

ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ НА АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПЛАГИОТРОПНОГО ПОБЕГА ПОДМАРЕННИКА МЯГКОГО (*GALIUM MOLLUGO* L.)

© Д. Ю. Галлямова¹, С. Р. Рахматуллина^{2*}

¹Центр гигиены и эпидемиологии в Республике Татарстан
Россия, Республика Татарстан, 423806 г. Набережные Челны, ул. Низаметдинова, 14.

²Башкирский государственный университет
Россия, Республика Башкортостан, 450076 г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32.

Тел.: +7 (917) 422 93 62.

*Email: r.sveta@inbox.ru

Изучено, что формирование побегов происходит не только в соответствии с функциональной специализацией, но и под влиянием среды. Влажность оказывает значительное влияние и на заложение в тканях органов вегетативного размножения почек возобновления, и на анатомическое строение растений. Однако характер и степень влияния этого явления изучены лишь в общих чертах и круг неразрешенных вопросов достаточно велик. Поэтому накопление научных материалов в этой области представляет несомненный интерес. Растения мезофиты, к которым относится подмаренник мягкий, в ответ на избыток влаги усиливают систему аэрации. В процессе первичного формирования плагиотропного побега постепенно изменяется степень паренхиматизации органа и степень аэрации, выраженные в процентах площади суммарного сечения паренхимных клеток или воздухоносных промежутков от площади поперечного среза органа. На самых первых этапах развития устанавливается соотношение характерное для первичного строения вегетативного плагиотропного побега. Повышение мощности слоя наружной паренхимы, проводящих и механических тканей в сухих условиях связано с необходимостью усиления защитных покровов против перегрева и обезвоживания. Возрастание доли паренхимной ткани при повышении увлажнения связано со стягиванием осевого цилиндра ближе к центру, благодаря чему орган становится более гибким, пластичным. Это предохраняет от разломов при перегибах, что очень важно для растений. В целом значения площади паренхимы, отнесенные ко всей площади среза, показывают, что ткань проявляет большую специфичность распределения, что выделяет ее среди других признаков. Очевидно, это можно объяснить различным, функциональным значением клеток паренхимы в определенных условиях. Есть основание предполагать, что усиление паренхиматизации за счет коры во влажных условиях наблюдается у видов, приспособленных в процессе эволюции к произрастанию в данных условиях.

Ключевые слова: подмаренник мягкий (*Galium mollugo* L.), плагиотропный побег, анатомическое строение побега, колленхима, хлоренхима.

Введение

Изучение растительного покрова, выявление природных ресурсов, их охрана и рациональное использование имеют большое практическое и теоретическое значение. Роль экологических исследований возрастает, что позволяет изучать закономерности изменения растительных сообществ в зависимости от факторов окружающей среды. Влияние различных экологических факторов на рост и развитие растений осуществляется на уровне целого организма и отдельных тканей. Экологическая анатомия изучает формирование анатомических структур как приспособление к произрастанию растений в соответствующих условиях среды. Использование анатомических методов помогает понять процесс адаптации растений, направленность и причины различных модификационных изменений.

Первое в ботанике экспериментально-морфологическое исследование провел профессор Казан-

ского университета Н. Ф. Леваковский (1873) [13], который наблюдал развитие веток ежевики, выросших в воздухе и погруженными в воду. Сравнительная ветки, он установил изменение не только внешнего, но и внутреннего анатомического строения, в частности, было отмечено развитие воздухоносной ткани, изменение в строении волосков эпидермиса, устьиц у побегов, выросших в воде.

Изучение растений различных местообитаний способствовало выделению кроме ксерофитов, эгогрупп мезофитов, гигрофитов (Шимпер, 1898) [19].

Большое влияние на анатомо-экологические исследования оказало учение о жизненных формах и об экологических группах (Варминг, 1901, 1903) [2–3]. Он показал, что знание приспособительных особенностей внутреннего строения растений помогает понять индивидуальность той или иной жизненной формы и экологической группы, создать их классификацию, выявить условия их формирования в процессе онтогенеза и филогенеза.

Широко известны анатомические исследования В. Р. Заленского (1904, 1923) [9–10], связанные с проблемой ксерофитизма. Он сравнивал адаптацию различных видов и отдельных органов растений к недостатку воды.

