

ДИНАМИКА ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА У ДЕТЕРМИНАНТНЫХ И ИНДЕТЕРМИНАНТНЫХ СОРТОВ ГРЕЧИХИ

А.В. АМЕЛИН, доктор сельскохозяйственных наук, ORCID ID 0000-0001-9828-2509

***А.Н. ФЕСЕНКО**, доктор биологических наук, ORCID ID 0000-0002-7658-3471

В.В. ЗАЙКИН, кандидат сельскохозяйственных наук, ORCID ID 0000-0003-4633-7349

***И.Н. ФЕСЕНКО**, доктор биологических наук, ORCID ID 0000-0002-3612-422x

Е.И. ЧЕКАЛИН, кандидат сельскохозяйственных наук, ORCID ID 0000-0001-5897-9352

ФГБОУ ВО «ОРЛОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ Н.В. ПАРАХИНА»
E-mail: amelin_100@mail.ru

*ФГБНУ ФНЦ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР
E-mail: ivanfesenko@rambler.ru

*Селекция гречихи в России основана на использовании нескольких морфологических мутаций. Сельскохозяйственная практика отдала предпочтение главным образом детерминантным сортам, в основе которых моногенная мутация *d* (*det*), ограничивающая генеративное развитие побегов 3-5 соцветиями. С начала XXI века доля детерминантных сортов в общем объеме посевов гречихи в России возросла с 8,2% до 56,2%, что способствовало увеличению средней урожайности культуры в 1,5 раза. Устойчивое увеличение продуктивности детерминантных сортов в сравнении с традиционными (индетерминантными) предполагает существенные изменения в их физиологии, в том числе в регуляции процессов, связанных с фотосинтезом, а также с дополнительной оптимизацией донорно-акцепторных отношений. Сравнение сортов гречихи с детерминантным и индетерминантным типами роста не выявляет различий по интенсивности фотосинтеза в период до начала цветения. Однако во время налива семян различия между этими группами сортов, как правило, достоверны, и достигают максимума через 3 недели после начала цветения, то есть в период наиболее интенсивного формирования семян. Эти результаты показывают, что детерминантные сорта в среднем формируют более сильный "запрос на ассимилянты" в период массового налива семян по сравнению с индетерминантными сортами.*

Ключевые слова: гречиха, сорт, детерминантность, фотосинтез

Для цитирования: Амелин А.В., Фесенко А.Н., Заикин В.В., Фесенко И.Н., Чекалин Е.И. Динамика интенсивности фотосинтеза у детерминантных и индетерминантных сортов гречихи. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2022; 2(42):82-88. DOI: 10.24412/2309-348X-2022-2-82-88

DYNAMICS OF PHOTOSYNTHESIS INTENSITY IN BUCKWHEAT VARIETIES WITH INDETERMINATE VS. DETERMINATE GROWTH HABITS

A.V. Amelin, A.N. Fesenko*, V.V. Zaikin, I.N. Fesenko*, E.I. Chekalin

FSBEE HE «N.V. PARAKHIN STATE AGRARIAN UNIVERSITY, OREL»

*FSBSI «FEDERAL SCIENTIFIC CENTER OF LEGUMES AND GROATS CROPS»

Abstract: *Buckwheat breeding in Russia is applied several morphological mutations. Agricultural practice has given preference mainly to determinant varieties, which are based on a single-gene mutation d (det), which restricts the generative development of shoots to 3-5 inflorescences. Since the beginning of the 21st century, the share of determinant varieties in the buckwheat sowing area in Russia has increased from 8.2% up to 56.2%, which contributed to an increase in the average crop yield by 1.5 times. A steady increase in the productivity of determinant varieties in comparison with traditional (indeterminate) varieties implies significant changes in their physiology, including the regulation of processes associated with photosynthesis, as well as additional optimization of source-sink relationships. Comparison of buckwheat varieties with determinant and indeterminate types does not reveal differences in the photosynthesis intensity in the period before flowering. However, during the period of seed filling, the differences between these groups of varieties, as a rule, are significant, and reach a maximum 3 weeks after the start of flowering, that is, during the most intensive seed formation. These results show that determinant varieties, on average, form a stronger "demand for assimilates" during the period of mass seeds filling compared to indeterminate varieties.*

Keywords: buckwheat, variety, determinate growth habit, photosynthesis.

