

УДК 502.55:577.3

АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ОДУВАНЧИКА ЛЕКАРСТВЕННОГО В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ АТМОСФЕРЫ АВТОМОБИЛЬНЫМ ТРАНСПОРТОМ

© 2014 г. Г. В. Воробьев*, А. Ю. Алябьев**, Т. И. Огородникова**,
А. Ф. Хамидуллин*, В. Н. Воробьев**

*Казанский (Приволжский) федеральный университет
420008 Казань, ул. Кремлевская, 18

**Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН
420111 Казань, ул. Лобачевского, 2/31, а/я 30
e-mail: vorobyev@mail.knc.ru

Поступила в редакцию 28.01.2013 г.

Методами микрокалориметрическим, газометрическим и ядерного магнитного резонанса (ЯМР) определяли тепловыделение, газообмен и проницаемость мембран корней одуванчика лекарственного разных морфологических форм из популяций, отличающихся по загрязненности атмосферы. Морфологические формы одуванчика лекарственного различаются по уровню энергетического обмена. Форма с повышенным уровнем метаболизма (*T. off. f. dahlstedtii*) была более устойчива к загрязнению атмосферы автомобильным транспортом.

Ключевые слова: *Taraxacum officinale* Wigg, s.l., ЯМР-релаксация, газообмен, тепловыделение, загрязнение атмосферы.

DOI: 10.7868/S0367059714020103

Загрязнение городских территорий достигло уровня экологически значимого фактора, лимитирующего выживаемость многих видов растений. Реализуя в рамках возможностей свой адаптивный потенциал, растения модифицируют метаболические процессы, что позволяет повысить сопротивляемость антропогенным стрессорам (Безель и др., 2001).

Одуванчик лекарственный широко используется в качестве тест-объекта экологических исследований (Безель и др., 1998; Евсеева и др., 2002; Савинов и др., 2007; Шашурин, Журавская, 2007). Адаптивные возможности популяций одуванчика оцениваются по жизнеспособности семенного потомства (Позолотина, 2001; Позолотина и др., 2006), уровню сопряженности морфометрических признаков (Жуйкова, Безель, 2009), степени перекисидации мембранных липидов (Савинов и др., 2007) и др. Проявляя два типа защитных реакций на внешнее воздействие, растения способны на онтогенетические переключения от сопротивления к устойчивости при минимизации энергетических затрат с возрастом (Воеге et al., 2007). Увеличение устойчивости с возрастом характерно для многих видов растений (Brandt, Lamb, 1994; Warner, Cushman, 2002).

В настоящей работе сделана попытка выявить различия в защитных реакциях, определяемых по корреляции тепловыделения, дыхания и водной проницаемости мембранного “сэндвича” (плазмалемма + тонопласт), у растений одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.) двух морфологических форм (*T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*) городских ценопопуляций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследований был выбран одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. — растение из семейства Asteraceae Dumort. (Compositae Giseke), род *Taraxacum officinale* Wigg. (Бакин и др., 2000). Одуванчик — факультативный апомикт. В пределах вида различают большое количество апомиктических разновидностей — микровидов, биотипов меньшего размера, имеющих морфологические отличия, утративших способность к перекрестному опылению и существующих в одних биотопах. В практической систематике с определенной долей условности такие группы приравниваются к “нормальным” амфимиктическим видам. Жизненная форма, структура однолетних и многолетних органов

Таблица 1. Удельные значения выбросов автомобилей в зоне регулируемого перекрестка (среднее \pm SD, $n = 4$), г/мин

Вещество	Популяция	
	№ 2-Татарстан	№ 3-Горьковское шоссе
СО	6248 \pm 93	16120 \pm 192
NO _x (в расчете на NO ₂)	203 \pm 5.2	399 \pm 2.9
СН	542 \pm 9.2	1353 \pm 18.2
SO ₂	32 \pm 0.74	68 \pm 0.49
Формальдегид	4.8 \pm 0.13	8.8 \pm 0.08
Свинец	6.8 \pm 0.09	18.36 \pm 0.22
Бенз(а)пирен	0.0044 \pm 8.E-5	0.0105 \pm 0.0001