Академик Б. А. Келлер (1934, 1935) [11–12], рассматривая экологические группы в динамике в процессе онтогенеза и филогенеза растения как представителя того или иного вида в данной среде, призывал не ограничиваться изучением отдельных экологических факторов в их влиянии на растения, а перейти к изучению воздействия всего комплекса факторов.

Большое количество ценных работ по анатомии растений принадлежит школе В. Г. Александрова (1966) [1]. Он считал, что в организме постоянно идет процесс перестройки тканей, появляются новые структурные элементы, модифицируются старые, происходит даже растворение и исчезновение, казалось бы, стойких клеток с лигнифицированными оболочками.

Большая заслуга в изучении строения подземных органов растений принадлежит М. Ф. Даниловой (1968, 1973, 1974) [6–8]. Исследования, проведенные под ее руководством, раскрывают особенности анатомического строения корня и дают цитологическую характеристику его первичным тканям в соответствии с современными представлениями и функциями этого органа.

В. Ф. Раздорский (1949, 1955) [16–17], анализируя внутреннее строение корневища, отмечает, что для него характерно более раннее и сильное развитие покровных тканей. А из факторов среды наиболее значительным в формировании подземных побегов выступает фактор влажности почвы.

Растения, имеющие корневища, принято разделять на длиннокорневищные и короткокорневищные. Длиннокорневищные растения относят к вегетативно-подвижным растениям (Высоцкий, 1915) [5], т.к. высоко развитая способность к вегетативному размножению сочетается со способностью к вегетативной подвижности, т.е. перемещению дочерних зачатков вегетативного происхождения, либо просто почек вегетативного возобновления на некоторое расстояние в сторону. Благодаря этому они занимают господствующее положение в большинстве растительных сообществ.

И. Г. Серебряков, Т. И. Серебрякова (1965) [18] на основе изучения онтогенеза многих травянистых многолетников выделили два типа корневищ, отличающихся способом происхождения:

1. Эпигеогенное («погружающееся») корневище надземного происхождения – заключительная фаза развития побегов, первоначально формирующихся как надземные ассимилирующие.

2. Гипогеогенное (начальное «подземное») корневище – возникает из подземно расположенных почек (начиная с семядольных при подземном прорастании).

Научно-исследовательская работа по экологической анатомии растений также в традиции кафедры ботаники Казанского университета. В книге профессора Е. Л. Любарского «Экология вегетативного размножения высших растений» (1967) [14] один из разделов посвящен анатомическому строению органов вегетативного размножения и влиянию на них условий среды.

Влияние влажности почвы на анатомическое строение корневищ некоторых видов из семейства губоцветных исследовалось О. А. Макаровой (1987) [15]. Были сделаны выводы, что в процессе адаптации растений к изменению режима влажности почвы существенно меняется структура анатомического строения корневищ.

Изучение корневых систем растений не является новым, но в последние десятилетия этому вопросу уделяется все больше внимания благодаря технологическим достижениям в области молекулярной генетики и усилиям по стандартизации процедур (например, методы отбора корней на основе анатомии, морфологии и физиологии) в полевой экологии (Freschet et al., 2017) [22]. Корневые системы растений играют неотъемлемую роль в многочисленных экологических процессах, например, от построения структуры почвы (Rillig et al., 2015) [25] до воздействия на видовой состав (Craine et al., 2013) [21], а также обеспечивают круговорот углерода и питательных веществ в экосистемах (Bardgett et al., 2014) [20]. В частности, корни составляют до 63% общей биомассы растения (Poorter et al., 2012) [24] и до 60% чистой первичной продуктивности во многих экосистемах (McCormack et al., 2015) [23].