Введение

Fagopyrum esculentum Moench (гречиха обыкновенная) – вид, возделываемый в качестве крупяной или зерновой культуры во многих странах, в основном в России и Китае [1]. Планомерная селекция гречихи в России началась в 1900-х годах на Шатиловской опытной станции. Первым зарегистрированным результатом этой работы был сорт Богатырь, созданный отбором на выполненность зерна из местной культивируемой популяции. Начиная с 1960-х, селекция гречихи в России основана на использовании нескольких морфологических мутаций [2]. Сельскохозяйственная практика отдала предпочтение главным образом детерминантным сортам, в основе которых моногенная мутация d (det) [2-3], ограничивающая генеративное развитие побегов 3-5 соцветиями [2, 4]. Первый сорт такого типа (Сумчанка) районирован в 1985 году. С начала 21 века доля детерминантных сортов в общем объеме посевов гречихи в России возросла с 8,2% до 56,2%, что способствовало увеличению средней урожайности культуры в 1,5 раза [3].

Устойчивое увеличение продуктивности детерминантных сортов в сравнении с традиционными (индетерминантными) предполагает существенные изменения в их физиологии, в том числе в процессах, связанных с фотосинтезом. Хотя результаты экспериментов, направленных на выявление корреляции между интенсивностью фотосинтеза и продуктивностью растений, не всегда однозначны [5], интенсификация синтеза ассимилятов, очевидно, является основным фактором повышения продуктивности, наряду с оптимизацией донорно-акцепторных отношений.

Сравнение сортов гречихи с индетерминантным, т.е. традиционным, и детерминантным типом роста выявило некоторые различия в сезонной динамике фотосинтеза. В статье представлены результаты этой работы.

Материал и методы

Полевые опыты проведены в 2013-2015 годах в севообороте лаборатории селекции крупяных культур ФНЦ ЗБК. Объектами изучения являлись 9 сортообразцов гречихи обыкновенной:

1. Два местных сорта из Орловской области (образцы коллекции ВИР к-406 и к-1709);
2. Сорта традиционного типа с индетерминированным ростом (генотип DET/DET): Богатырь (районирован в 1938), Калининская (1954) и Шатиловская 5 (1967);
3. Детерминантные сорта (генотип det/det): Деметра (1995), Дождик (1998), Диккуль (1999), Девятка (2004).

Опытный материал выращивался на делянках площадью 10 м² в 4-х кратной повторности рендомизированным методом. Норма высева – 300 зерен/м². Уход за посевами и уборка

выполнялись по методическим рекомендациям для региона. Исследования проведены авторами данной публикации в рамках совместной научной работы.

Учёт интенсивности фотосинтеза осуществлялся на 3-м листе сверху (физиологически зрелом) главного стебля у 5-7 типичных для генотипа растениях, произрастающих в середине делянки, у которых не было повреждений вредителями и поражений болезнями. Замеры проводились в основные фазы роста («ветвление», «цветение + 10 дней», «цветение + 20 дней», «цветение + 30 дней») в режиме реального времени с 9 до 11 часов утра на интактных растениях с помощью портативного газоанализатора Li-COR – 6400 в соответствии с оригинальной методикой компании Li-COR. В измерительной камере прибора интенсивность света поддерживалась на уровне 1000 мкмоль (фотонов)/м²с, а температура воздуха 25°C.

Достоверность различий по урожайности традиционного (индетерминантного) и детерминантного типов оценивалась с помощью t-статистики.