у всех микровидов комплекса *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. одинакова. Одуванчик – многолетний травянистый стержнекорневой факультативно корнеотпрысковый поликарпик с симподиальной системой вегетативных побегов (Ермакова, 1990). Биотипы различаются формой и степенью рассеченности листовой пластинки, долей и их зубцов (Жуйкова, 2009). Нами определены две морфологические формы: одуванчик Дальштедта (*T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil.) и одуванчик гребенчатовидный (*T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil.), которые хорошо различимы на генеративной стадии онтогенеза. Известно, что данные морфологические формы на популяционном уровне проявляют различия в устойчивости к химическому загрязнению среды (Жуйкова, Безель, 2009).

Для исследований использовали растения молодого генеративного (q_1) онтогенетического состояния, которые отбирали с пробных площадок размером 10 \times 40 м, поделенных на три участка. Ценопопуляция № 1 рассматривалась в качестве условно-контрольной: она расположена на опушке смешанного леса, находящегося в 7 км от города и в 0.1 км от проселочной дороги (район пос. Усады). Предполагается, что воздействие выбросов автомобильного транспорта на нее минимально. Ценопопуляции № 2 и № 3 представлены газонами, расположенными вблизи регулируемых перекрестков на ул. Татарстан и ул. Горьковское шоссе соответственно.

Расчет выбросов автотранспорта в районе регулируемого перекрестка проводился согласно “Методике определения выбросов автотранспорта для проведения сводных расчетов загрязнения атмосферы городов” (утверждена приказом Госкомэкологии России № 66 от 16 февраля 1999 г.) (интернет ресурс). Согласно этим расчетам, исследуемые ценопопуляции можно отнести к загрязненной (№ 2) и сильно загрязненной (№ 3, табл. 1).

Собранные семена хранили в бумажных пакетах при комнатной температуре в сухом месте. Для экспериментов были использованы выполненные семена, отличающихся по цвету семенной оболочки. Семена одуванчика проращивали в двух повторностях (по 50 семян каждая) в чашках Петри на отстоянной водопроводной воде (Martinkova et al., 2011). Энергию прорастания определяли на 7-е сутки проращивания.

Сегменты апикальной части главного корня четырех или шести растений длиной 10 мм помещали в измерительную ампулу датчика ЯМР-релаксометра. Для оценки трансмембранного обмена воды использовался метод спинного эхо ЯМР (Анисимов, Раткович, 1992). Времена спин-решеточной – T_1 (Идиятуллин и др., 1990) и спин-спиновой – T_2 (Carr, Purcell, 1954; Meiboom, Gill, 1958) релаксаций измеряли на частоте протонного резонанса 19.2 МГц при комнатной температуре с точностью более 95%. На основании полного набора релаксационных данных определяли время протонного обмена (τ) между водой вакуоли и водой клеточной стенки. Обратная величина этого показателя ($1/\tau$) характеризует скорость протонного обмена через полупроницаемый барьер, или проницаемость мембран (Анисимов, Раткович, 1992). Средние значения $1/\tau$ были рассчитаны по трем биологическим повторностям.

Тепловыделение регистрировали дифференциальным темновым микрокалориметром LKB-2277 (Bio Activity Monitor, Швеция). Для определения тепловыделения усредненную для трех растений навеску корней (30–40 мг) помещали в калориметрическую ампулу объемом 3 см³ с 1 см³ отстоявшейся водопроводной воды. Время термостатирования образца до начала измерений – 30 мин. Рабочий диапазон чувствительности усилителя – 100 мкВ. Измерения проводили при температуре 30°C (Alyabyev et al., 2007). Одна биологическая повторность – три ампулы. Средние значения были рассчитаны по трем биологическим повторностям.

