

Исследование кластерного состава пыльцевых частиц, поступающих в атмосферу во время цветения анемофильных растений

В.В. Головко¹, А.П. Беланова², Г.А. Зуева^{2*}

¹Институт химической кинетики горения им. В.В. Воеводского СО РАН
630090, г. Новосибирск, ул. Институтская, 3

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

Поступила в редакцию 9.04.2019 г.

Приведены результаты исследования поступления пыльцевых частиц в атмосферу во время цветения. Оценена доля кластеров, состоящих из двух или более пыльцевых зерен, от суммарного числа пыльцевых частиц, поступающих в атмосферу. Показано, что несмотря на наличие у ветроопыляемых растений морфологических особенностей, препятствующих образованию кластеров, подобные кластеры в значительных количествах образовывались во всех сериях опытов. При этом доля пыльцевых зерен в их составе могла превышать 50% от общего числа зерен пыльцы, поступивших в атмосферу.

Ключевые слова: пыльца, анемофильные растения, атмосферный аэрозоль, кластеры; pollen, anemophilous plants, atmospheric aerosol, clusters.

Введение

Пыльцевые зерна (ПЗ), наряду с вирусами, бактериями, архео- и цианобактериями, водорослями, спорами и останками грибов, растений и животных, входят в разнородную по составу и генезису категорию основных биологических аэрозольных частиц (ОБАЧ). ПЗ играют ключевую роль в семенном размножении растений, обмене генетическим материалом, вызывают вспышки аллергических заболеваний, участвуют в переносе химических элементов [1]. ПЗ анемофильных (ветроопыляемых) растений – наиболее крупные ОБАЧ (10–100 мкм, в среднем 20–40 мкм) [2]. К анемофильным принадлежат голосеменные и 60 (~16%) семейств покрытосеменных растений [3]. Уступая по числу видов энтомофильным (насекомоопыляемым) растениям (которые составляют, например, 72,9% флоры Новосибирского Академгородка [4]), анемофилы численно доминируют в растительном покрове внетропической сушки. Их высокая пыльцевая продуктивность [5] обуславливает поступление огромного количества ПЗ в атмосферу. Массовая концентрация ПЗ анемофильных растений в периоды цветения в отдельных пробах воздуха превышает 70–80% от суммарной массовой концентрации атмосферного аэрозоля [6].

Физические процессы рассеивания, атмосферного переноса и осаждения ПЗ зависят от абиотиче-

ских факторов. Эффективность покидания растительного полога, время пребывания в атмосфере, дальность переноса ПЗ и успешность опыления определяются высотой источника, скоростью ветра, турбулентностью, вертикальным коэффициентом диффузии, скоростью оседания ПЗ [7]. Поступая в атмосферу, ПЗ анемофильных растений высыхают, изменяя размеры и форму [8]. В ПЗ некоторых видов, например амброзии полынелистной, возникают воздушные полости, снижая их плотность с 1,2 до 0,84 г/см³ [9]. Ее пыльца выпадает из пыльников в виде кластеров, образующих яркие желтые пятна на листьях, которые затем разрушаются и сдуваются ветром. Таким образом, переносу ПЗ амброзии воздушными массами предшествуют: а) выбрасывание слущившихся масс пыльцы из цветков; б) скрепление пыльцевых кластеров с растительностью; в) флотация пыльцы ветром [10–13]. Кластеры из двух и более зерен пыльцы имеют несферическую форму, меньшую эффективную плотность из-за воздушных полостей между ПЗ, неровную поверхность и более высокие значения скорости седиментации.

Возникновение кластеров ПЗ при эмиссии пыльцы у других видов анемофильных растений практически не изучено. Морфологические особенности строения пыльцевых оболочек, не способствующие образованию кластеров, заставляют предположить, что их пыльца поступает в атмосферу в виде одиночных ПЗ. Вместе с тем образование значительного количества кластеров во всех сериях опытов с искусственным распылением пыльцы [14] указывает на то, что подобное явление должно наблюдаться

* Владимир Викторович Головко (golovko@ns.kinetics.nsc.ru); Анастасия Петровна Беланова (boronina.a@inbox.ru); Галина Александровна Зуева (zuevagalina70@yandex.ru).