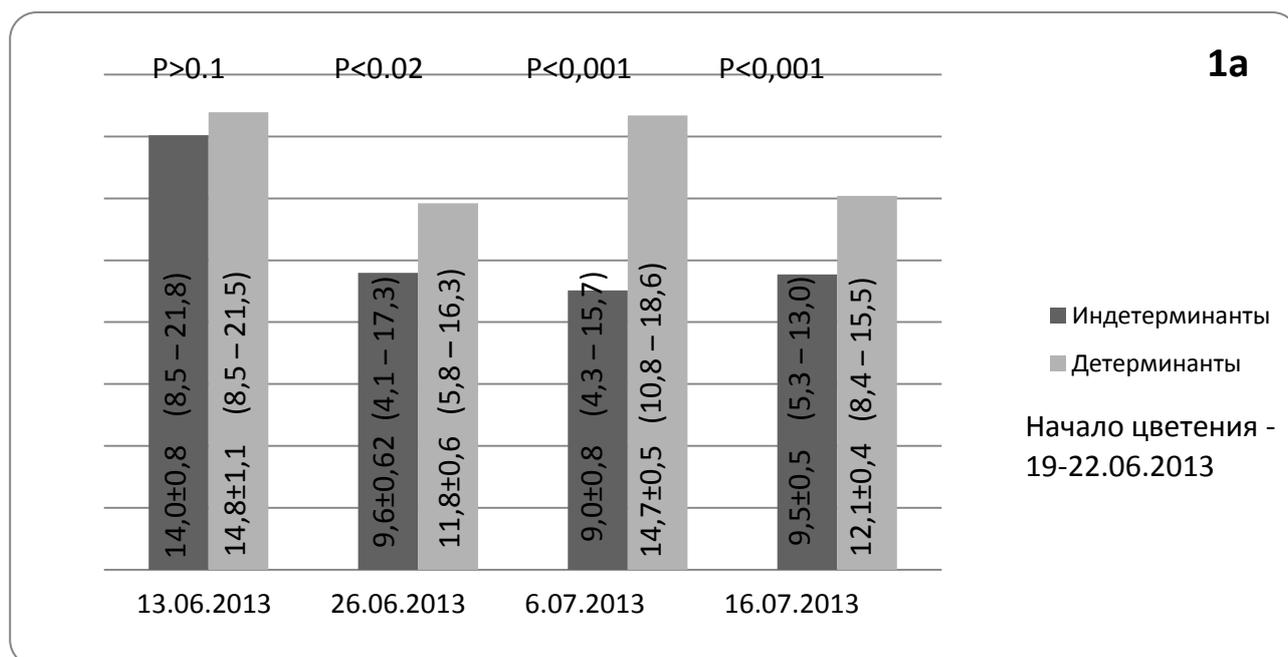
Результаты

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют, что в 2013 году до начала цветения ИФ листьев растений была максимальной, а в 2015 – минимальной для обеих групп сортов. Различия между показателями, полученными в 2013 и 2015 были как минимум двукратными. Однако сравнение показателей детерминантных и индетерминантных сортов не выявило достоверных различий (рис. 1).

Измерение ИФ через 10, 20 и 30 дней после начала цветения проведено в 2013, 2014 и 2015 годах. Полученные данные в этот период (кроме «10 дней после начала цветения» в 2014 г.) показали достоверные различия в пользу детерминантных сортов. Максимум эти различия всегда достигали через 20 дней после начала цветения, т.е. в период наиболее массового налива семян.

Максимумы интенсивности фотосинтеза среди растений детерминантных и индетерминантных сортов часто близки, с отклонениями в обе стороны. То есть, на уровне индивидуальных растений индетерминанты могут и не уступать детерминантам по интенсивности газообмена. Однако в среднем показатели детерминантов всегда были достоверно выше, когда измерения проводились на стадии массового налива семян.

Вероятно, это определяет более высокую и более стабильную урожайность зерна детерминантных сортов. Генотипическое варьирование интенсивности фотосинтеза в широких пределах свидетельствует о возможности отбора по этому признаку.