Дыхательный газообмен регистрировали манометрическим методом в аппарате Варбурга (Семихатова, Чулановская, 1965). Навеску отсеченных корней (по 150 мг от трех растений в трех повторностях) помещали в сосудики Варбурга и после 10-минутного термостатирования измеряли потребление кислорода при температуре 30°C. Средние значения были рассчитаны по трем биологическим повторностям.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемые морфологические формы одуванчика лекарственного различаются по стратегии выживания. У *T. dahlstedtii* проявляется защитная компонента в онтогенетической стратегии выжи-

Таблица 2. Интенсивность дыхания (мкл O_2 /г сырой массы · ч) и тепловыделения (мкВт/г сырой массы) корней морфологических разновидностей одуванчика лекарственного молодого генеративного состояния (q_1) (среднее \pm SD, $n = 3$)

Популяция	<i>T. off. f. pectinatiforme</i>		<i>T. off. f. dahlstedtii</i>	
	дыхание	тепловыделение	дыхание	тепловыделение
№ 1-Усады	179 \pm 10	358 \pm 10	273 \pm 17	657 \pm 24
№ 2-Татарстан	212 \pm 46*	634 \pm 65***	263 \pm 25	831 \pm 127**
№ 3-Горьковское шоссе	128 \pm 24**	282 \pm 51**	170 \pm 7.7***	482 \pm 113**

Примечание: * – $p < 0.055$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

вания, а у *T. pectinatiforme* – комбинированная стрессово-защитная (Жуйкова, Безель, 2009). Тип стратегии был определен из уровня сопряженности морфометрических признаков. На уровне физиологических процессов исследуемые морфологические формы проявляют различия в интенсивности дыхания и тепловыделения в зависимости от загрязненности (табл. 2). Эти показатели были существенно ниже у форм, произрастающих в условиях ул. Горьковское шоссе (сильное загрязнение), а при сравнении двух форм более низкие показатели были у *T. off. f. pectinatiforme*.

Известно, что резкое снижение тепловыделения при экстремальном засолении в 500 мМ NaCl (Alyabuev et al., 2007) является защитной реакцией клетки и сопряжено с защитным торможением метаболизма (Мелехов, 1983). При существующей конкуренции за метаболическую энергию между процессами повреждения и репарации торможение метаболизма способствует сдвигу соотношения в направлении использования энергии на репарацию (Criddle et al., 1989). Рассчитать количество этой энергии можно, сделав некоторые преобразования. Образующуюся при дыхании энергию ($E_{\text{дых}}$) оценивали по изменению энтальпии на 1 нмоль потребленного для окисления

субстрата O_2 (Hansen et al., 1994), используя коэффициент, равный 455 мкВт/нмоль. Полученное преобразование дает возможность определить количество сохраненной при дыхании энергии (ΔH) (Петров, 1975), которую рассчитывали как разность между общим количеством энергии, образовавшейся при окислении дыхательного субстрата ($E_{\text{дых}}$), и потерями энергии в форме тепла (рис. 1).

Для *T. off. f. dahlstedtii* характерен более высокий уровень как $E_{\text{дых}}$, так и ΔH во всех исследованных ценопопуляциях. Достоверно различимы ($p < 0.001$) величины ΔH у одуванчика гребенчатовидного из популяций условно-контрольной и № 3. Не достоверны различия ΔH между *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* из ценопопуляций № 2 и № 3. Можно отметить рост $E_{\text{дых}}$ у одуванчика гребенчатовидного ($p < 0.053$) в условиях ценопопуляции № 2. Представление об изменениях затрачиваемой на жизнедеятельность энергии дает отношение $\Delta H/E_{\text{дых}}$ (рис. 2). В условно-контрольной ценопопуляции обе морфологические формы на процессы метаболизма тратят менее 50% $E_{\text{дых}}$, в ценопопуляции № 2 – более 55% ($p < 0.05$). Известно, что стресс, индуцируя избыточную акти-

