростання та життєвості особин і в середньому не перевищує 5. Новоутворені дочірні дернини можуть зберігати зв'язок з материнською особоною протягом кількох років. Старіння особин пов'язане з поступовим зниженням активності формування стolonів, зменшенням кількості надземних пагонів.

Завдяки численним підземним кореневищам вид надзвичайно вегетативно рухливий і активно захоплює первинні субстрати. Типовий експлерент *C. epigeios* водночас характеризується й достатньо високою конкурентною здатністю і спроможний зберігатись у сформованих угрупованнях тривалий час. Зокрема, домінуючи на піонерних етапах первинних сукцесій на техногенних субстратах, *C. epigeios* протягом багатьох років може утримуватись у фітоценозі на рівні стабільного компонента на пізніших етапах розвитку рослинного покриву [1]. Таким чином, можна стверджувати, що вид володіє комплексом механізмів і пристосувань, характерних для різних типів життєвих стратегій – r, k та s.

В ході досліджень встановлено, що у популяції *C. epigeios* в угрупованнях, які формуються у процесі реалізації первинної сукцесії, паралельно із розподілом і

заповненням екологічних ніш відбувається поступове зменшення загальної маси особин (рис. 1).

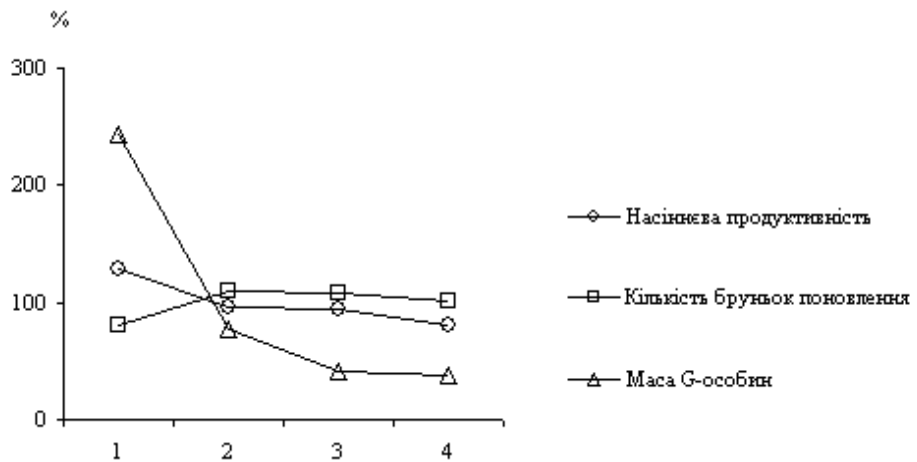


Рис. 1. Динаміка основних параметрів репродуктивної сфери *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth на різних етапах формування фітоценозу, % (етапи сукцесії: 1 – піонерна, 2 – довгокореневищна, 3 – кореневищно-дерновинна, 4 – дерновинна).

Також зменшується насіннева продуктивність та інтенсивність вегетативного поновлення. При цьому, має місце перерозподіл енергетичних ресурсів з генеративної у вегетативну сферу особин. На тлі зменшення розмірів генеративних пагонів, кількості квіток і насінневої продуктивності спостерігається відносно збільшення запасів спеціалізованих підземних пагонів розмноження – їх маса, довжина та кількість бруньок поновлення на них. Трансформація еколого-ценотичних умов в процесі реалізації сукцесії вимагає від популяції зміни акцентів щодо способів самопідтримання. Відтак посилення конкуренції в угрупованні супроводжується зростанням ролі вегетативного розмноження, оскільки ефективність насінневого розмноження є надзвичайно низькою і „субсидувати” енергетично генеративну сферу стає недоцільним. Це може розглядатись як результат внутрішніх структурно-функціональних перебудов на індивідуальному рівні, спрямованих на підвищення ефективності використання життєвих ресурсів.

У випадку з *C. epigeios* коефіцієнт G – репродуктивного зусилля визначався як відношення насінневої продуктивності до надземної фітомаси особин, а V -репродуктивного зусилля як відношення кількості бруньок поновлення на спеціалізованих підземних пагонах до надземної маси особин. Загальні тенденції змін G - і V -репродуктивного зусилля у сукцесійному ряду засвідчують поступове їх зростання. При цьому, інтенсивність такого зростання дещо сповільнюється відповідно до заповнення екологічних ніш в угрупованні. Таким чином, репродуктивне зусилля обох типів у *C. epigeios* є найнижчим у період функціонування популяції як r -стратега і поступово зростає протягом періодів k - і s -стратега (рис. 2).