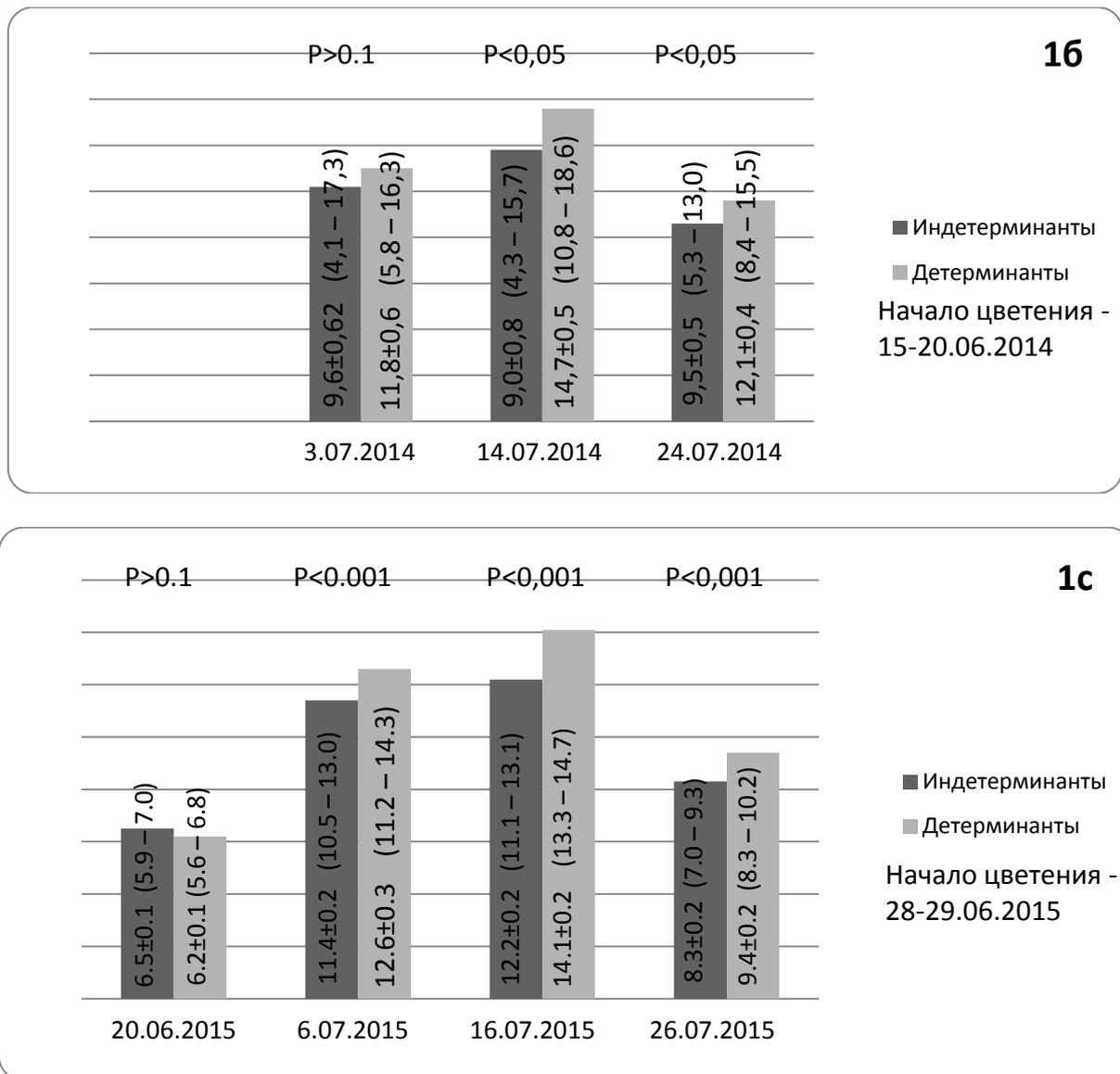


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, (средняя и лимиты) растений гречихи на разных стадиях онтогенеза в полевых условиях (2013 (1a), 2014 (1б), 2015 (1c) гг.)

Обсуждение

Интенсивность фотосинтеза листьев зависит от множества экзо- и эндогенных факторов, в том числе от устьичной проводимости [6], фазы роста и ярусного расположения [7], эффективности системы преобразования CO_2 в углеводы (source strength), с одной стороны, и от эффективности и скорости использования этих углеводов "потребителями" (sink strength) – с другой [8]. Известно так же, что интенсивность фотосинтеза имеет определенные рамки проявления, которые определяются, в частности, видовыми особенностями растений. К примеру, для сорго максимальные значения ассимиляции CO_2 достигали $42,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ [9]; для высокоурожайного сорта риса этот показатель находился на уровне $30\text{-}33 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ [10]. Лимитирующим фактором для фотосинтеза может также быть низкая освещенность [11] и недостаток CO_2 в воздухе: в экспериментах на рисе выявлен полиморфизм по реакции на увеличение концентрации CO_2 в воздухе, что было интерпретировано как различия между сортами по интенсивности потребления ассимилятов развивающимися семенами [12].

В силу этих и многих других факторов, фотосинтетический аппарат растений как правило работает не на полную мощность. Так, для вида *Vitis vinifera* (и других видов *Vitis*)

максимальная интенсивность фотосинтеза достигала $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ [13], хотя в большинстве случаев она укладывалась в диапазон $8\text{-}13 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ [14]. На *Eucalyptus globulus* удаление нескольких листьев увеличивало интенсивность фотосинтеза в оставшихся листьях [15]. В то же время, увеличение потребности в ассимилятах усиливает фотосинтез [16].

Установлено, что сорта гречихи, относящиеся к разным морфотипам, во время вегетативного роста не различаются по интенсивности фотосинтеза. Достоверные различия между группами сортов с детерминантным и индетерминантным типами роста проявляются лишь в период формирования семян. В настоящее время детерминантные сорта занимают более половины посевных площадей под гречихой в России. Более высокая их продуктивность чаще всего объясняется изменением баланса между конкурирующими потребителями ассимилятов, то есть между вегетативными меристемами и формирующимися семенами. Результаты нашей работы свидетельствуют и о том, что ограничения для формирования определенного количества семян на растении гречихи связаны скорее со способностью этих семян сформировать определенный совокупный "запрос" на ассимиляты, а не с ограничениями фотосинтетических возможностей листьев и/или конкуренцией с другими потребителями.

Все сорта гречихи формируют избыточное число цветков, большая часть которых редуцируется, не производя семена. Wardlaw [17] предложил гипотезу о существовании "иерархии" потребителей продуктов фотосинтеза, согласно которой некоторые органы имеют приоритет и, соответственно, в случае ограничения пула ассимилятов последними испытывают их нехватку. Такая иерархия обычно является результатом формирования определенной стратегии адаптации вида. Поскольку стратегия адаптации гречихи обыкновенной – способность к длительному интенсивному росту, среди потребителей продуктов фотосинтеза приоритет имеют вегетативные меристемы, а формирующиеся семена снабжаются по остаточному принципу. Это объясняет очень незначительный рост семенной продуктивности гречихи в результате отбора мощных и продуктивных растений [2].

Детерминантные сорта показывают более высокую и более стабильную урожайность (по сравнению с индетерминантными сортами), по-видимому, за счет формирования дополнительных семян на растении. Завязывание дополнительных семян на детерминантных растениях можно объяснить существенным снижением конкуренции со стороны вегетативного роста в период формирования семян. Однако, эта гипотеза не объясняет, почему формирование семян одновременно с вегетативным ростом у сортов индетерминантного типа обеспечивает меньшую потребность в ассимилятах, чем только формирование семян у детерминантных сортов. Кроме того, она не отвечает на вопрос, почему индетерминантные сорта не завязывают дополнительные семена с последующим повышением интенсивности фотосинтеза? Возможно, ограничение роста растений, вызванное мутацией *det*, приводит к некоторому изменению приоритетов в ряду потребителей ассимилятов, и позволяет инициировать развитие дополнительных семян. В то же время, конкретные физиологические изменения, сопровождающие переход от индетерминантного к детерминантному типу роста, пока остаются неизвестными.

Литература

1. Fesenko A.N., Fesenko N.N., Romanova O.I., Fesenko I.N. Crop Evolution of Buckwheat in Eastern Europe: Microevolutionary trends in the secondary center of buckwheat genetic diversity/ Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat. Eds. M. Zhou, I. Kreft, S.-H. Woo, N. Chrungoo, G. Wieslander. - Elsevier, - 2016. – P. 99-107.
2. Фесенко Н.В., Фесенко Н.Н., Романова О.И., Алексеева Е.С., Суворова Г.Н. Генофонд и селекция крупяных культур. Гречиха/ СПб.: ВИР, - 2006. – 196 с.
3. Фесенко А.Н., Фесенко И.Н. Развитие селекции и производства гречихи в России за 100 лет// Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. - 2019. - Т.180. - № 1. – С. 113-117.
4. Фесенко А.Н., Фесенко И.Н., Бирюкова О.В., Шипулин О.А. Генетический контроль числа соцветий на побегах детерминантной формы гречихи // Доклады РАСХН. - 2010. - № 1. – С. 9-10.
5. Driever S.M., Lawson T., Andralojc P.J., Raines C.A., Parry M.A.J. Natural variation in photosynthetic capacity, growth, and yield in 64 field-grown wheat genotypes// J. Exp. Bot.- 2014.- V. 65.- P. 4959-4973. doi:10.1093/jxb/eru253.

6. Амелин А.В., Фесенко А.Н., Заикин В.В., Чекалин Е.И. Особенности устьичной проводимости молекул воды листьями растений гречихи посевной *Fagopyrum Esculentum* Moench. // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2018. – № 4 (28). – С. 54-59. doi:10.24411/2309-348X-2018-00002.
7. Амелин А.В., Чекалин Е.И., Заикин В.В., Мазалов В.И., Сальникова Н.Б. Интенсивность фотосинтеза листьев у сортов сои в зависимости от фазы роста и ярусного расположения // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2017. – № 4 (24). – С. 53-58.
8. White A.C., Rogers A., Rees M., Osborne C.P. How can we make plants grow faster? A source-sink perspective on growth rate// J. Exp. Bot.- 2016.- V. 67.- P. 31-45. doi:10.1093/jxb/erv447.
9. Salas-Fernandez M.G., Strand K., Hamblin M.T., Westgate M., Heaton E., Kresovich S. Genetic analysis and phenotypic characterization of leaf photosynthetic capacity in a sorghum (*Sorghum* spp.) diversity panel// Genet. Resour. Crop Evol.// 2015.- V. 62.- P. 939-950. doi: 10.1007/s10722-014-0202-6.
10. Adachi S., Baptista L.Z., Sueyoshi T., Murata K., Yamamoto T., Ebitani T., Ookawa T., Hirasawa T. Introgression of two chromosome regions for leaf photosynthesis from an indica rice into the genetic background of a japonica rice// J. Exp. Bot.- 2014.- V. 65.- P. 2049-2056. doi: 10.1093/jxb/eru047.
11. Чекалин Е.И., Амелин А.В., Заикин В.В., Задорин А.М. Влияние интенсивности света на активность газообмена листьев и прилистников у белоцветковых сортов гороха // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2018. – №4(28). – С. 5-11. doi:10.24411/2309-348X-2018-11042.
12. Chen Ch.P., Sakai H., Tokida T. Usui Y., Nakamura H., Hasegawa T. Do the rich always become richer? Characterizing the leaf physiological response of the high-yielding rice cultivar Takanari to free-air CO₂ enrichment// Plant Cell Physiol.- 2014.- V. 55.- P. 381-391., doi:10.1093/pcp/pcu009.
13. Gamon J.A., Pearcy R.W. Photoinhibition in *Vitis californica*: interactive effects of sunlight, temperature and water status// Plant Cell Environ.- 1990.- V. 13.- P. 267-275. doi: 10.1111/j.1365-3040.1990.tb01311.x.
14. Correia M.J., Chaves M.M.C., Pereira J.S. Afternoon depression in photosynthesis in grapevine leaves: evidence for a high light stress effect// J. Exp. Bot.- 1990.- V. 41.- P. 417-426.
15. Eyles A., Pinkard E.A., Davies N.W. Corkrey R., Churchill K., O'Grady A.P., Sands P., Mohammed C. Whole-plant versus leaf-level regulation of photosynthetic responses after partial defoliation in *Eucalyptus globulus* saplings// J. Exp. Bot.- 2013.- V. 64.- P. 1625-1636. doi:10.1093/jxb/ert017.
16. Aranjuelo I., Sanz-Saez A., Jauregui I., Irigoyen J.J., Araus J.L., Sanchez-Diaz M., Erice G. Harvest index, a parameter conditioning responsiveness of wheat plants to elevated CO₂// J. Exp. Bot.- 2013.- V. 64.- P. 1879-1892. doi:10.1093/jxb/ert081.
17. Wardlaw I.F. The control of carbon partitioning in plants// New Phytol.- 1990.- V. 116.- P. 341-381. doi: 10.1111/j.1469-8137.1990.tb00524.x.

References

1. Fesenko A.N., Fesenko N.N., Romanova O.I., Fesenko I.N. Crop Evolution of Buckwheat in Eastern Europe: Microevolutionary trends in the secondary center of buckwheat genetic diversity/ Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat. Eds. M. Zhou, I. Kreft, S.-H. Woo, N. Chrungoo, G. Wieslander, Elsevier, 2016, pp. 99-107.
2. Fesenko N.V., Fesenko N.N., Romanova O.I., Alekseeva E.S., Suvorova G.N. Genofond i selekciya krupyanykh kultur. Grechihha [Theoretical basis of plant breeding. Buckwheat] SPb.: VIR, 2006, St.-Petersburg: Vavilov's Institute of Plant Industry, 2006, 196 p. (In Russian)
3. Fesenko A.N., Fesenko I.N. Razvitie selekcii i proizvodstva grechihhi v Rossii za 100 let. Trudi po prikladnoi botanike, genetike i selekcii. [Buckwheat breeding and production in Russia during the past 100 years. Proceedings on applied botany, genetics and breeding], 2019, V.180, no.1, pp.113-117. doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-113-117. (in Russian with English summary)
4. Fesenko A.N., Fesenko I.N., Biryukova O.V., Shipulin O.A. Geneticheskii kontrol chisla socvetii na pobegah determinantnoi formy grechihhi. Dokladi RASHN [Number of Inflorescences on Determinate Buckwheat Shoots], 2010, no.1, pp. 9-10. DOI: 10.3103/S1068367410010039 (In Russian)
5. Driever S.M., Lawson T., Andralojc P.J., Raines C.A., Parry M.A.J. Natural variation in photosynthetic capacity, growth, and yield in 64 field-grown wheat genotypes. J. Exp. Bot, 2014, V. 65, pp. 4959-4973. doi:10.1093/jxb/eru253.
6. Amelin A.V., Fesenko A.N., Zaikin V.V., Chekalin E.I. Osobennosti ust'ichnoj provodimosti molekul vody list'yami rastenij grechihhi posevnoj *Fagopyrum Esculentum* Moench [Features of stomatal conductance of water molecules by leaves of plants of buckwheat *fagopyrum esculentum moench*.]. Zernobobovye i krupyanye kul'tury, 2018, V. 4(28), pp. 54-59. doi:10.24411/2309-348X-2018-00002. (In Russian)
7. Amelin A.V., Chekalin E.I., Zaikin V.V., Mazalov V.I., Sal'nikova N.B. Intensivnost' fotosinteza list'ev u sortov soi v zavisimosti ot fazy rosta i yarusnogo raspolozheniya [Rate of the photosynthesis of leaves of varieties soybean depending on the growth phase and tiers of leaves]. Zernobobovye i krupyanye kul'tury, 2017, V. 4 (24), pp. 53-58. (In Russian)
8. White A.C., Rogers A., Rees M., Osborne C.P. How can we make plants grow faster? A source-sink perspective on growth rate. J. Exp. Bot, 2016, V. 67, pp. 31-45. doi:10.1093/jxb/erv447.
9. Salas-Fernandez M.G., Strand K., Hamblin M.T., Westgate M., Heaton E., Kresovich S. Genetic analysis and phenotypic characterization of leaf photosynthetic capacity in a sorghum (*Sorghum* spp.) diversity panel. Genet. Resour. Crop Evol., 2015, V. 62, pp. 939-950. doi: 10.1007/s10722-014-0202-6.

10. Adachi S., Baptista L.Z., Sueyoshi T., Murata K., Yamamoto T., Ebitani T., Ookawa T., Hirasawa T. Introgression of two chromosome regions for leaf photosynthesis from an indica rice into the genetic background of a japonica rice. *J. Exp. Bot.*, 2014, V. 65, pp. 2049-2056. doi: 10.1093/jxb/eru047.
11. Chekalin E.I., Amelin A.V., Zaikin V.V., Zadorin A.M. Vliyanie intensivnosti sveta na aktivnost' gazoobmena list'ev i prilistnikov u belocvetkovykh sortov goroha [Influence of intensity of light on activity of gas exchange of leaves and stipules at dry peas]. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2018, V. 4(28), pp. 5-11. doi:10.24411/2309-348X-2018-11042. (In Russian)
12. Chen Ch.P., Sakai H., Tokida T. Usui Y., Nakamura H., Hasegawa T. Do the rich always become richer? Characterizing the leaf physiological response of the high-yielding rice cultivar Takanari to free-air CO₂ enrichment. *Plant Cell Physiol*, 2014, V. 55, pp. 381-391, doi:10.1093/pcp/pcu009.
13. Gamon J.A., Pearcy R.W. Photoinhibition in *Vitis californica*: interactive effects of sunlight, temperature and water status. *Plant Cell Environ*, 1990, V. 13, pp. 267-275. doi: 10.1111/j.1365-3040.1990.tb01311.x.
14. Correia M.J., Chaves M.M.C., Pereira J.S. Afternoon depression in photosynthesis in grapevine leaves: evidence for a high light stress effect. *J. Exp. Bot.*, 1990, V. 41, pp. 417-426.
15. Eyles A., Pinkard E.A., Davies N.W. Corkrey R., Churchill K., O'Grady A.P., Sands P., Mohammed C. Whole-plant versus leaf-level regulation of photosynthetic responses after partial defoliation in *Eucalyptus globulus* saplings. *J. Exp. Bot.*, 2013, V. 64 pp. 1625-1636. doi:10.1093/jxb/ert017.
16. Aranjuelo I., Sanz-Saez A., Jauregui I., Irigoyen J.J., Araus J.L., Sanchez-Diaz M., Erice G. Harvest index, a parameter conditioning responsiveness of wheat plants to elevated CO₂. *J. Exp. Bot.*, 2013, V. 64, pp. 1879-1892. doi:10.1093/jxb/ert081.
17. Wardlaw I.F. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol*, 1990, V. 116, pp. 341-381. doi: 10.1111/j.1469-8137.1990.tb00524.x.