Материалы и методы исследований

Сбор материала для изучения анатомического строения побега подмаренника мягкого проводился в течение трех лет (2006, 2007, 2008 гг.). В конце июня 2006 г. в фрагменте разнотравно-злакового фитоценоза с наибольшим обилием подмаренника мягкого отбирались образцы участков побега подмаренника для проведения анатомического анализа. На расстоянии 1, 6, 12, 16, 20 см от точки роста были вырезаны кусочки длиной 5 см и зафиксированы в 70% этаноле. С каждого образца было сделано по 10 поперечных срезов, произведены измерения площадей тканей. Полученные данные подвергались статистической обработке. Летом 2007 г. на каждом участке были сделаны геоботанические описания местообитания подмаренника мягкого с указанием проективного покрытия растительности в КТШ-5. 1) на разнотравном лугу, расположенном на южном склоне в районе биостанции КГУ; 2) в сосняке снытевом (771 км Горьковской железной дороги); 3) на опушке лесного массива Раифского заповедника на берегу озера возле села Белобезводное. Фитоценозы расположены в экологический ряд по возрастанию влажности почвы: 1–15%; 2–

26%; 3–34%. В фрагменте фитоценоза, с наибольшим обилием подмаренника мягкого, были заложены метровые площадки. В центре каждой площадки на глубину 10 см были взяты почвенные пробы для измерения влажности почвы. Модельную особь подмаренника мягкого выбирали по возможности, ближе к центру площадки. За особь считали физически целостное растение до его распада на отдельные партикулы (вторичные особи). В каждом фитоценозе были взяты образцы модельной особи длиной 5 см для сравнительного анатомического анализа. В последующем этот отрезок был разделен на 3 части на расстоянии 0,3, 0,5, 1 см от точки роста, каждая из частей зафиксирована в 70% этаноле. В последующем было сделано по 10 срезов с каждого образца, произведены измерения площадей тканей. Весь материал был статистически обработан.

Результаты и их обсуждение

Подмаренник мягкий (*Galium mollugo* L.) относится к семейству *Rubiaceae* (рис. 1.). Это многолетнее травянистое растение, которое распространено в Европе. Подмаренник мягкий имеет ветвистое, темно-бурое корневище. Стебель восходящий четырехгранный, его длина достигает 25–125 см, по узлам с листьями в широко расставленных мутовках. Листья длиной 10–25 мм и 1,5–4 мм шириной, линейно-продолговатые или обратнояйцевидные к обоим концам суженные. На верхушке с коротким остроконечием, при основании переходящие в короткие черешки с одной жилкой, с обеих сторон зеленые, голые, по краям шероховатые от коротких направленных вверх щетинок; прицветные листья мельче 4–6 мм длины, 0,5–1 мм ширины, с более длинными остриями на верхушке по 4–6 в мутовках, самые верхние парные или одиночные. Соцветия метельчатые, длинные, достигающие иногда до половины стебля с раскидистыми почти горизонтальными ветвями, многоцветковые; цветоносы дважды тройчато разветвленные вместе с цветоножками голые; цветоножки короткие, равны цветкам или немного их длиннее; венчик белый 2,5–3 мм в диаметре с длинными острием лопастями, яйцевидными на верхушке; пыльник чернеющий; сгиб с середины двураздельный; плодолистки чаще

двойчатые 0,75 мм длины, 15 мм ширины почти черные; семена голые, морщинистые (Победимова, 1958). Подмаренник мягкий встречается на лугах и полях, по берегам рек и озер, вдоль дорог, на светлых сухих опушках сосновых, реже дубовых лесов, полянах, вырубках, каменистых сухих склонах.



Рис. 1. Подмаренник мягкий (*Galium mollugo* L.).

Поперечный срез плагитропного побега подмаренника мягкого имеет четырехгранную форму с хорошо выраженными округлыми ребрами (рис. 2.).

В ребрах лежат мощные тяжи колленхимы – опорной ткани, состоящей из толстостенных клеток. Она очень близка к паренхиме. В местах контакта эти ткани мало отличаются между собой, постепенно переходя одна в другую. Клетки паренхимы первичной коры, соседствующие с колленхимой, под глянцами имеют хлоропласты, т.е. представляют собой ассимиляционную паренхиму (хлоренхиму).

В результате деятельности сплошного слоя камбия, в стебле подмаренника возникают сплошные слои проводящих тканей. Образование вторичных проводящих тканей между первичной флоэмой и первичной ксилемой вызывает значительные изменения внутри стебля. Сердцевина и первичная ксилема покрываются вторичной ксилемой, первичные проводящие элементы перестают функционировать. Протоксилема полностью разрушается, но связанная с ней паренхима может сохранять жизнедеятельность. Первичная флоэма отодвигается к наружи. Тонкостенные клетки разрушаются.