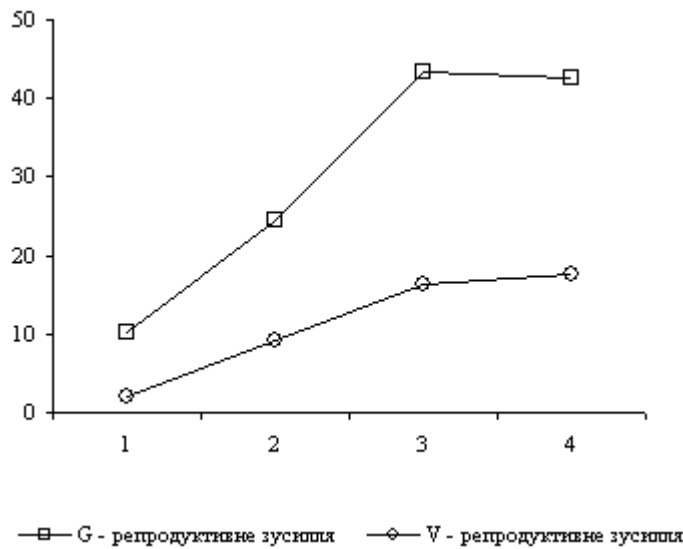


Рис. 2. Динаміка репродуктивного зусилля *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth на послідовних етапах первинної сукцесії (етапи сукцесії: 1 – піонерна, 2 – довгокореневищна, 3 – кореневищно-дерновинна, 4 – дерновинна).

Adenostyles alliariae є трав'яним полікарпіком з коротким розгалуженим кореневищем. Гемікриптофіт. В Україні поширений у субальпійському та верхній частині лісового поясу Карпат, помірно світлолюбний, тяжіє до вологих субстратів різних типів з рН 6-7. Дорослі особини – це відносно компактні парціальні утворення, що складаються із системи надземних вкорочених пагонів на горизонтальних кореневищах 2-3 порядків. Генеративні пагони монокарпічні, утворюються з термінальних бруньок вкорочених надземних пагонів.

Період формування генеративних структур істотно варіює і залежить від умов місцезростання, віку та життєвості особини. Мінімальна тривалість розвитку генеративного пагону спостерігається у дорослих особин високої життєвості і, зазвичай, складає 3-4 роки. Бруньки відновлення, які закладаються у пазухах асиміляційних листків вкорочених надземних пагонів, за сприятливих умов реалізуються у нові центри розростання. Їхня загальна кількість узгоджується з тривалістю дозрівання термінальної бруньки та кількістю листків, сформованих протягом цього часу. В досліджуваних умовах *A. alliariae* розмножується насіннево та вегетативно шляхом партикуляції материнської особини. За наявності декількох центрів розростання особини високої життєвості генерують щорічно. Рівень вегетативної рухливості порівняно низький [2]. В типових умовах місцезростання характеризується як патієнт з певними ознаками k-стратега. Аналіз індивідуального розвитку та популяційної структури *A. alliariae* засвідчив низку відмінностей щодо перебігу онтогенезу, насінневої продуктивності та вегетативного відновлення у різних еколого-ценотичних умовах [3].

З огляду на особливості індивідуального розвитку оцінка репродуктивного зусилля *A. alliariae* проводилась з врахуванням величини фотосинтезуючої поверхні листків вкорочених пагонів, кількості циклів при формуванні генеративних пагонів і сумарної кількості квіток у суцвіттях. В різних еколого-ценотичних умовах тривалість розвитку генеративних структур коливається в середньому від 3 до 5 років. В окремих випадках період дозрівання поліциклічного пагону може тривати значно довше. Відтак величина фотосинтезуючої поверхні листків збільшувалась в n разів відповідно до кількості років дозрівання квітконосного пагону. Найтривалішим – до 5 років, є формування генеративних структур в екстремальних умовах – під наметом деревного ярусу *Picea abies* (L.) Karst. і в угрупованнях з домінуванням *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. на висотах близько 1700 м н.р.м. Кількість циклів зменшується до 3-ох на нижчих гіпсометричних рівнях в угрупованнях щучника дернистого (1620 м н.р.м.) і до 2-ох – на висоті 1480 м в *Alnetum herbosum*.