и при поступлении пыльцы в атмосферу в природных условиях. В связи с этим в 2006 и 2017 гг. были проведены две серии наблюдений с целью изучения процессов эмиссии пыльцы в атмосферу.

Материалы и методы

Пыльца сдувалась с соцветий растений на подложки, покрытые глицерин-желатином с добавлением красителя кумами голубого. Скорость порывов ветра составляла 0,3–2,0 м/с. Подложки располагались по направлению ветра таким образом, чтобы на них оседала высывающаяся из соцветий пыльца. Расстояние до подложек составляло 20–25 см, что позволяло уловить достаточное количество пыльцевых частиц и избежать контактов подложек с соцветиями. Пыльцу каждого вида отбирали пять раз. При улавливании поступающих в атмосферу пыльцевых частиц подложки экспонировались 1–2 с. Интервалы между отборами проб составляли несколько минут. Одновременно компактным термогигрометром Center 311 измерялись температура и относительная влажность воздуха. Подсчет пыльцевых частиц (одиночных ПЗ и их кластеров) проводился на 10 трансектах при 10–40-кратном увеличении объектива микроскопа МБИ-11У42.

Пыльца ветроопыляемых растений сухая, с тонкой и гладкой внешней оболочкой (экзиной). Эти особенности морфологии ПЗ препятствуют их слипанию, однако неясно, насколько эффективно они предотвращают образование кластеров. Можно предположить, что в ходе эмиссии в атмосферу из пыльников поступают одиночные ПЗ, а наблюдаемые кластеры образуются при оседании непосредственно на предметном стекле микроскопа.

При оценке количества кластеров из двух или более ПЗ, которые могли образоваться на подложке, были сделаны следующие допущения: 1) оседание ПЗ на подложку не зависит от оседания других ПЗ; 2) в формирующемся кластере ПЗ располагаются в один слой. С ростом числа ПЗ в кластерах количество таких кластеров на подложке должно уменьшаться. Если математическое ожидание количества кластеров из произвольного числа ПЗ меньше единицы, то подобные (и более крупные) частицы на препарате при заданном числе ПЗ на единицу площади образовываться не должны.

Кластер образуется, если расстояние между геометрическими центрами ПЗ не превышает двух радиусов ПЗ. Математическое ожидание количества кластеров, в состав которых входит два или более ПЗ, $N_{\geq 2}$ можно определить как

$$N_{\geq 2} = 4pN_{\geq 1}, \quad (1)$$

где $N_{\geq 1}$ – число ПЗ в кластерах из одного и более ПЗ (фактически – общее количество ПЗ, осевших на подложки);

$$p = S_{pg}N_{\geq 1}/S_t \quad (2)$$

– доля поверхности препаратов, которую занимают ПЗ (рис. 1); S_{pg} – среднее значение площади проекции ПЗ; S_t – суммарная площадь просмотренных препаратов.

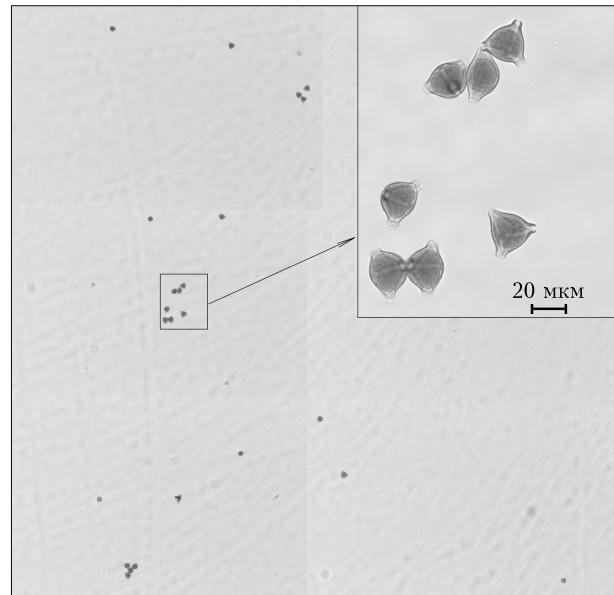


Рис. 1. Плотность осадка пыльцевых частиц шеффердии серебристой на подложке (10-кратное увеличение объектива); фрагмент – кластеры пыльцевых зерен шеффердии серебристой (40-кратное увеличение)

Для оценки площади индивидуальных ПЗ в центре коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов СО РАН при Институте Цитологии и генетики (ИЦиГ) СО РАН были сделаны снимки примерно 200 ПЗ каждого из исследуемых видов растений. Площади проекции ПЗ на снимках определялись при обработке их изображений программой MapInfo Professional (рис. 2).

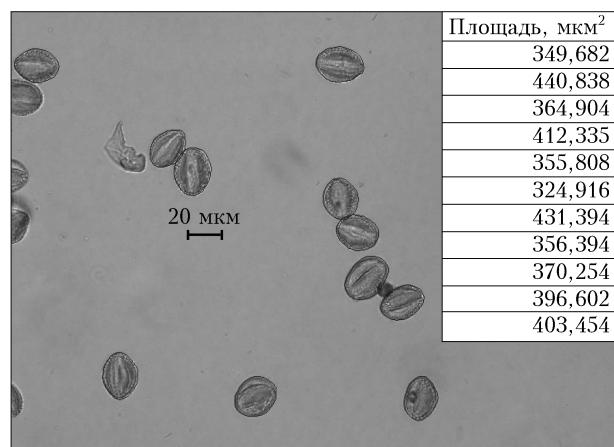


Рис. 2. Определение площади проекции ПЗ ивы пятитычинковой

Математическое ожидание числа кластеров из двух ПЗ можно оценить соотношением

$$N_2 = N_{\geq 2} - N_{\geq 3}, \quad (3)$$

где

$$N_{\geq 3} = 7pN_{\geq 2} \quad (4)$$

– математическое ожидание числа кластеров из трех и более ПЗ. В общем случае математические

ожидания количества кластеров $N_{\geq j}$ и N_j из j или большего числа ПЗ можно представить следующими соотношениями:

$$N_{\geq j} = (3(j - 1) + 4)pN_{\geq(j - 1)}, \quad (5)$$

$$N_j = N_{\geq j} - N_{\geq j + 1}. \quad (6)$$

Математическое ожидание количества одиночных ПЗ N_1 можно записать в виде

$$N_1 = N_{\geq 1} - 2N_2 - 3N_3 - \dots - jN_j. \quad (7)$$

При оседании пыльцы на подложку возможны два альтернативных варианта: либо на подложке оказывается одиночное ПЗ, либо оно входит в состав кластера из двух и более ПЗ. Таким образом задачу можно свести к сравнению долей одиночных ПЗ от общего количества осевших на подложки ПЗ, т.е. к оценке достоверности различия долей или процентов признака, характеризующегося альтернативным распределением. Для этого был использован критерий Фишера с ϕ -преобразованием (угловое преобразование Фишера), предназначенный для сопоставления двух выборок по частоте встречаемости интересующего исследователя показателя:

$$F = \frac{(\varphi_1 - \varphi_2)^2 N_{a \geq 1} N_{b \geq 1}}{N_{a \geq 1} N_{b \geq 1}} \sim F_{(a, df_1, df_2)}, \quad (8)$$

где φ_1 и φ_2 — преобразованные доли; $N_{a \geq 1}$, $N_{b \geq 1}$ — объемы выборок (в данном случае — суммарные количества ПЗ на подложках). Полученное значение сравнивалось с табличным при заданном уровне значимости и числом степеней свободы $df_1 = 1$, $df_2 = N_{a \geq 1} + N_{b \geq 1} - 2$.

Когда объемы выборок исчисляются сотнями и тысячами, значения критерия Фишера $F = 3,8$ при уровне значимости $\alpha = 0,05$; $6,6$ при уровне значимости $\alpha = 0,01$; $10,8$ при $\alpha = 0,001$. Если вычисленные значения F превышают указанные величины, то нулевую гипотезу при заданном уровне значимости следует отбросить.

Результаты

Были исследованы эмиссии в атмосферу пыльцы 42 анемофильных растений: 22 вида древесных, 11 видов злаков и 9 видов сорных трав (разнотравья), а также трех видов энтомофильных растений, представленных в экспозиции ЦСБС СО РАН.

Пыльца энтомофильных растений по своему кластерному составу достоверно ($\alpha = 0,001$) отличалась от пыльцевого аэрозоля, продуцируемого анемофильными растениями. Например, при сравнении долей одиночных ПЗ, продуцируемых береской повислой и рябинником рябинолистным, вычисленное значение критерия Фишера составило 28,2.

Кластеры отмечены в пыльцевых пробах всех древесных растений (табл. 1). Их доля варьировала от 10,6 (орех маньчжурский) до 53,1% (осина). В состав кластеров входило 22,3–81,5% от общего числа ПЗ. Пробы пыльцы клена ясенелистного, береск повислой, тополя черного, осины и дуба черешчатого, отобранные в 2006 и 2017 гг., значимо различались по процентной доле ПЗ в составе кластеров. При этом в 2017 г. среди пыльцевых кластеров данных видов отмечены частицы, в состав которых входило несколько десятков, а иногда и 100 и более, ПЗ, отсутствовавших в пробах, отобранных в 2006 г. Вероятно, подобные различия обусловлены тем, что в 2017 г. пыльца данных видов отбиралась в начале периода цветения, а в 2006 г. в конце.

Пыльцевые кластеры в заметных количествах отмечены во всех пыльцевых пробах злаков (табл. 2). Доля кластеров варьировала от 11,1 (кукуруза) до 56,0% (пырей ползучий). В их состав входило от 21,9 до 85,1% от общего числа ПЗ. Пыльцевые пробы полевицы гигантской, костреца безостого, ежи сборной, пырея ползучего, овсяницы луговой и тимофеевки луговой, отобранные в 2006 и 2017 гг., достоверно отличались ($\alpha = 0,05$).

В пыльцевых пробах сорных трав доля кластеров от общего числа пыльцевых частиц варьировала от 16,5 (крапива двудомная) до 47,1% (хмель обыкновенный) (табл. 3). Доля ПЗ, входящих в их состав, колебалась от 36 до 86,5%. Пробы пыльцы

Таблица 1

Наличие кластеров в пыльце древесных растений, поступающей в атмосферу

№	Видовое название	Дата наблюдения	Температура воздуха, °C	Влажность воздуха, %	Число		Относительная доля	
					частиц	ПЗ	кластеров из 2 и более ПЗ, %	ПЗ в кластерах из 2 и более ПЗ, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Анемофильные древесные растения</i>								
1	Пихта сибирская	02.06.2006	23	35	1291	1646	18,0	35,8
		30.05.2017	17	74	618	761	16,3	32,1
2	Ольха черная	05.05.2006	22	21	2023	3364	30,7	55,4
		27.04.2017	22	48	27812	53392	38,9	68,2
3	Клен ясенелистный	20.05.2006	22	24	8326	13256	29,6	53,8
		05.05.2017	20	50	724	1756	42,8	76,4
4	Береска повислая	23.05.2006	24	43	2759	3661	18,3	38,1
		30.04.2017	8	70	967	3184	31,8	60,6
5	Облепиха крушиновидная	17.05.2006	19	44	1604	2157	19,9	41,1
		15.05.2017	25	40	420	508	13,8	28,7

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
6	Орех маньчжурский	10.06.2006 06.06.2017	29 19	44 52	4594 2432	5320 4297	10,6 36,3	22,3 64,0
7	Лиственница сибирская	15.05.2006 29.04.2017	22 17	41 69	1659 409	2092 550	16,1 18,1	32,6 39,1
8	Ель сибирская	01.06.2006 22.05.2017	25 15	21 59	1935 1158	2381 1462	16,0 17,2	31,1 34,4
9	Кедр сибирский	15.06.2006 06.06.2017	30 22	62 65	6327 2609	8743 4218	24,2 33,0	44,8 58,6
10	Сосна обыкновенная	12.06.2006 29.05.2017	31 17	52 78	5290 477	7041 612	20,9 16,8	40,6 35,1
11	Тополь черный	19.05.2006 30.04.2017	20 8	25 73	4043 602	6002 2299	27,2 47,3	51,1 86,2
12	Осина обыкновенная	13.05.2006 30.04.2017	23 15	39 63	7682 1326	8870 3354	22,6 53,1	44,2 81,5
13	Дуб черешчатый	29.05.2006 30.05.2017	30 23	44 33	2626 981	3203 3280	14,9 43,2	30,5 83,0
14	Лещина маньчжурская	26.04.2017	7	64	622	851	20,1	41,6
15	Лещина разнолистная	08.04.2017	11	81	5166	8466	31,6	58,2
16	Лещина рогатая	08.04.2017	11	81	3939	11021	48,1	81,5
17	Береза даурская	26.05.2017	20	56	1738	2602	23,1	48,6
18	Ель колючая	29.05.2017	20	70	1671	2030	16,9	31,6
19	Вяз гладкий	27.04.2017	7	68	1651	2779	31,6	59,3
20	Вяз мелколистный	26.04.2017	9	67	2152	3671	30,4	59,2
21	Ива пятитычинковая	28.04.2017	20	45	617	756	17,7	32,8
22	Шефтерия серебристая	05.05.2017	15	44	335	527	36,1	59,4

Энтомофильные древесные растения

23	Липа сердцелистная	29.06.2017	27	49	393	2004	46,3	89,5
24	Рябинник рябинолистный	12.07.2017	24	47	46	729	76,1	98,5
25	Курильский чай	24.08.2017	26	62	153	394	45,1	78,7

Таблица 2

Наличие кластеров в пыльце злаков, поступающей в атмосферу

№	Видовое название	Дата наблюдения	Температура воздуха, °C	Влажность воздуха, %	Число		Относительная доля	
					частиц	ПЗ	кластеров из 2 и более ПЗ, %	ПЗ в кластерах из 2 и более ПЗ, %
1	Полевица гигантская	21.07.2006 14.07.2017	21 23	73 48	357 2449	453 3971	17,7 26,0	35,7 54,3
2	Кострец безостый	12.07.2006 27.06.2017	22 29	82 41	6824 527	10213 931	28,0 35,9	52,1 63,7
3	Ежа сборная	12.07.2006 27.06.2017	22 28	82 54	3904 1109	5654 1957	22,8 25,9	46,3 58,0
4	Пырей ползучий	18.06.2006 12.06.2017	29 24	72 57	2455 1528	3435 4518	23,3 56,0	45,0 85,1
5	Овсяница луговая	21.06.2006 19.06.2017	28 25	73 52	10562 380	13082 1007	17,6 50,5	33,6 81,3
6	Двукисточник тростниковый	12.07.2006 12.07.2017	25 27	72 49	7196 573	11419 976	31,6 30,0	51,2 58,9
7	Тимофеевка луговая	19.07.2006 11.07.2017	24 28	73 54	2634 1912	3860 5857	24,2 50,8	48,2 84,0
8	Канареечник канарский	24.08.2017	26	61	1379	2159	24,7	51,9
9	Кукуруза обыкновенная	28.07.2017	16	65	458	521	11,1	21,9
10	Мискантус китайский	07.09.2017	21	53	523	922	41,9	67,0
11	Мискантус сахароцветный	07.09.2017	21	53	585	927	30,3	56,0

Таблица 3

Наличие кластеров в пыльце разнотравья (сорных трав)

№	Видовое название	Дата наблюдения	Температура воздуха, °C	Влажность воздуха, %	Число		Относительная доля	
					частиц	зерен	кластеров из 2 и более ПЗ, %	ПЗ в кластерах из 2 и более ПЗ, %
1	Полынь горькая	21.08.2006	20	79	8131	10820	20,6	41,5
		07.08.2017	23	44	1912	2600	18,9	40,4
2	Осока большехвостая	05.05.2006	21	22	11014	14492	19,6	38,8
		06.05.2017	24	30	5296	9264	34,5	62,6
3	Конопля посевная	10.08.2006	21	72	1560	2154	21,0	42,5
		10.08.2017	22	49	10435	22930	43,9	74,5
4	Марь белая	15.08.2006	20	63	1954	3189	31,8	57,8
		05.08.2017	20	47	8478	14428	32,7	60,5
5	Хмель обыкновенный	11.08.2006	19	80	3536	5081	24,5	47,4
		06.08.2017	17	53	12404	28444	47,1	76,9
6	Подорожник ланцетный	17.07.2006	24	73	5028	7067	22,3	44,8
		29.06.2017	28	48	5094	8499	28,7	57,3
7	Василистник простой	20.07.2006	23	58	4318	6227	21,6	45,5
		14.07.2017	21	62	11743	24938	40,0	71,8
8	Крапива двудомная	17.08.2006	22	80	7117	10877	30,0	55,5
		17.08.2017	23	45	2192	2858	16,5	36,0
9	Полынь сиверса	08.08.2017	21	54	1568	6229	46,4	86,5

осоки большехвостой, отобранные в 2006 и 2017 гг., значительно различались в относительной доле кластеров от общего числа пыльцевых частиц и в относительной доле ПЗ в составе кластеров.

Площадь проекции осевших ПЗ анемофильных растений составляла от сотых долей до 2,5% от поверхности изучаемых препаратов. Наблюдаемые методом световой микроскопии осадки пыльцы по своему кластерному составу резко отличаются от тех, которые возникли бы при формировании кластеров

на предметных стеклах при оседании на них одиночных ПЗ. Это можно показать на примере пыльцевых осадков злаков, отобранных в 2017 г. (табл. 4).

Приведенные в табл. 4 величины критерия Фишера выше критических значений во всех сериях опытов. Исходя из этого следует отвергнуть гипотезу о формировании пыльцевых кластеров непосредственно на подложке. Аналогичная картина наблюдалась и для осадков пыльцы древесных растений и сорных трав.

Таблица 4

Количество (n_j) и математическое ожидание (N_j) кластеров ПЗ злаков

Видовое название	$N_{\geq 1}$	$p, \%$	F	Параметры F	Количество ПЗ (j) в составе кластеров											
					1	2	3	4	5	6	7	8	9	≥ 10	≥ 20	≥ 100
Полевица гигантская	3971	0,82	50,4	n_j N_j	1813 3703	288 123	151 7	73 1	48	24	13	11	6	22		
Кострец безостый	931	0,46	31,5	n_j N_j	338 896	89 16	45 1	29	11	7	3	1	2	2		
Ежа сборная	1957	0,58	40,3	n_j N_j	822 1863	149 44	55 2	31	14	9	5	4	3	9	7	1
Пырей ползучий	4518	2,05	70,2	n_j N_j	672 3710	262 317	182 42	113 8	78 2	61 1	37	27	17	64	15	
Овсяница луговая	1007	0,32	43,2	n_j N_j	188 981	55 13	36	40	18	13	7	6	4	12	1	
Двукисточник тростниковый	976	0,36	31,1	n_j N_j	401 948	89 14	32	19	10	6	2	6	3	5		
Тимофеевка луговая	5857	1,91	80,4	n_j N_j	940 4902	281 388	179 48	124 9	99 2	52 1	45	22	16	128	25	1
Канареечник канарский	2159	0,71	36,8	n_j N_j	1039 2033	155 58	70 3	54	29	13	6	4	3	6		
Кукуруза обыкновенная	521	0,25	11,2	n_j N_j	407 511	42 5	7	1	1							
Мискантус китайский	922	0,06	38,4	n_j N_j	304 918	121 2	51	26	13	4	3	0	1	0		
Мискантус сахароцветный	927	0,06	33,6	n_j N_j	408 923	117 2	23	14	5	4	5	6	2	1		

Заключение

В ходе работы было исследовано поступление пыльцы в атмосферу $\sim 1/10$ от общего количества (417) видов растений, представленных во флоре Академгородка г. Новосибирска. Это позволяет сделать лишь предварительные выводы о характере пыльцевой эмиссии.

Морфологические особенности строения пыльцевых зерен анемофильных растений не предотвращают образование кластеров при эмиссии пыльцы в атмосферу.

Поступающая в атмосферу пыльца ветроопыляемых растений немонодисперсна, в ней, помимо одиночных ПЗ, содержатся кластеры, состоящие из двух до 10 и более ПЗ. Процентная доля таких кластеров от общего количества образовавшихся частиц варьирует в широких пределах и может сильно различаться у разных видов растений и даже у одного и того же вида в зависимости от погодных условий и фазы цветения.

Авторы благодарят за помощь в работе В.М. Ефимова, ведущего научного сотрудника лаборатории молекулярно-генетических систем, и Т.Е. Алешину, инженера Центра коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов ИЦиГ СО РАН.

1. Ackerman J.D. Abiotic pollen and pollination: Ecological, functional, and evolutionary perspectives // Plant Syst. Evol. 2000 V. 222. P. 167–185.
2. Despre V.R., Huffman A.J., Burrows S.M., Hoose C., Safarov A.S., Buryak G., Fröhlich-Nowoisky J., Elbert W., Andreae M.O., Pösch U., Jaenicke R. Primary biological aerosol particles in the atmosphere: A review // Tellus B. 2012. V. 64. P. 1–58.

V. V. Golovko, A.P. Belanova, G.A. Zueva. Study of the cluster composition of pollen particles entering the atmosphere during the bloom of anemophilic plants.

Results of the study of pollen particles in the atmosphere are presented. A fraction of clusters, which consist of two and more pollen grains, of the total number of pollen particles entering the atmosphere is estimated. It is shown that although the anemophilous plants exhibit morphological peculiarities that prevent cluster formation, many similar clusters were formed in all experiments. The fraction of pollen grains could exceed 50% of the total number of pollen grains entering the atmosphere.

3. Barrett S.C.H. The evolution of mating strategies in flowering plants // Trends in Plant Science. 1998. V. 3, N 9. P. 335–341.
4. Пеньковская Е.Ф. Конспект флоры окрестностей Академгородка (Новосибирская область) // Новости географии и систематики растений Сибири. Новосибирск. 1973. С. 30–88.
5. Niklas K.J. The aerodynamics of wind pollination // Bot. Rev. 1985. V. 51. P. 328–386.
6. Головко В.В., Кузеногий К.П., Истомин В.Л. Счетные и массовые концентрации пыльцевой компоненты атмосферного аэрозоля в окрестностях г. Новосибирска в период цветения древесных растений // Оптика атмосф. и океана. 2015. Т. 28, № 6. С. 529–533.
7. Raynor G.S., Ogden E.C., Haes J.V. Dispersion and deposition of Ragweed Pollen from experimental sources // J. Appl. Meteorol. 1970. V. 9, N 6, P. 885–895.
8. Bianchi D.E., Schwemmin D.J., Wagner W.H. Pollen release in the Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) // Bot. Gaz. 1959. V. 120, N 4. P. 235–243.
9. Blackmore S., Barnes Y.S. Harmomegathic mechanisms in pollen grains. // Pollen and Spores: Form and function. London: Academic Press, 1986. P. 137–149.
10. Culley T.M., Weller S.W., Sakai A.K. The evolution of wind pollination in angiosperms // Trends Ecol. Evol. 2002. V. 17, N 8. P. 361–369.
11. Jackson S.T., Lypord M.E. Pollen dispersal models in quaternary plant ecology: Assumptions, parameters, and prescriptions // Bot. Rev. 1999. V. 65, N 1, P. 39–74.
12. Harrington J.B., Kurt M. Ragweed pollen density // Am. J. Bot. 1963. V. 50, N 6. P. 532–539.
13. Ogden E.C., Haes J.V., Raynor G.S. Diurnal patterns of pollen emission in Ambrosia, Pleum, Zea, and Ricinus // Am. J. Bot. 1969. V. 56, N 1. P. 16–21.
14. Истомин В.Л., Кузеногий К.П., Головко В.В. Определение аэродинамических характеристик пыльцы // Аэрозоли Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. С. 260–282.