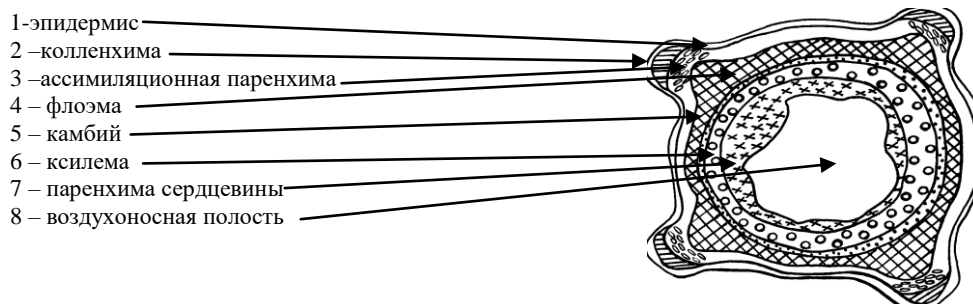


Рис. 2. Схема поперечного среза полегающего побега подмаренника мягкого по С. Н. Воронину (1981) [4].

Согласованный рост по окружности осуществляется путем клеточных делений во флоэмной паренхиме. Паренхима первичной коры может функционировать в течение нескольких лет. В сердцевине стебля клетки паренхимы деформируются под давлением разрастающихся внутрь вторичных тканей, образуется обширная воздухоносная полость.

У побегов, оказавшихся под небольшим слоем опада, выражена эндодерма, которая вначале, по видимому, играет роль ограничителя и регулятора при проведении питательных веществ из коры, а затем, после ее разрушения, выполняет покровную функцию. Лучи вторичных проводящих тканей односторонние. Флоэма содержит волокна на границе с первичной корой. Граница между ксилемой и сердцевинной неровная, т.к. тяжи первичной ксилемы в большей или меньшей степени вдаются в сердцевину.

Формирование побегов происходит не только в соответствии с функциональной специализацией, но и под влиянием среды. Влажность оказывает значительное влияние и на заложение в тканях органов вегетативного размножения почек возобновления, и на анатомическое строение растений. Однако характер и степень влияния этого явления изучены лишь в общих чертах и круг неразрешенных вопросов достаточно велик.

Поэтому накопление научных материалов в этой области представляет несомненный интерес. Растения мезофиты, к которым относится подмаренник мягкий, в ответ на избыток влаги усиливают систему аэрации. В процессе первичного формирования плагиотропного побега постепенно изменяется степень паренхиматизации органа и степень аэрации, выраженные в процентах площади суммарного сечения паренхимных клеток или воздухоносных промежутков от площади поперечного среза органа. На самых первых этапах развития устанавливается соотношение характерное для первичного строения вегетативного плагиотропного побега. Повышение мощности слоя наружной паренхимы, проводящих и механических тканей в сухих условиях связано с необходимостью усиления защитных покровов против перегрева и обезвоживания. Возрастание доли паренхимной ткани при повышении увлажнения связано со стягиванием осевого цилиндра ближе к центру, благодаря чему орган становится более гибким, пластичным. Это предохраняет от разломов при перегибах, что очень важно для растений. В целом значения площади паренхимы, отнесенные ко всей площади среза, показывают, что ткань проявляет большую специфичность распределения, что выделяет ее среди других признаков. Очевидно, это можно объяснить различным, функциональным значением клеток паренхимы в определенных условиях. Есть основания предполагать, что усиление паренхиматизации за счет коры во влажных условиях наблюдается у

видов, приспособленных в процессе эволюции к произрастанию в данных условиях.

Эколого-анатомический анализ побегов выявляет также изменчивость центральной воздушной полости. Степень ее развития проявляет значительную изменчивость в условиях изменения почвенной влажности. Это проявляется в количественном изменении занимаемой ими площади, а также в качественных модификациях в отсутствии этого признака по вариантам при определенном увлажнении.