На основі отриманих даних було розраховано реальне та „ідеальне” репродуктивне зусилля. Останнє відображає гіпотетичну ситуацію, коли кількість циклів формування генеративного пагону є однаковою в усіх типах місцезростання. Комплексна оцінка темпів індивідуального розвитку та стану окремих ценопопуляцій засвідчила, що найоптимальніші умови існування для виду зосереджені на висотах поширення зеленівільхового криволісся. Тут максимальною є кількість квіток на генеративному пагоні, площа листків поліциклічних (генеруючих і тимчасово негенеруючих) пагонів, їх висота й маса (рис. 3).

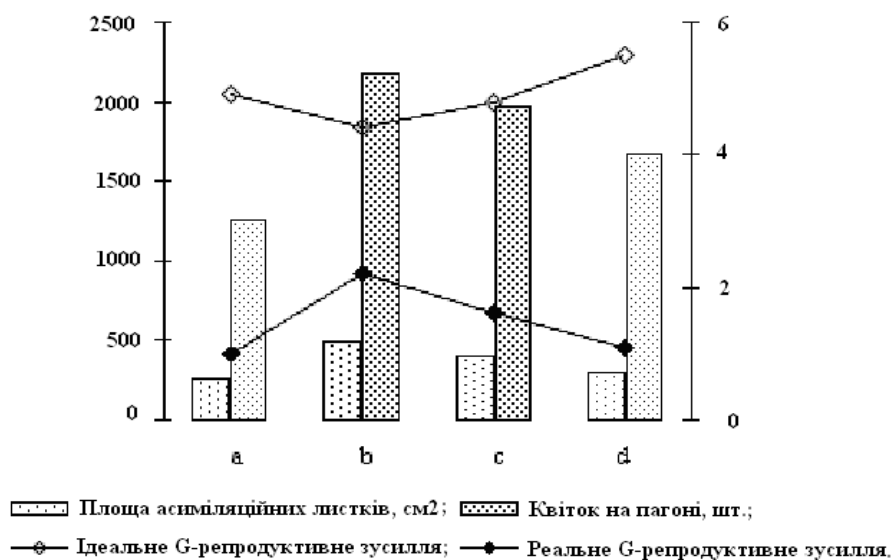


Рис. 3. Репродуктивне зусилля *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner в різних еколого-ценотичних умовах (a – *Piceetum myrtillosum*, 1370; b – *Alnetum herbosum*, 1480; c – *Deschampsietum*, 1620; d – *Deschampsietum*, 1700).

Скорочення тривалості вегетаційного періоду, суми річних температур повітря на вищих висотах і недостатнє освітлення у смерековому лісі супроводжується зменшенням маси асимілюючих органів. Вимушені втрати у генеративній сфері відбуваються коштом маси генеративного пагону [8]. Водночас тут спостерігається зменшення коефіцієнту репродуктивного зусилля. Натомість в угрупованнях з домінуванням вільхи зеленої на висотах близько 1500 м н.р.м. в оптимальних для *A. alliariae* еколого-ценотичних умовах реальне репродуктивне зусилля є найвищим. Слід зауважити, що площа асимілюючих листків і кількість квіток у цьому випадку теж досягає максимальних значень.

Порівняння реального та „ідеального” репродуктивного зусилля *A. alliariae* засвідчило важливість методики його оцінки. В оптимальних умовах „ідеальне” репродуктивне зусилля виявилось найнижчим і, навпаки, зростає в умовах екстремальних. Реальне зусилля має цілковито протилежну динаміку. Це підтверджує необхідність враховувати особливості індивідуального розвитку при обчисленні цього показника. Для видів з поліциклічним типом пагоноутворення кількість циклів у формуванні генеративної сфери є визначальним. Розрахунки репродуктивного зусилля з врахуванням лише даних одного вегетаційного періоду призводять до спотворення результатів досліджень і хибних висновків. Відтак об’єктивна інформація щодо перерозподілу ресурсів може бути отримана лише з врахуванням кількості циклів розвитку генеративних пагонів.

Veronica baumgartenii за типом біоморфи – явнополіцентричний вид із ранньою партикуляцією, яка відбувається завдяки вкоріненню окремих пагонів. Гемікриптофіт. Елементарною одиницею будови і наростання є моноциклічний монокарпічний пагін. *V. baumgartenii* поширений в субальпійському та альпійському поясах Східних і Південних Карпат та гірських масивах Балкан. В Українських Карпатах входить до складу рослинних угруповань на виходах скель, на еродованих ділянках схилів різної експозиції. Незважаючи на рясне квіткування і формування значної кількості насіння, насіннєве розмноження є епізодичним. Самопідтримання популяції здійснюється переважно вегетативним шляхом [3]. За типом життєвої стратегії вид може бути умовно класифікований як г-стратег на скельних екотопах з ознаками патіентності в угрупованнях з домінуванням щільнокущових злаків.