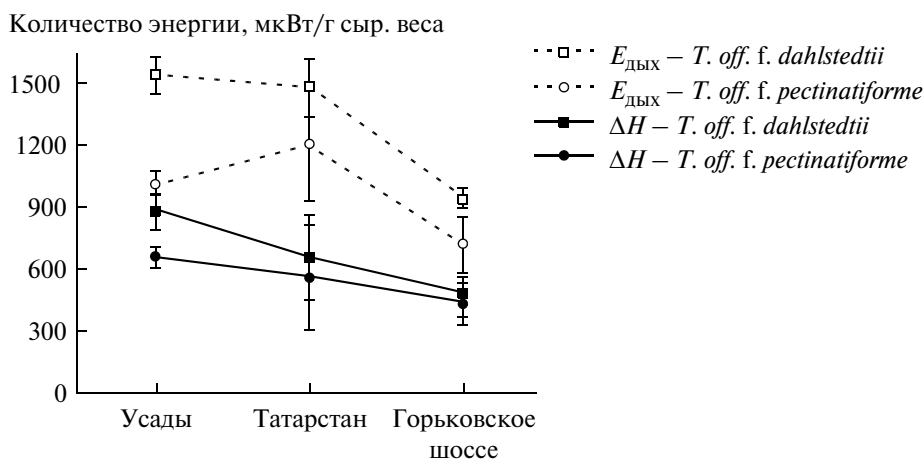


Рис. 1. Изменение $E_{\text{дых}}$ и ΔH *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* в зависимости от загрязненности.

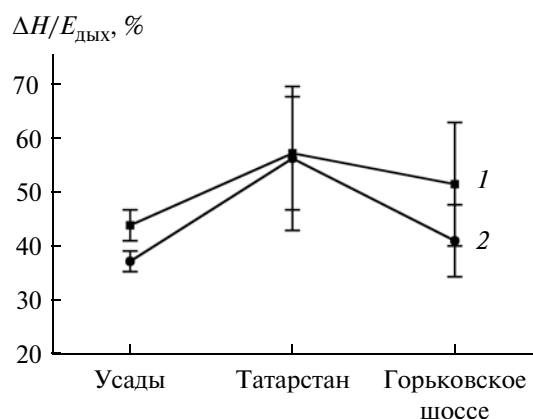


Рис. 2. Изменение затрачиваемой энергии на жизнедеятельность *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2) в зависимости от загрязненности.

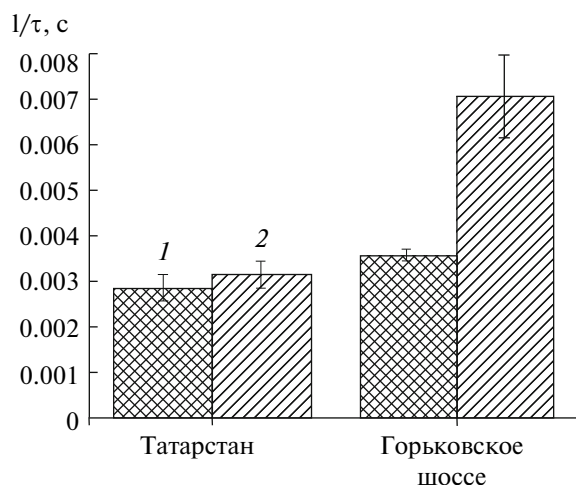


Рис. 3. Скорость протонного обмена клеток корней *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2) в ценопопуляциях Татарстан и Горьковское шоссе.

вацию метаболизма, может повышать общие адаптивные механизмы неспецифической устойчивости (Ishikama et al., 1995; Hughes, Dunn, 1996; Franco et al., 1999; Шакирова, 2001). При сильном загрязнении $\Delta H/E_{дых}$ не достоверно уменьшается

у *T. off. f. dahlstedtii* и достоверно ($p < 0.01$) у *T. off. f. pectinatiforme*. Можно предположить, что большее количество энергии, расходуемое *T. off. f. dahlstedtii* на жизнедеятельность, позволяет растениям эффективнее адаптироваться к сильному загрязнению.