Заключение

Полегающий побег подмаренника мягкого имеет ранний вторичный рост. В результате деятельности сплошного слоя камбия, в стеблях подмаренника мягкого возникают сплошные слои проводящих тканей. Благодаря этому утолщение происходит равномерно. Механическая ткань (колленхима) сосредоточена на периферии (в ребрах), где она не очень успешно выполняет функцию повышения прочности т.к. с точки зрения сопротивления материалов конструкция сплошного цилиндра (пучковое строение стебля) менее эффективна, чем трубчатая (пучковое строение стебля).

Анатомическая структура побеговой системы подмаренника мягкого изменяется на протяжении роста: постепенно изменяется степень паренхиматизации и устанавливается соотношение характерное для строения корневища и наземно-ползучего побега. Процесс адаптации растений к условиям почвенного увлажнения существенно отражается на особенностях внутреннего строения отдельных зон плагиотропного побега. Изменение структуры отдельных зон в пределах побега носит количественный характер: по мере снижения влажности почвы увеличивается площадь проводяще-механического кольца и паренхимы, понижается аэренхиматизация побега, утолщаются покровные клетки. Однако степень пластичности каждого признака в различных частях побега неодинакова.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Г. *Анатомия растений* 4-е изд-е. М.: Высшая школа, 1966. 431 с.
2. Варминг Е. *Ойкологическая география растений*. СПб.: АО «Бракауз-Ефрон» 1901. 542 с.
3. Варминг Е. *Распределение растений в зависимости от внешних условий // Ойкологическая география растений*. СПб.: АО «Бракауз-Ефрон». 1903. Вып. 2. С. 161–312.
4. Ворони С. Н. *Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений*. М.: Просвещение, 1981. 94 с.
5. Высоцкий Г. Н. Ергеня. *Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикл. ботан.* 1915. Т. 8. №10–11. С. 1113–1418.
6. Данилова М. Ф., Бармичева Е. М. *К вопросу о передвижении веществ тканями корня // Ботанический ж-л.* 1968. Т. 53. №6. С. 759–766.
7. Данилова М. Ф., Соколовская Т. Б. *Анатомия проростка некоторых видов злаков и вопрос о природе однодольности // Ботанический ж-л.* 1973. Т. 58. №3. С. 337–349.
8. Данилова М. Ф. *Структурные основы поглощения веществ корнем*. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1974. 206 с.
9. Заленский В. Р. *Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений*. Изв. Киев-

- ского ПТИ: отдел. Естественной ист. и агр. 1904. Т. 4. Кн. 1. С. 1–112.
10. Заленский В. Р. О величине транспирации верхних и нижних листьев растений. Изв. Саратовского СМИ. 1923. Т. 1. Вып. 1. С. 13–17.
 11. Келлер Б. А. Основные установки на пути развития советской экологии. Сов. бот. 1934. №3. С. 3–68.
 12. Келлер Б. А. Динамическая экология. Сов. бот. 1935. №5. С. 4–11.
 13. Леваковский Н. Ф. К вопросу о влиянии среды на форму раст. // Учен. зап. Имп. Казан. ун-та. 1873. Т. 40. №6. С. 925–930.
 14. Любарский. Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: изд-во Казан. ун-та, 1967. 182 с.
 15. Макарова О. А. Анатомическая изменчивость корневищ в связи с влажностью почвы (на примере некоторых представителей семейства *Labiatae Juss.*): дис. ... канд. биол. н. Воронеж, 1987. 211 с.
 16. Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М.: Сов. Наука, 1949. 524 с.
 17. Раздорский В. Ф. Архитектоника растений. М.: Сов. Наука, 1955. 432 с.
 18. Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 67–81.
 19. Шимпер А. А. География растений на физиологической основе, 1898. С. 15–20. Ленингр. отд., 1974. 206 с.
 20. Bardgett R. D., Mommer L. and De Vries F. T. (2014). Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 29. С. 692–699.
 21. Craine J. M., Ocheltree T. W., Nippert J. B., Towne E. G., Skibbe A. M., Kembel S. W. & Fargione, J. E. (2013). Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. *Nature Climate Change*, 3. С. 63–67.
 22. Freschet G. T., Valverde-Barrantes O. J., Tucker C. M. et al. (2017). Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *Journal of Ecology*, in press. С. 1182–1196.
 23. McCormack M. L., Crisfield E., Raczka B. M., Schneckenger F., Eissensat D. M., Smithwick E. A. H. 2015. Sensitivity of four ecological models to adjustments in fine root turnover in temperate forests: does fine root turnover matter? *Ecological Modelling* 297: С. 107–117.
 24. Poorter H., Niklas K. J., Reich P. B., Oleksyn J., Poot P. and Mommer L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: metaanalyses of interspecific variation and environmental control. *Tansley review. New Phytol.* 193. С. 30–50.
 25. Rillig M. C., Aguilar-Trigueros C. A., Bergmann J., Verbruggen E., Veresoglou S. D. & Lehmann, A. (2015). Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytologist*, 205. С. 1385–1388.

Поступила в редакцию 06.06.2021 г.

DOI: 10.33184/bulletin-bsu-2021.3.35

**THE INFLUENCE OF MOISTURE ON THE ANATOMICAL STRUCTURE
OF THE PLAGIOTROPIC SHOOT OF THE HEDGE BEDSTRAW
(*GALIUM MOLLUGO* L.)**

© D. Yu. Gallyamova¹, S. R. Rakhmatullina^{2*}

¹*Center for Hygiene and Epidemiology in the Republic of Tatarstan
14 Nizametdinov Street, 423806 Naberezhnyye Chelny, Republic of Tatarstan, Russia.*

²*Bashkir State University
32 Zaki Validi Street, 450076 Ufa, Republic of Bashkortostan, Russia.*

Phone: +7 (917) 422 93 62.

**Email: r.sveta@inbox.ru*

It was studied that the formation of shoots occurs not only in accordance with functional specialization, but also under the influence of the environment. Humidity has a significant effect on the formation of buds of renewal in the tissues of the organs of vegetative reproduction and the anatomical structure of plants. However, the nature and degree of influence of this phenomenon was studied only in general terms, and the range of unresolved issues is quite large. Therefore, the accumulation of scientific materials in this area is of undoubted interest. Mesophytes, to which the hedge bedstraw belongs, in response to excess moisture, strengthen the aeration system. In the process of the primary formation of a plagiotropic shoot, the degree of organ parenchymatization and the degree of aeration gradually change, expressed as a percentage of the total cross-sectional area of parenchymal cells or air spaces from the cross-sectional area of the organ. At the very first stages of development, a ratio is established that is characteristic of the primary structure of the vegetative plagiotropic shoot. An increase in the thickness of the layer of the external parenchyma, conductive and mechanical tissues in dry conditions is associated with the need to strengthen the protective integument against overheating and dehydration. An increase in the proportion of parenchymal tissue with an increase in moisture is associated with the contraction of the axial cylinder closer to the center, due to which the organ becomes more flexible and plastic. This protects against breaks when bending, which is very important for plants. In general, the values of the area of the parenchyma, referred to the entire area of the cut, show that the tissue exhibits a greater specificity of distribution, which distinguishes it from other features. Obviously, this can be explained by the different, functional significance of parenchyma cells under certain conditions. There is reason to believe that increased parenchymatization at the expense of the bark in humid conditions is observed in species adapted in the process of evolution to growing under these conditions.

Keywords: hedge bedstraw (*Galium mollugo* L.), plagiotropic shoot, anatomical structure of shoot, collenchyme, chlorenchyme.

Published in Russian. Do not hesitate to contact us at bulletin_bsu@mail.ru if you need translation of the article.

REFERENCES

1. Aleksandrov V. G. *Anatomiya rastenii 4-e izd-e* [Plant anatomy 4th ed.]. Moscow: Vysshaya shkola, 1966.
2. Varming E. *Oikologicheskaya geografiya rastenii* [Oikological geography of plants]. Saint Petersburg: AO «Brakgauz-Efron» 1901.
3. Varming E. *Oikologicheskaya geografiya rastenii*. Saint Petersburg: AO «Brakgauz-Efron». 1903. No. 2. Pp. 161–312.
4. Voronin S. N. *Rukovodstvo k laboratornym zanyatiyam po anatomii i morfologii rastenii* [Guide to laboratory studies on plant anatomy and morphology]. Moscow: Prosveshchenie, 1981.
5. Vysotskii G. N. Ergenya. *Kul'turno-fitologicheskii ocherk*. Tr. Byuro po prikl. botan. 1915. Vol. 8. No. 10–11. Pp. 1113–1418.
6. Danilova M. F., Barmicheva E. M. *Botanicheskii zh-l*. 1968. Vol. 53. No. 6. Pp. 759–766.
7. Danilova M. F., Sokolovskaya T. B. *Botanicheskii zh-l*. 1973. Vol. 58. No. 3. Pp. 337–349.
8. Danilova M. F. *Strukturnye osnovy pogloshcheniya veshchestv kornem* [Structural basis for absorption of substances by the root]. Leningrad: Nauka, Leningr. otd., 1974.
9. Zalenskii V. R. *Materialy k kolichestvennoi anatomii razlichnykh list'ev odnikh i tekhn zhe rastenii*. *Izv. Kievskogo PTI: otdel. Estestvennoi ist. i agr.* 1904. Vol. 4. Kn. 1. Pp. 1–112.

10. Zalenskii V. R. O velichine transpiratsii verkhnikh i nizhnikh list'ev rastenii. Izv. Saratovskogo SMI. 1923. Vol. 1. No. 1. Pp. 13–17.
11. Keller B. A. Osnovnye ustanovki na puti razvitiya sovet-skoi ekologii. Sov. bot. 1934. No. 3. Pp. 3–68.
12. Keller B. A. Dinamicheskaya ekologiya. Sov. bot. 1935. No. 5. Pp. 4–11.
13. Levakovskii N. F. Uchen. zap. Imp. Kazan. un-ta. 1873. Vol. 40. No. 6. Pp. 925–930.
14. Lyubarskii. E. L. Ekologiya vegetativnogo razmnozheniya vysshikh rastenii [Ecology of vegetative propagation of higher plants]. Kazan': izd-vo Kazan. un-ta, 1967.
15. Makarova O. A. Anatomicheskaya izmenchivost' kornevishch v svyazi s vlazhnost'yu pochvy (na primere nekotorykh predstavitelei semeistva Labiatae Juss.): dis. ... kand. biol. n. Voronezh, 1987.
16. Razdorskii V. F. Anatomiya rastenii [Plant anatomy]. Moscow: Sov. Nauka, 1949.
17. Razdorskii V. F. Arkhitektonika rastenii [Plant architectonics]. Moscow: Sov. Nauka, 1955.
18. Serebryakov I. G., Serebryakova T. I. Byull. MOIP. Otd. biol. 1965. Vol. 70. No. 2. Pp. 67–81.
19. Shimper A. A. Geografiya rastenii na fiziologicheskoi osnove, 1898 [Plant-geography upon a physiological basis, 1898]. Pp. 15–20. Leningr. otd., 1974.
20. Bardgett R. D., Mommer L. and De Vries F. T. (2014). Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 29. Pp. 692–699.
21. Craine J. M., Ocheltree T. W., Nippert J. B., Towne E. G., Skibbe A. M., Kembel S. W. & Fargione, J. E. (2013). Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. *Nature Climate Change*, 3. Pp. 63–67.
22. Freschet G. T., Valverde-Barrantes O. J., Tucker C. M. et. al. (2017). Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *Journal of Ecology*, in press. Pp. 1182–1196.
23. McCormack M. L., Crisfield E., Raczka B. M., Schnekenburger F., Eissensat D. M., Smithwick E. A. H. 2015. Sensitivity of four ecological models to adjustments in fine root turnover in temperate forests: does fine root turnover matter? *Ecological Modelling* 297: Pp. 107–117.
24. Poorter H., Niklas K. J., Reich P. B., Oleksyn J., Poot P. and Mommer L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: metaanalyses of interspecific variation and environmental control. *Tansley review. New Phytol.* 193. Pp. 30–50.
25. Rillig M. C., Aguilar-Trigueros C. A., Bergmann J., Verbruggen E., Veresoglou S. D. & Lehmann, A. (2015). Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytologist*, 205. Pp. 1385–1388.

Received 06.06.2021.