Дослідження двох популяцій *V. baumgartenii* на г. Шпиці та г. Брескул дозволили виявити існування певних відмінностей щодо індивідуального розвитку, структури і функціонування генеративної та вегетативної сфер. Такі відмінності зумовлюються, головним чином, рівнем антропогенного навантаження та еколого-ценотичними умовами місцезростання. З огляду на особливості життєвої форми виду найбільш консервативними виявились параметри висоти та маси пагонів, хоча й тут відхилення від середніх для популяції значень сягали 50 %. Натомість у генеративній сфері, в залежності від умов середовища, амплітуда коливань за окремими параметрами становила більш як 200%. Це стосується, перш за все, кількості квіток, насіння в окремих квітках і насіннєвої продуктивності [3, 8].

У популяції *V. baumgartenii* (г. Брескул), за відсутності антропогенного навантаження на важкодоступних скельних ділянках, відмічено найвище репродуктивне зусилля, яке обчислювалось як співвідношення кількості сформованих квіток на генеративних пагонах до маси останніх, – 206,9. Натомість в

умовах із антропогенним навантаженням (г. Шпиці) цей показник суттєво зменшується (рис. 4).

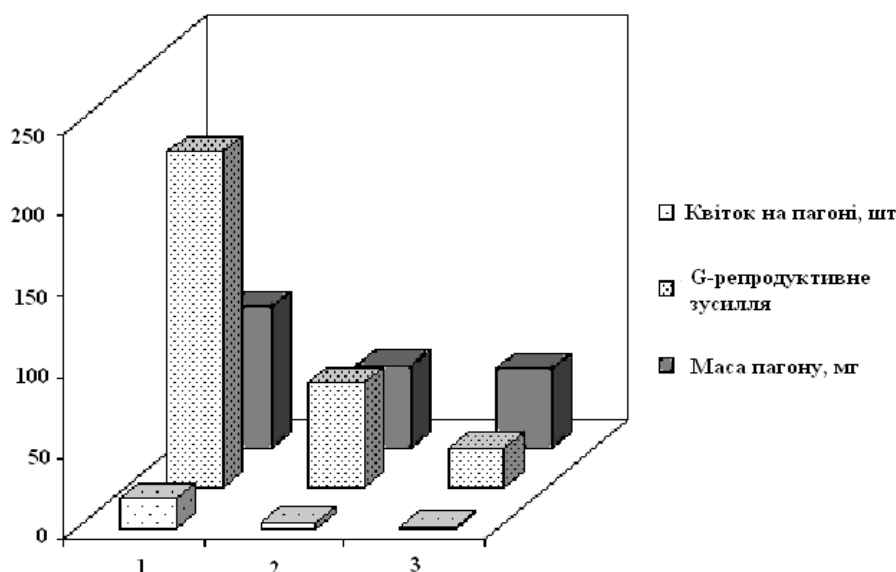


Рис. 4. Репродуктивне зусилля *Veronica baumgartenii* Roemer & Schultes в різних еколого-ценотичних умовах (1 – під охороною, 2 – антропогенно змінених, 3 – деградованих).

При цьому, інтенсивність антропогенного навантаження виявилась ключовим чинником. З огляду на моноциклічний тип пагоноутворення для оцінки репродуктивного зусилля *V. baumgartenii*, на відміну від попереднього виду – *A. alliariae*, достатнім є порівняння кількісних параметрів генеративної сфери одного року. Особливості перерозподілу ресурсів на індивідуальному рівні визначались шляхом порівняння кількості квіток на пагоні до його маси. Найнижчим репродуктивне зусилля є в локусах із глибокою деградацією рослинного покриву і становить 24,5 пункти. На ділянках з поміркованим антропогенним впливом цей коефіцієнт дорівнює 64,7.

Висновки

Структурно-функціональна організація репродуктивної сфери популяції рослин різних життєвих форм і стратегій є важливим показником стану і перспектив популяції загалом. Аналіз змін репродуктивного зусилля дозволяє оцінювати реакції популяції на дію зовнішніх чинників без огляду на їхню природу. Будь-які зміни у довкіллі провокують специфічні реакції на індивідуальному та груповому рівнях. При цьому, для вивчення особливостей репродукції слід враховувати специфіку життєвої форми, ефективність функціонування генеративного та вегетативного модулів. Різні типи пагоноутворення вимагають відмінних підходів у визначенні репродуктивного зусилля. Одномоментне порівняння енергетичних „субсидій” у

репродуктивну і асиміляційну сфери у період генерування особини не завжди дозволяє отримувати достовірні результати. Традиційний підхід визначення репродуктивного зусилля є прийнятним виключно для моноциклічного типу формування генеративних органів. Для його об'єктивної оцінки у випадках поліциклічного типу пагоноутворення необхідно враховувати повну тривалість їхнього розвитку, яка в різних еколого-ценотичних умовах може суттєво варіювати.