Реализуя в рамках возможностей свой адаптивный потенциал, растения модифицируют метаболические процессы, в первую очередь направляя энергоресурсы на поддержание структуры и функций биомембран и при этом минимизируя или полностью тормозя биосинтезы (Мелехов, 1985), что позволяет повысить сопротивляемость антропогенным стрессорам (Безель и др., 2001). Физиологические механизмы устойчивости растений обусловлены состоянием биомембран (Чиркова, 1997). Стрессор (загрязнение) в первую очередь вызывает нарушение структурной целостности мембран и изменение их проницаемости (Bohnert et al., 1995; Тарчевский, 2000). На рис. 3 представлены диаграммы проницаемости мембранного «сэндвича» (плазмалемма + тонопласт), определяемой по скорости протонного обмена ($1/\tau$) между водой вакуоли и водой клеточной стенки.

В ценопопуляции № 2-Татарстан $1/\tau$ клеток корней исследуемых морфологических форм одуванчика практически не отличается, и не отличаются показатели ΔH и $\Delta H/E_{дых}$. С ростом загрязненности проницаемость мембран для воды незначительно увеличилась у *T. off. f. dahlstedtii*, а проницаемость мембранного «сэндвича» клеток корней *T. off. f. pectinatiforme* возросла в 2 раза (см. рис. 3) при том, что $\Delta H/E_{дых}$ снизился (см. рис. 2). Логично предположить, что различия в исследованных физиологических параметрах найдут отражение в качестве семенного потомства q_1 .

При подготовке семян к проращиванию было отмечено различие в интенсивности окраски семенной оболочки, что отразилось в энергии прорастания семян, разделенных по принципу окраски семенной оболочки (табл. 3). С ростом загрязненности энергия прорастания снижается.

Таблица 3. Энергия прорастания семян (среднее \pm SD, $n = 6$) морфологических форм одуванчика лекарственно- q_1 исследуемых популяций, %

Популяция	<i>T. off. f. pectinatiforme</i>		<i>T. off. f. dahlstedtii</i>	
	без пигмента	норма	без пигмента	норма
№ 1-Усады	51 \pm 7	62 \pm 6	62 \pm 6	77 \pm 5
№ 2-Татарстан	33 \pm 6	36 \pm 11.5	50 \pm 9.8	50 \pm 11
№ 3-Горьковское шоссе	3.3 \pm 1.3	20 \pm 5.8	15 \pm 8.5	58 \pm 11.3
R^2 (p)	0.938**	0.788**	0.854**	0.212*

Примечание: * – $p < 0.005$; ** – $p < 0.0001$.

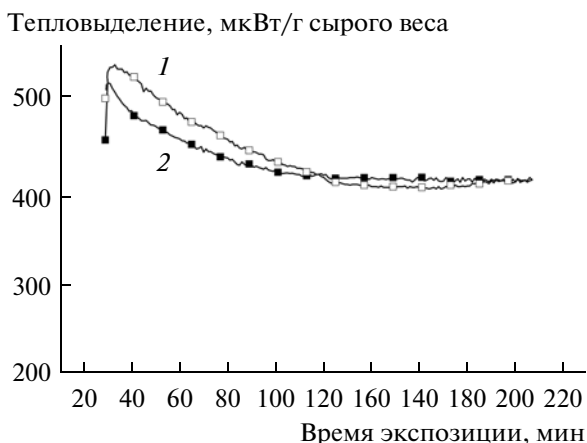


Рис. 4. Тепловыделение *T. off. f. dahlstedtii* (1) и *T. off. f. pectinatiforme* (2) корней старого (q_3) онтогенетического состояния из популяции Горьковское шоссе.

Для нормально окрашенных семян *T. off. f. dahlstedtii* зависимость не столь очевидна.

Проведенные исследования показывают, что высокий уровень метаболизма *T. off. f. dahlstedtii* позволяет им сохранять физиологическую функциональность мембран, выраженную в проницаемости, что в конечном итоге приводит к более высокому качеству семенного потомства.

Перераспределение энергетических ресурсов у *T. off. f. pectinatiforme* в условиях ценопопуляции № 2 позволяют поддерживать проницаемость мембран на уровне *T. off. f. dahlstedtii*. При этом качество семенного потомства несколько снижено. В условиях сильного загрязнения недостаток энергетических ресурсов для процессов репарации приводит к росту $1/\tau$ в 2 раза и значительному снижению энергии прорастания.

Увеличение устойчивости с возрастом характерно для многих видов растений (Brandt, Lamb, 1994; Warner, Cushman, 2002). Учитывая способность растений минимизировать энергетические затраты с возрастом при онтогенетических переключениях от сопротивления к устойчивости (Voege et al., 2007), нами проведено исследование тепловыделения и проницаемости мембран у корней растений старого онтогенетического состояния. Обнаружено, что к этому возрастному состоянию растения обеих морфологических форм ценопопуляции № 3 имеют сходные показания по $1/\tau$ (1.6 ± 0.2 и 2.0 ± 0.4 мс) и практически не отличаются по тепловыделению (рис. 4).

Видимо, ранее обнаруженные (Жуйкова, Безель, 2009) различия в стратегиях выживания исследованных морфологических форм обусловлены энергетическими ресурсами, направляемыми на сопротивление негативному фактору среды. В молодом генеративном состоянии (q_1) растения проявляют эти отличия, а к старому генеративно-

му (q_3) онтогенетическому состоянию вырабатывают сходные механизмы устойчивости, минимизируя энергетические затраты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисимов А.В., Раткович С. Транспорт воды в растениях. Исследование импульсным методом ЯМР. М.: Наука, 1992. 135 с.
- Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. 496 с.
- Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376–382 [Рус. J. Ecology. 1998. V. 29. № 5. P. 331–337].
- Безель В.С., Позолотина В.Н., Бельский Е.А., Жуйкова Т.В. Изменчивость популяционных параметров: адаптация к токсическим факторам среды // Экология. 2001. № 6. С. 447–453 [Рус. J. Ecology. 2001. V. 32. № 6. P. 413–419].
- Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Фролова Н.П., Храмова Е.С. Использование природных популяций *Taraxacum officinale* Wigg. для оценки состояния техногенно-нарушенных территорий // Экология. 2002. № 5. С. 393–396 [Рус. J. Ecology. 2002. V. 33. № 5. P. 370–373].
- Ермакова И.М. Одуванчик лекарственный. Номенклатура и систематическое положение // Биологическая флора Московской области. Под ред. Павлова В.Н., Работнова Т.М. М., 1990. Т. 8. С. 210–269.
- Жуйкова Т.В. Реакция ценопопуляций и травянистых сообществ на химическое загрязнение среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2009. 40 с.
- Жуйкова Т.В., Безель В.С. Адаптация растительных систем к химическому стрессу: популяционный аспект // Вестн. Удмуртского ун-та. 2009. Вып. 1. С. 31–42.
- Идиятуллин Д.Ш., Скирда В.А., Смирнов В.С. Способ измерения T_1 продольной ядерной магнитной релаксации. Авт. свид. № 1578608 (СССР). Оpubл. БИ 1990. № 26.
- Мелехов Е.И. О возможном принципе регуляции повреждения и защитной реакции клетки // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 3. С. 386–397.
- Мелехов Е.И. Принципы регуляции скорости процесса повреждения клетки и реакция защитного торможения метаболизма // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 2. С. 174–189.
- Методика определения выбросов автотранспорта для проведения сводных расчетов загрязнения атмосферы городов. М., 1999. URL: <http://www.gosthelp.ru/text/Metodikaopredeleniyavybro.html> (дата обращения: 20.12.2012).
- Петров В.Е. Энергетика ассимилирующей клетки и фотосинтез. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1975. 150 с.
- Позолотина В.Н. Исследование локальных ценопопуляций одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.) из радиоактивно загрязненных зон // Экология. 2001. № 2. С. 117–124 [Рус. J. Ecology. 2001. V. 32. № 2. P. 102–109].
- Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Безель В.С., Жуйкова Т.В., Северюхина О.А. Пути адаптации ценопопуляций одуванчика лекарственного к длительному

- химическому и радиационному воздействию // Экология. 2006. № 6. С. 440–445 [Rus. J. Ecology. 2006. V. 37. № 6. P. 402–407].
- Савинов А.Б., Курганова Л.Н., Шекунов Ю.И. Интенсивность перекисного окисления липидов у *Taraxacum officinale* Wigg. и *Vicia cracca* L. в биотопах с разными уровнями загрязнения почв тяжелыми металлами // Экология. 2007. № 3. С. 191–197 [Rus. J. Ecology. 2007. V. 38. № 3. P. 174–180].
- Семихатова О.А., Чулановская М.В. Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза. М.: Наука, 1965. 167 с.
- Тарчевский И.А. Элиситор-индуцируемые сигнальные системы и их взаимодействия // Физиол. растений. 2000. № 7. С. 321–331.
- Чиркова Т.В. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям // Соросовский образоват. журн. 1997. № 9. С. 12–17.
- Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.
- Шашурин М.М., Журавская А.Н. Изучение адаптивных возможностей растений в зоне техногенного воздействия // Экология. 2007. № 2. С. 93–98 [Rus. J. Ecology. 2007. V. 38. № 2. P. 85–89].
- Alyabyev A.Ju., Loseva N.L., Gordon L.Kh. et al. The effect of changes in salinity on the energy yielding processes of *Chlorella vulgaris* and *Dunaliella maritima* cells // Thermochimica Acta. 2007. V. 458. P. 65–70.
- Boege K., Dirzo R., Siemens D., Brown P. Ontogenetic switches from plant resistance to tolerance: minimizing costs with age? // Ecology Letters. 2007. V. 10. P. 177–187.
- Bohnert H.J., Nelson D.E., Jensen R.G. Adaptation to environmental stress // Plant Cell. 1995. V. 7. P. 1099–1111.
- Brandt R., Lamb R. Importance of tolerance and growth rate in the resistance of oilseed rapes and mustards to flea beetle, *Phyllotreta cruciferae* (Goez) (Coleoptera: Chrysomelidae) // Can. J. Plant Sci. 1994. V. 74. P. 169–176.
- Carr H.Y., Purcell E.M. Effects of diffusion on free precession in nuclear magnetic resonance experiments // Phys. Rev. 1954. V. 94. P. 630–638.
- Criddle R.S., Hansen L.D., Breidenbach R.W. et al. Effects of NaCl on metabolic heat evolution rates by barley roots // Plant Physiol. 1989. V. 90. P. 53–58.
- Franco E., Alessandrelli S., Masojidek J. Modulation of D1 protein turnover under cadmium and heat stress monitored by [³⁵S] methionine incorporation // Plant Sci. 1999. V. 144. P. 53–61.
- Hansen L.D., Hopkin M.S., Rank D.R. et al. The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model // Planta. 1994. V. 194. № 1. P. 77–85.
- Hughes M.A., Dunn M.A. The molecular biology of plant acclimation to low temperature // J. Exp. Botany. 1996. V. 47. P. 296–305.
- Ishikama M., Robertson A.J., Gusta L. Comparison of viability tests for assessing cross-adaptation to freezing, heat salt stress induced by abscisic in bromegrass (*Bromus inermis* Leyss) suspension culture cells // Plant Sci. 1995. V. 107. P. 83–93.
- Martinkova Z., Honek A., Lukas J. Variability of *Taraxacum officinale* seed after anthesis // Weed Research. 2011. V. 51. P. 508–515.
- Meiboom S., Gill D. Modified spin-echo method for measuring nuclear relaxation times // Rev. Sci. Instrum. 1958. V. 29. P. 688–691.
- Warner P.J., Cushman J.H. Influence of herbivores on a perennial plant: variation with life history stage and herbivore species // Oecologia. 2002. V. 132. P. 77–85.