Для оцінки стану і перспектив окремих популяцій вегетативно рухливих видів рослин важливим є показник репродуктивного зусилля на рівні спеціалізованих органів вегетативного розмноження. За аналогією з широко вживаним репродуктивним зусиллям у генеративній сфері, оцінка алокації енергетичних ресурсів може здійснюватись і у сфері спеціалізованих структур, які забезпечують вегетативне розмноження. Результати досліджень засвідчили наявність кореляційних зв'язків між репродуктивним зусиллям у генеративній і вегетативній сферах у модельних видів, які, проте, мають свої видові особливості.

Популяціям різних типів життєвих стратегій властиві певні відмінності щодо характеру змін репродуктивного зусилля, проте в усіх випадках негативні зміни параметрів зовнішнього середовища провокують його зменшення. На індивідуальному рівні відбувається послаблення активності функціонування генеративної сфери, а матеріально-енергетичні ресурси спрямовуються на підтримання життєвості індивідууму. Для вегетативно рухливих видів характерним є збільшення частки спеціалізованого вегетативного розмноження. На груповому рівні зменшення репродуктивного зусилля супроводжується зниженням чисельності популяції в цілому або, принаймні, частки потомства насінневого походження. Такі зміни повинні розглядатись як загрозові у контексті забезпечення життєздатності популяцій, яким притаманні ознаки k- і s-стратегій. Для експлерентів і, особливо, видів, спроможних варіювати типом життєвих стратегій від r- до s-стратегій, зменшення репродуктивного зусилля може частково компенсуватись зростанням репродуктивного зусилля у сфері спеціалізованого вегетативного розмноження.

1. Білонога В.М., Малиновський А.К. Первинні сукцесії техногенних ландшафтів сірчаних родовищ // Праці НТШ. – Екологічна комісія. – Т. 7: Екологічний збірник – 2. Екологічні проблеми природокористування та біорозмаїття Львівщини. – Львів: НТШ. – 2001. – С. 71-78.
2. Білонога В.М. Онтогенез та популяційна структура *Adenostyles alliariae* (Gouan) A.Kerner (Asteraceae) в Українських Карпатах // Вісн. Львів. ун-ту. – Серія біол. – Вип. 2. 9. – Львів, 2002. – С. 69-76.
3. Білонога В.М. Популяції видів *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner, *Cirsium waldsteinii* Rouy, *Pulmonaria filarszkyana* Jáv., *Veronica baumgartenii* Roem. et Schult. // Внутрішньо популяційне різноманіття рідкісних, ендемічних і реліктових видів високогір'я Карпат / Ред. М.А. Голубець, К.А. Малиновський. – Львів: Поллі. – 2004. – С. 66-73.
4. Злаки України / Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. – К.: Наук. думка. – 1977. – 518 с.
5. Кияк В.Г., Білонога В.М. Зміни репродукції популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Карпат під впливом антропогенних факторів // Наук. вісн. Ужгор. нац. ун-ту. – Серія біол. – 2001. – № 9. – С. 222-224.
6. Кучер Є.М. Аутоекологічні особливості репродуктивного зусилля орхідних гірського Криму // Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Дніпропетр. нац. ун-т. – Дніпропетровськ, 2002. – 20 с.

7. Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 1960. – Т. 2. – С. 249-332.
8. Царик Й.И., Кияк В.Г., Дмитрах Р.І., Білонога В.М. Генеративне розмноження популяцій рослин високогір'я Карпат як ознака їхньої життєздатності // Вісн. Львів. ун-ту. – Серія біол. – 2004. – Вип. 36. – С. 50-56.
9. Thompson K., Stewart A.J.A. The Measurement and Meaning of Reproductive Effort in Plants // *The American Naturalist*, 1981. – Vol. 117, № 2. – P. 205-211.
10. Loehle C. Partitioning of Reproductive Effort in Clonal Plants: A Benefit-Cost Model // *Oikos*, 1987. – Vol. 49, № 2. – P. 199-208.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів