

doi 10.18699/vjgb-24-99

Пограничные клетки корневого чехлика как регулятор ризосферной микробиоты

Н.А. Омелянчук¹, В.А. Черенко^{1,2}, Е.В. Землянская  ¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия² Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия ezemlyanskaya@bionet.nsc.ru

Аннотация. Ризосфера (почва, окружающая корни растения) – это экологическая ниша, внутри которой полезные микроорганизмы и патогены конкурируют друг с другом за органические углеродные соединения и возможность колонизации корней. Для взаимодействия с микробиотой корни выделяют в ризосферу ризодепозиты, к которым относят пограничные клетки, продукты гибели клеток корня и секретируемые живыми клетками жидкости (корневые экссудаты). Пограничные клетки, получившие свое название ввиду их локализации в почве рядом с корнем (на границе корня и почвы), представляют собой конечный этап дифференцировки клеток корневого чехлика. Слущивание пограничных клеток с поверхности корневого чехлика может происходить как одиночными клетками, так и рядами клеток. Пограничные клетки постоянно поставляются в почву на протяжении всей жизни растения, а тип и интенсивность слущивания пограничных клеток определяются как видом растений, так и почвенными условиями. В настоящее время появились данные о факторах, контролирующих тип слущивания, а также исследования этого процесса и его регуляции у разных видов растений. Пограничные клетки специализированы для взаимодействия с внешней средой, в частности, они служат живым барьером между корнем и почвенной микробиотой. После отделения от кончика корня в пограничных клетках снижается уровень первичного метаболизма и повышается число транскриптов генов вторичного метаболизма, усиливаются синтез компонентов и выделение слизи, содержащей вторичные метаболиты, внеклеточную ДНК, протеогликаны и другие вещества. Слизь, в которую пограничные клетки оказываются погруженными, служит как для привлечения микроорганизмов, способствующих росту растения, так и для защиты корня от патогенов. В настоящем обзоре описаны взаимодействия пограничных клеток с различными видами микроорганизмов и продемонстрирована их важность для роста растений и их устойчивости к болезням. Эти аспекты могут быть использованы в геномной инженерии и селекции для усиления полезных функций пограничных клеток, что, в свою очередь, открывает новые горизонты для повышения урожайности и устойчивости сельскохозяйственных культур.

Ключевые слова: корень; пограничные клетки; биотический стресс; защита растений от патогенов; почвенные симбионты.

Для цитирования: Омелянчук Н.А., Черенко В.А., Землянская Е.В. Пограничные клетки корневого чехлика как регулятор ризосферной микробиоты. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(8):918-926. doi 10.18699/vjgb-24-99

Финансирование. Работа выполнена в рамках бюджетного проекта FWNR-2022-0005.

Root cap border cells as regulators of rhizosphere microbiota

N.A. Omelyanchuk¹, V.A. Cherenko^{1,2}, E.V. Zemlyanskaya  ¹ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia² Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia ezemlyanskaya@bionet.nsc.ru

Abstract. A rhizosphere (a narrow area of soil around plant roots) is an ecological niche, within which beneficial microorganisms and pathogens compete with each other for organic carbon compounds and for the opportunity to colonize roots. The roots secrete rhizodeposits into the rhizosphere, which include border cells, products of root cell death and liquids secreted by living cells (root exudates). Border cells, which have their name due to their location in the soil next to the root (at the border of the root and soil), represent terminal differentiation of columella and adjacent lateral root cap cells. Border cells can detach from the root cap surface both as single cells and as cell layers. Border cells are constantly supplied to the soil throughout plant life, and the type and intensity of border cells' sloughing depend on both plant species and soil conditions. Currently, data on the factors that control the type of border cells' release and its regulation have been described in different plant species. Border cells are specialized for interaction with the environment, in particular, they are a living barrier between soil microbiota and roots. After separation of border cells from the root tip, transcription of primary metabolism genes decreases, whereas transcription of secondary metabo-

lism genes as well as the synthesis and secretion of mucilage containing these metabolites along with extracellular DNA, proteoglycans and other substances increase. The mucilage that the border cells are embedded in serves both to attract microorganisms promoting plant growth and to protect plants from pathogens. In this review, we describe interactions of border cells with various types of microorganisms and demonstrate their importance for plant growth and disease resistance.

Key words: root; border cells; biotic stress; plant defense against pathogens; soil symbionts.

For citation: Omelyanchuk N.A., Cherenko V.A., Zemlyanskaya E.V. Root cap border cells as regulators of rhizosphere microbiota. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(8):918-926. doi 10.18699/vjgb-24-99

Введение

Корни растений окружены большим количеством микроорганизмов: в ризосфере (почве, непосредственно контактирующей с корневой системой растения) на 1 г почвы содержится $\sim 10^8$ – 10^9 бактерий, 10^5 – 10^6 грибов, 10^3 – 10^5 водорослей и простейших (Mendes et al., 2013). Эта метаболически активная микробиота изменяет свойства почвы и влияет на рост корня и всего растения. Корневая система растения, в свою очередь, проникая глубоко в почву, изменяет ее, обогащая ризодепозитами, живыми и мертвыми клетками и различными органическими соединениями, влияющими на состав и численность микробных популяций. Большую часть ризодепозита составляют регулярно слущивающиеся в почву клетки поверхности корневого чехлика, миниатюрного органа, расположенного на самом кончике корня (Hawes et al., 2011). Слущенные клетки корневого чехлика называются пограничными клетками из-за их расположения на границе корня и почвы (Hawes, Lin, 1990). Это живые клетки, секретирующие полисахариды, белки и ряд других веществ (Driouich et al., 2021). Из этого секрета формируется матрикс, в который пограничные клетки оказываются погруженными. Пограничные клетки по мере роста корня вступают во взаимодействие и с расположенными выше корневого чехлика клетками, их можно найти на довольно большом расстоянии от кончика корня, из которого они произошли (Hawes, Lin, 1990; Driouich et al., 2019).

Пограничные клетки описаны у папоротников, голосеменных и покрытосеменных растений (Vermeer, McCully, 1982; Hawes et al., 2003; Forino et al., 2012). Число живых пограничных клеток на корень зависит от семейства растений, а также меняется по мере роста корня, варьируя в молодых (до 2 см) корнях от 800 у *Bromus carinatus* и 11 000 у *Cucumis sativus* до 17 000 у *Zea mays* со значимым уменьшением в корнях с длиной более 9 см до 70, 300 и 150 клеток соответственно (Odell et al., 2008; Darshan et al., 2020). Число пограничных клеток может различаться даже у разных экотипов одного вида и зависит от условий выращивания (Zhao et al., 2000; Iijima et al., 2003; Pankievicz et al., 2022). Например, когда растения гороха помещают в условия с высоким уровнем углекислого газа, пограничных клеток производится в два раза больше по сравнению с нормальными условиями (Zhao et al., 2000).

Пограничные клетки являются «возобновляемыми», т.е. постоянно поставляемыми в почву на протяжении всей жизни корня и имеющими определенный срок жизни (Driouich et al., 2019). Например, корневая система одного растения гороха продуцирует примерно 3000–4000 пограничных клеток в день. Время, в течение которого по-

граничные клетки остаются живыми после слущивания с поверхности корневого чехлика, зависит от вида растений и составляет от нескольких дней у арабидопсиса (Vicré et al., 2005; Plancot et al., 2013) до нескольких недель у кукурузы (Vermeer, McCully, 1982). Во многих семействах покрытосеменных растений (Злаковых, Бобовых, Тыквенных) клетки крайнего слоя корневого чехлика отделяются без сохранения контактов друг с другом, т.е. в почве оказываются отдельные жизнеспособные пограничные клетки (Driouich et al., 2007). У других семейств, например у Крестоцветных (в том числе и у модельного вида растений *Arabidopsis thaliana* L.), наблюдается слущивание живых клеток единым слоем (Fendrych et al., 2014). Некоторые исследователи выделяют такие клетки в отдельную группу и называют их «клетки, подобные пограничным» (Vicré et al., 2005; Driouich et al., 2007; Plancot et al., 2013). Также был предложен альтернативный термин, объединяющий пограничные клетки и «клетки, подобные пограничным», – «ассоциированные с корнем клетки, произошедшие из чехлика» (root AC-DC – root associated cap-derived cells) (Driouich et al., 2019).

В настоящее время появились данные о факторах, контролирующих тип слущивания наружных клеток корневого чехлика, исследования этого процесса и его регуляции у разных видов растений, описания функционирования пограничных клеток в почве и их важной роли в жизни растений. Согласно этим данным, пограничные клетки можно определить как живые клетки, слущиваемые корневым чехликом во внешнюю среду как отдельные клетки, слоем клеток или агрегатами в несколько слоев для выполнения специальных функций по поддержанию роста растений и их защите от болезней (Darshan et al., 2020). В связи с этим далее мы будем пользоваться общим термином «пограничные клетки», независимо от типа их слущивания.

В этом обзоре мы подробно разбираем факторы, определяющие тип слущивания пограничных клеток, описываем отличия пограничных клеток от других клеток кончика корня, их секреторную функцию и формирование микробиоты ризосферы под влиянием секрета пограничных клеток.

Дифференцировка пограничных клеток и типы их слущивания у разных видов растений

У *A. thaliana* корневого чехлик состоит из двух отдельных частей: центрально расположенной колумеллы и бокового корневого чехлика (БКЧ), который окружает колумеллу и расположенные выше клетки меристемы корня (Dolan et al., 1993). У клеток наружного слоя БКЧ происходит программируемая клеточная смерть в транзитной зоне корня с

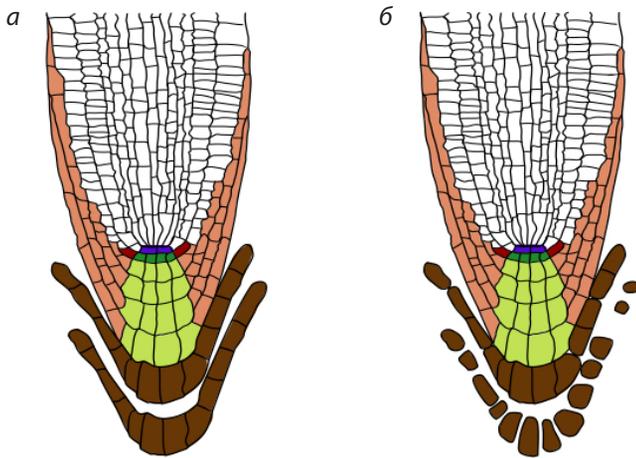


Рис. 1. Слущивание пограничных клеток единым слоем (а) и отдельными клетками (б) у проростков *A. thaliana*.

а – кончик корня проростка дикого типа; б – кончик корня мутанта *nlp7*. Синим цветом обозначены клетки покоящегося центра, темно-зеленым – инициали колумеллы, светло-зеленым – колумелла, светло-коричневым – боковой корневой чехлик, красным – инициали эпиблемы и БКЧ, темно-коричневым – пограничные клетки. Схематичные изображения сделаны в соответствии с данными R. Karve с коллегами (2016).

последующим быстрым автолизом, в то время как клетки наружного слоя колумеллы слущиваются единым слоем с сохранением контактов между ними (Vicré et al., 2005; Durand et al., 2009; Fendrych et al., 2014). На первом этапе слущивания появляется разрыв в наружном слое БКЧ на уровне чуть выше покоящегося центра с последующим отделением клеток этого слоя сверху вниз, за которым следует слущивание внешнего слоя клеток колумеллы (рис. 1, а) (Shi et al., 2018). Весь процесс, от возникновения разрыва и до конца слущивания, занимает в среднем 18 ч, и примерно 18 ч проходит до начала слущивания следующего клеточного слоя. Необходимо отметить, что отделяющиеся от корня клетки корневого чехлика отвечают первоначальному определению пограничных клеток – находятся на границе между корнем и почвой (Hawes, Lin, 1990). Более того, у *A. thaliana* до 12 % корней проростков экотипа Columbia продуцируют отдельные, изолированные друг от друга пограничные клетки (Karve et al., 2016).

Основными компонентами срединных пластинок – частей клеточных стенок, благодаря которым соседние клетки «склеены» друг с другом, являются пектины (полигалактуронаны, представленные гомогалактуронанами, рамногалактуронанами и замещенными галактуронанами) (Caffall, Mohnen, 2009; Albersheim et al., 2010). Пектины синтезируются в клетке, затем секретируются в клеточную стенку преимущественно в метилэтерифицированной форме (Atmodjo et al., 2013). В клеточной стенке ферменты пектинметилэстеразы отщепляют метильные группы, образуя свободные карбоксильные группы на остатках галактуронової кислоты полигалактуронанов, что локально сдвигает рН в кислую сторону и способствует активности полигалактуроназ, гидролизующих полигалактуронаны (Moustacas et al., 1991; Micheli, 2001). Этим объясняется разделение слоя пограничных клеток на отдельные клетки у *A. thaliana* при повышенной кис-

лотности среды, в которой растут корни (Karve et al., 2016). Роль пектинов в слущивании пограничных клеток установлена у гороха (Wen et al., 1999). При ингибировании экспрессии гена, кодирующего пектинметилэстеразу, пограничные клетки не отделяются от корня. У мутантов *A. thaliana* по генам *QUASIMODO 1/2* с низкой продукцией одного из пектинов – гомогалактуронана (линейного полимера галактуронової кислоты) – клетки корневого чехлика слущиваются отделенными друг от друга (Durand et al., 2009).

У арабидопсиса выявлен также транскрипционный фактор NIN-LIKE PROTEIN7 (NLP7), контролирующий слущивание пограничных клеток целым слоем (Karve et al., 2016). При мутации *nlp7* увеличивается раздельное слущивание пограничных клеток (см. рис. 1, б). Во время как в диком типе только в 12 % корней наблюдалось слущивание отдельных пограничных клеток, в мутантах это было зарегистрировано в 44 % корней. В мутантах с потерей функции *nlp7* также снижен уровень целлюлозы и пектина и активированы гены, кодирующие целлюлазу (CEL5) и пектинлиазы – ферменты, ослабляющие клеточную стенку. У арабидопсиса при отсутствии экспрессии гена *CEL5* скорость слущивания пограничных клеток замедлялась (Del Campillo et al., 2004). Также отдельными клетками происходит слущивание пограничных клеток при потере функции *AUTOPHAGY 5 (ATG5)*, одного из ключевых генов, контролирующих аутофагию (Goh et al., 2022). У *atg5* мутантов в пограничных клетках не происходит образования аутофагосом и центральной вакуоли.

В отношении типов слущивания пограничных клеток существует большое разнообразие. Так, у акации *Acacia mangium*, тропического дерева семейства Бобовых, пограничные клетки БКЧ слущиваются единым листом, состоящим из нескольких рядов клеток, от транзитной зоны корня к его апексу, при этом клетки колумеллы слущиваются отдельными пограничными клетками (Endo et al., 2011). Из трех древесных видов Бобовых, растущих к югу от Сахары, у *Balanites aegyptiaca* клетки корневого чехлика слущиваются отдельно, в то время как у *Acacia raddiana* и *Tamarindus indica* – отдельными клетками, и рядами (Carreras et al., 2020). У *Pinus densiflora* с центральной части корневого чехлика слущиваются одиночные продолговатые пограничные клетки, а с боковых сторон слущивание идет длинными одиночными слоями (Shigakawa et al., 2023).

У сои выделено три морфотипа пограничных клеток: сферические, промежуточные и удлинённые (Roritaux et al., 2020). Сферические пограничные клетки локализованы преимущественно рядом с корневым чехликом, промежуточные окружают корень в области его меристематической зоны, а удлинённые – в зонах растяжения и дифференцировки (рис. 2). Удлиненные клетки составляют более 30 % пограничных клеток и могут быть как единичными, так и в составе группы из десятка или нескольких десятков плотно прикрепленных друг к другу клеток. Примерно 80 % удлинённых и 50 % сферических пограничных клеток – это живые клетки. У кукурузы сферические клетки отделяются от колумеллы, в то время как БКЧ производит удлинённые клетки (Guinel, McCully, 1987). У банана удлинённые (эллипсоидные) клетки со-

ставляют 92 % пограничных клеток, оставшиеся 8 % – это сферические клетки с амилопластами (Wuyts et al., 2006). У картофеля сферические пограничные клетки малого размера наблюдались в области корневого чехлика, в то время как удлиненные клетки в основном были локализованы в зоне растяжения (Kogonev et al., 2016). Клетки обоих типов содержали крахмал.

Таким образом, наружные клетки корневого чехлика могут удаляться с поверхности корневого чехлика после программируемой клеточной смерти с последующим быстрым автолизом, а также слущиваться отдельными живыми клетками или рядами живых клеток. В последующем гибель пограничных клеток, слущенных живыми, в почве дает клеточные останки, которые, как и другие мертвые клетки, служат для питания микробиоты. В пограничных клетках, по сравнению с клетками кончика корня, снижен уровень первичного метаболизма и повышен уровень транскриптов генов вторичного метаболизма, кодирующих белки для синтеза воска, фенолпропаноидов, лигнина, фенольных соединений и флавоноидов (Watson et al., 2015).

Источником энергии и углерода для синтеза вторичных метаболитов в пограничных клетках служат большие запасы крахмала. Пограничные клетки также синтезируют уникальный набор белков: 13 % белков, продуцируемых в пограничных клетках, не детектируются в кончике корня (Brigham et al., 1995). Таким образом, пограничные клетки представляют собой последний этап дифференцировки клеток корневого чехлика. Из вышесказанного понятно, что дифференцировка и слущивание пограничных клеток – достаточно энергозатратный процесс. Тогда возникает вопрос, для каких значимых целей растения регулируемым образом высвобождают большое количество здоровых клеток с периферии корневого чехлика? Несомненно, это предполагает их ключевую функцию во взаимоотношениях со средой, окружающей корень.

Состав и функции слизи, секретлируемой пограничными клетками

Процесс приобретения предшественниками пограничных клеток способности секретировать подробно описан для клеток колумеллы арабидопсиса (Maeda et al., 2019). Если инициалы колумеллы считать слоем c1, то при переходе клеток из c5 в c6 слизь начинает накапливаться у боковых клеточных стенок, а клеточная стенка на стороне, обращенной к побегу, начинает деградировать (рис. 3). В клетках c7 большая часть слизи выделяется в межклеточное пространство между слоями c6 и c7. Параллельно с этим идут развитие вакуолей и деградация амилопластов. После отделения пограничных клеток слизь из межклеточного пространства переходит в ризосферу, а пограничные клетки продолжают секрецию. Таким образом, пограничные клетки оказываются погруженными в плотную слизь с фибриллярной структурой (Ropitiaux et al., 2020). Аппарат Гольджи, необходимый для секреции, формируется в периферических клетках колумеллы до их отделения и превращения в пограничные клетки (Poulsen et al., 2008). Пузырьки аппарата Гольджи, в том числе сливающиеся с плазматической мембраной, характерны для пограничных клеток (Driouich et al., 2007; Wang et al., 2017). У сои наибольшее количество слизи производят сферические пограничные клетки, наименьшее – удлиненные (Ropitiaux et al., 2020).

У большинства видов растений около 94 % растворимой фракции слизи составляют нейтральные и кислые полисахариды, а остальные 6 % – белки (Carminati, Vetterlein, 2013); 25 % белков, синтезируемых пограничными клетками, сразу выделяются в окружающую среду (Brigham et al., 1995). Большинство метаболитов, вырабатываемых в пограничных клетках, также секретированы сразу после синтеза. В слизи корневого чехлика 3–4-дневных проростков кукурузы было обнаружено 2848 различных белков, среди которых существенную часть (25 %) представляли белки, задействованные в метаболизме, остальные белки функционально

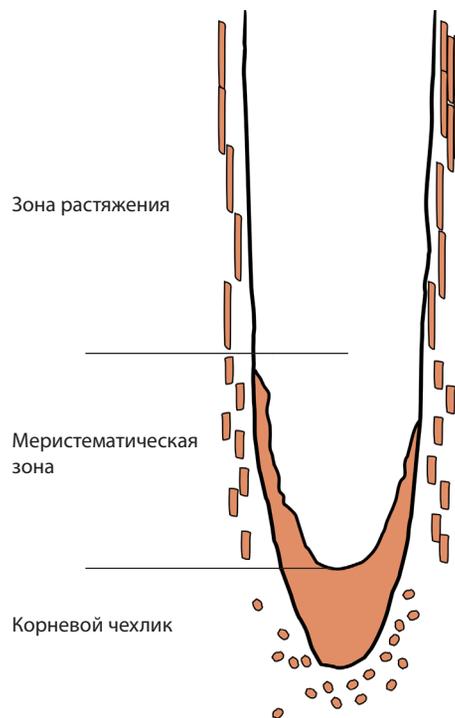


Рис. 2. Три морфотипа пограничных клеток у сои. Корневой чехлик, а также сферические, промежуточные и удлиненные пограничные клетки обозначены коричневым цветом. Для подготовки схемы использованы результаты М. Ropitiaux с коллегами (2020).

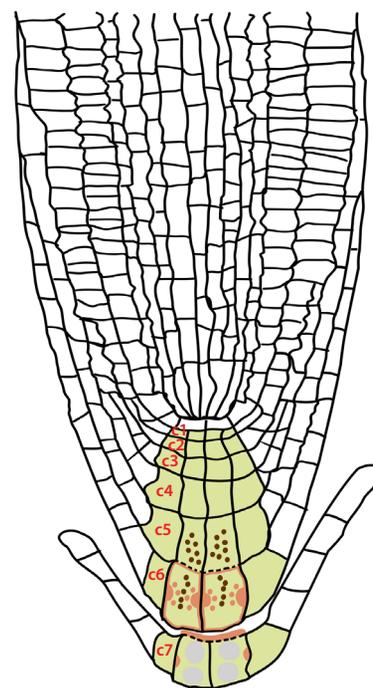


Рис. 3. Дифференцировка пограничных клеток в колумелле у *A. thaliana*.

Клетки колумеллы обозначены светло-зеленым цветом. Клеточные слои колумеллы пронумерованы по порядку, от c1 (инициалы колумеллы) до c7. Коричневыми точками обозначены крахмальные гранулы, красным цветом – слизь, серым – вакуоли.

имели отношение к клеточной стенке, активным формам кислорода, получению питательных веществ и ответу на стресс (Ma et al., 2010). Для 85–94 % белков слизи, ранее найденных у арабидопсиса и рапса, выявлены гомологи, представленные в слизи у кукурузы, что говорит о достаточной консервативности белкового состава слизи у одно- и двудольных растений.

Кислые (пектиновые) полисахариды придают желеобразные свойства слизи, т. е. делают ее гелем с пористой структурой. Выделяемая пограничными клетками слизи может удерживать воду в количестве в 1000 раз больше своего веса (Guinel, McCully, 1986). У сои основной компонент фибриллярной структуры в слизи – нейтральный полисахарид ксилоглюкан (Ropitiaux et al., 2019). Ксилоглюкан и целлюлоза образуют молекулярные поперечные мостики, которые держат пограничные клетки в контакте друг с другом. Известно, что первичная клеточная стенка двудольных растений представляет собой целлюлозные и ксилоглюкановые полисахариды, встроенные в матрикс из пектинов, гликопротеинов и протеогликанов (Driouich et al., 2012). Таким образом, пограничные клетки секретируют полисахариды и протеогликанов клеточной стенки, из которых формируются матрикс и внутренняя структура слизи (Castilleux et al., 2018; Driouich et al., 2019).

Среди белковых компонентов секрета пограничных клеток выделяют гидроксипролин-богатые гликопротеины – экстенсины и арабиногалактановые белки (Vicré et al., 2005; Plancot et al., 2013). Арабиногалактановые белки были найдены в слизи пограничных клеток гороха, арабидопсиса, рапса и картофеля (Knee et al., 2001; Durand et al., 2009; Cannesan et al., 2012; Kogoney et al., 2016). Слизь также содержит фенольные кислоты, фосфолипиды, антимикробные пептиды/белки (дефенсины, белки, связанные с патогенезом и др.), фитоалексины, гистон H4, ферменты, внеклеточную ДНК, активные формы кислорода, токсичные для патогенов, и ферменты, их производящие (Wen et al., 2007, 2017; Carminati, Vetterlein, 2013; Plancot et al., 2013; Weiller et al., 2017).

Выделяемая пограничными клетками слизь и сами пограничные клетки образуют комплекс, называемый «корневая внеклеточная ловушка, КВЛ» (root extracellular trap, RET) (Driouich et al., 2013). Он имеет много общего с внеклеточными ловушками животных, образуемыми фагоцитарными иммунными клетками (нейтрофилами, макрофагами, тучными клетками, эозинофилами, гетерофилами) при стимуляции (Driouich et al., 2019, 2021). И у растений, и у животных внеклеточные ловушки неспецифически активны против широкого спектра микробных и грибковых патогенов. Ловушки содержат одинаковые защитные компоненты (антимикробные белки и внеклеточную ДНК) и имеют одинаковые функции – улавливать, иммобилизовывать и уничтожать патогены, тем самым ограничивая распространение микробов на другие ткани.

Механизм действия внеклеточной ДНК, секретируемой пограничными клетками, неясен (Monticcolo et al., 2020). Тем не менее деградация внеклеточной ДНК в секрете пограничных клеток с помощью ДНКазы приводила к потере устойчивости корней к патогенным грибам (Wen et al., 2009). Мутации генов, кодирующих секретируемые

ДНКазы у фитопатогенных бактерий и грибов, обуславливали снижение заражаемости этими патогенами корней растений (Hawes et al., 2016; Tran et al., 2016). Секреция ДНКаз описана для многих почвенных патогенных видов грибов и некоторых видов бактерий (Darshan et al., 2020). Пограничные клетки гороха и томата секретируют внеклеточную ДНК в ответ на патогенные бактерии, тогда как непатогенные бактерии не вызывают секрецию ДНК (Tran et al., 2016).

Гистон H4 человека, на 97 % гомологичный гистону H4 гороха, секретируемому пограничными клетками, летален для бактерии *Ralstonia solanacearum*, инфицирующей корни гороха, и его токсическая активность устраняется при обработке корней антителами против него (Tran et al., 2016).

Пограничные клетки формируют микробиоту в ризосфере

Пограничные клетки могут защищать растения и способствовать их росту, препятствуя инфицированию корня патогенами или стимулируя ассоциацию с полезной микробиотой. Совместное культивирование на поверхности агара пограничных клеток в окружающей их слизи с разными видами бактерий показало различную реакцию бактерий на пограничные клетки и их секрет (Gochnauer et al., 1990). Наблюдались как сильное торможение роста (*Rhizobium* sp. и *Escherichia coli*), так и сильная стимуляция (*Pseudomonas fluorescens*), а также отсутствие эффекта (*Streptomyces* sp. и *Cytophaga* sp.) или раннее ингибирование с последующей сильной стимуляцией, а затем образованием спор (*Bacillus* spp.).

Таким образом, состав бактериального сообщества в ризосфере определяется способностью разных видов бактерий реагировать на вещества, составляющие секрет пограничных клеток. Можно предположить, что за счет этого пограничные клетки активно контролируют формирование и другой части ризосферной микробиоты (грибов, протистов и др.). Секрет пограничных клеток также обеспечивает различные источники углерода для микроорганизмов, тем самым влияя на состав микробиома (Knee et al., 2001; Benizri et al., 2007).

Полезные для растений ризосферные бактерии выделяют в особую группу – ризобактерии, способствующие росту растений (PCPP) (Hasan et al., 2024). Они разнообразны по видовому составу, к ним относятся представители *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Burkholderia*, *Caulobacter*, *Chromobacterium*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Serratia* и других родов. Взаимодействуя с корнем, они повышают устойчивость растений к биотическому и абиотическому стрессу, доступность различных элементов (железа, калия, фосфора и др.) из почвы, синтезируют фитогормоны и другие метаболиты, влияющие на рост растений, способствуют очищению почвы от многих вредных примесей. Многие PCPP подавляют рост патогенных организмов, продуцируя антибиотики (Ulloa-Ogaz et al., 2015).

Актиномицеты не только способствуют росту растений сами по себе, некоторые их изоляты усиливают рост грибов арбускулярной микоризы и прорастание их спор, что приумножает эффект актиномицетов на рост рас-

тений и усвоение ими азота (Franco-Correa et al., 2010). Другие изоляты актиномицетов показали сильную активность против грибов-возбудителей болезней растений (Lee, Hwang, 2002). Бактерия *Herbaspirillum seropedicae* образует азотфиксирующие ассоциации с кукурузой и другими злаками (Chubatsu et al., 2012). Примечательно, что гуминовые кислоты увеличивают слушивание пограничных клеток и плотность этих бактерий в области кончика корня (Canellas, Olivares, 2017).

Живые пограничные клетки являются основными производителями слизи, которая содержит вещества, способствующие привлечению благоприятных для растения микроорганизмов (Hawes et al., 1998). Пограничные клетки выделяют соединения, стимулирующие ветвление микоризных гиф, и арабиногалактаны, запускающие образование биопленок ряда полезных бактерий (Nagahashi, Douds, 2004; Beaugregard et al., 2013). Разрушение арабиногалактановых белков с помощью специальных агентов приводит к ослаблению колонизации бактериями рода *Rhizobium* пограничных клеток и кончика корня (Vicré et al., 2005). У *Pinus densiflora* на ранних стадиях развития корней (до образования микоризы) ризобактерии, контактирующие с пограничными клетками и их секретом, способствуют защите корней хозяина, оказывая замедляющее воздействие на рост патогенов (Shirakawa et al., 2023).

Повсеместно распространенные почвенные грибы *Arbuscular mycorrhizae* формируют микоризу со многими видами покрытосеменных растений, включая большинство сельскохозяйственных культур (Khaliq et al., 2022). Микориза улучшает поглощение растениями воды и питательных веществ, особенно фосфора, в то время как растения отдают грибам 10–20 % продуктов своего фотосинтеза. При этом количество пограничных клеток, продуцируемых разными видами растений, положительно коррелирует со способностью этих видов образовывать микоризные ассоциации (Niemira et al., 1996; Arriola et al., 1997). Один из штаммов гриба-аскомицета *Trichoderma* при колонизации пограничных клеток проростков пшеницы вызывал примерно 40 % увеличение веса стебля и подавлял более чем на 90 % рост фитопатогенных видов рода *Fusarium* (Jaroszuk-Ścisiel et al., 2019).

В настоящее время можно говорить о том, что формируется новое направление в сельскохозяйственной биотехнологии – биоинженерия микробиома ризосферы, которое нацелено на заселение ризосферы предпочтительно полезными для растений микроорганизмами (Mohanram, Kumar, 2019). Например, такие роды бактерий, как *Bacillus* и *Pseudomonas*, используются в качестве биоудобрений и для биологической защиты растений (для производства биопрепаратов против патогенов, в качестве их естественных врагов или индукторов системной устойчивости к ним растений) (Hasan et al., 2024). Еще одним перспективным подходом для инженерии микробиома ризосферы является модификация пограничных клеток (Mohanram, Kumar, 2019). Успешность такого подхода была продемонстрирована при трансформации растений арабидопсиса и картофеля геном, кодирующим пептидный противонематодозный репеллент, под промотором гена арабидопсиса *MDK4-20* (Lilley et al., 2011). Последний,

специфически активируя транскрипцию в клетках корневого чехлика и пограничных клетках, вызвал в них экспрессию гена, кодирующего репеллент, и тем самым обеспечил устойчивость трансгенных растений к нематоде.

Пограничные клетки взаимодействуют с почвенными патогенами

Отделение от корня пограничных клеток и выделение ими в почву различных соединений представляют один из механизмов, с помощью которых растения справляются с патогенами (Hawes et al., 2000). Выше мы уже упоминали об антимикробных функциях слизи, которые осуществляют некоторые белки, вторичные метаболиты и внеклеточная ДНК, работающая для защиты от некоторых грибов и бактерий (Wen et al., 2009; Cannesan et al., 2011; Koroney et al., 2016; Tran et al., 2016). Однако взаимодействие пограничных клеток с патогенами не ограничивается бактерицидными и фунгицидными свойствами секретируемой ими слизи. Пограничные клетки способны воспринимать специфические сигналы патогенов, так называемые связанные с патогенами молекулярные паттерны (molecular/pathogen associated molecular patterns, MAMP/PAMP), и реагировать на них типичными MAMP-индуцируемыми процессами первичного иммунного ответа, продукцией активных форм кислорода и укреплением клеточной стенки путем накопления и модификации экстензинов и отложением каллозы (Plancot et al., 2013).

Атака патогена может привести к усилению слушивания пограничных клеток, стимулированию производства слизи этими клетками или изменению состава слизи (Cannesan et al., 2011; Koroney et al., 2016). Например, обработка корней элиситором, полученным из *Pectobacterium atrosepticum*, почвенного патогена картофеля, изменяет состав слизи, включая состав арабиногалактановых белков в ней (Koroney et al., 2016). Оомицет *Aphanomyces euteiches* вызывает до 80 % потерь урожая гороха, проникая в его корни, что приводит к остановке роста корней и гибели растения (Cannesan et al., 2011). Инокуляция *A. euteiches* корней гороха увеличивает количество пограничных клеток, и это увеличение зависит от количества инокулированных ооспор. Пограничные клетки реагируют на инокуляцию увеличением синтеза фенольного соединения фитоалексина пизатина, которое *in vitro* при определенном количестве ингибирует рост гиф и производство зооспор.

Таким образом, увеличение синтеза пизатина пограничными клетками может служить одним из способов повышения устойчивости корней гороха к данной инфекции. Более того, пограничные клетки привлекают оомицет посредством хемотаксиса и затем нейтрализуют их с помощью антимикробных компонентов слизи (Hawes et al., 2016). В частности, было показано, что арабиногалактановые белки, компоненты слизи и клеточных стенок пограничных клеток, способны вызывать индистирование и предотвращать прорастание зооспор этого патогена (Cannesan et al., 2012). Таким образом, пограничные клетки и их секрет предотвращают заселение зооспорами кончиков корней, блокируя их проникновение в ткани корня и вызывая их лизис (Ropitiaux et al., 2020).

Пограничные клетки проростков ржи нейтрализуют действие патогенного штамма гриба *Fusarium culmorum*, стимулируя прорастание спор в макроконидии и образуя с последними вокруг корневого чехлика компактные кластеры, так называемые мантиеподобные структуры, в то время как непатогенные штаммы таких структур не образуют (Jaroszuk-Ścisiel et al., 2009). В дополнение к общеизвестным механизмам подавления грибной инфекции – ингибированию прорастания спор, подавлению активности генов патогенеза гриба, усилению экспрессии генов защиты растений – образование мантиеподобных структур на кончике корня представляет собой еще одну форму взаимоотношений корень–патоген, когда секрет пограничных клеток вызывает, наоборот, быстрое прорастание спор с последующей гибелью пограничных клеток и подавлением роста гриба (Gunawardena et al., 2005).

Образование мантиеподобных структур на кончике корня наблюдалось также при инокуляции корней гороха с патогенным грибом *Nectria haematococca*, при этом под мантиеподобной структурой сами кончики корня большей частью остаются интактными (Gunawardena, Hawes, 2002). При этой инфекции повреждается только около 4 % кончиков корней, в случае же протеолитической деградации секрета пограничных клеток повреждаются все кончики корней (Wen et al., 2007).

Заклучение

Пограничные клетки представляют собой жизнеспособные компоненты корневой системы, играющие ключевую роль во взаимодействии корней с микроорганизмами ризосферы. После отделения от кончика корня пограничные клетки меняют свой метаболизм, синтезируют и выделяют гидратированную слизь, содержащую протеогликаны, вторичные метаболиты, антимикробные белки и внеклеточную ДНК. Эта слизь служит активным компонентом для привлечения полезных микроорганизмов, усиливающих рост растений. В то же время пограничные клетки служат барьером для патогенов. Они секретируют различные антимикробные вещества, и в них индуцируется первичный иммунный ответ различными элиситорами. Таким образом, усиление полезных для растения функций пограничных клеток может стать одним из актуальных и эффективных направлений в генной инженерии и селекции растений.

Список литературы / References

Albersheim P., Darvill A., Roberts K., Sederoff R., Staehelin A. Plant Cell Walls. From Chemistry to Biology. New York: Garland Science, 2010

Arriola L., Niemira B.A., Safir G.R. Border cells and arbuscular mycorrhizae in four Amaranthaceae species. *Phytopathology*. 1997; 87(12):1240-1242. doi 10.1094/PHYTO.1997.87.12.1240

Atmodjo M.A., Hao Z., Mohnen D. Evolving views of pectin biosynthesis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2013;64:747-779. doi 10.1146/annurev-arplant-042811-105534

Beauregard P.B., Chai Y., Vlamakis H., Losick R., Kolter R. *Bacillus subtilis* biofilm induction by plant polysaccharides. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2013;110(17):1621-1630. doi 10.1073/pnas.1218984110

Benizri E., Nguyen C., Piutti S., Slezack-Deschaumes S., Philippot L. Additions of maize root mucilage to soil changed the structure of the bacterial community. *Soil Biol. Biochem.* 2007;39(5):1230-1233. doi 10.1016/j.soilbio.2006.12.026

Brigham L.A., Woo H.H., Nicoll S.M., Hawes M.C. Differential expression of proteins and mRNAs from border cells and root tips of pea. *Plant Physiol.* 1995;109(2):457-463. doi 10.1104/pp.109.2.457

Caffall K.H., Mohnen D. The structure, function, and biosynthesis of plant cell wall pectic polysaccharides. *Carbohydr. Res.* 2009;344: 1879-1900. doi 10.1016/j.carres.2009.05.021

Canellas L.P., Olivares F.L. Production of border cells and colonization of maize root tips by *Herbaspirillum seropedicae* are modulated by humic acid. *Plant Soil.* 2017;417:403-413. doi 10.1007/s11104-017-3267-0

Cannesan M.A., Gangneux C., Lanoue A., Giron D., Laval K., Hawes M., Driouich A., Vicré-Gibouin M. Association between border cell responses and localized root infection by pathogenic *Aphanomyces euteiches*. *Ann. Bot.* 2011;108(3):459-469. doi 10.1093/aob/mcr177

Cannesan M.A., Durand C., Burel C., Gangneux C., Lerouge P., Ishii T., Laval K., Follet-Gueye M.L., Driouich A., Vicré-Gibouin M. Effect of arabinogalactan proteins from the root caps of pea and *Brassica napus* on *Aphanomyces euteiches* zoospore chemotaxis and germination. *Plant Physiol.* 2012;159(4):1658-1670. doi 10.1104/pp.112.198507

Carminati A., Vetterlein D. Plasticity of rhizosphere hydraulic properties as a key for efficient utilization of scarce resources. *Ann. Bot.* 2013;112(2):277-290. doi 10.1093/aob/mcs262

Carreras A., Bernard S., Durambur G., Gügi B., Loutelier C., Pawlak B., Boulogne I., Vicré M., Driouich A., Goffner D., Follet-Gueye M.L. In vitro characterization of root extracellular trap and exudates of three Sahelian woody plant species. *Planta*. 2020;251(1):19. doi 10.1007/s00425-019-03302-3

Castilleux R., Plancot B., Ropitiaux M., Carreras A., Leprince J., Boulogne I., Follet-Gueye M.L., Popper Z.A., Driouich A., Vicré M. Cell wall extensins in root – microbe interactions and root secretions. *J. Exp. Bot.* 2018;69(18):4235-4247. doi 10.1093/jxb/ery238

Chubatsu L.S., Monteiro R.A., de Souza E.M., de Oliveira M.A.S., Yates M.G., Wasseem R., Bonatto A.C., Huergo L.F., Steffens M.B.R., Rigo L.U., Pedrosa F.D.O. Nitrogen fixation control in *Herbaspirillum seropedicae*. *Plant Soil.* 2012;356:197-207. doi 10.1007/s11104-011-0819-6

Darshan K., Singh J., Yadav S., Venugopala K.M., Aggarwal R. Root border cells: A pioneer's of plant defence in rhizosphere. *Indian J. Agric. Sci.* 2020;90(10):1850-1855. doi 10.56093/ijas.v90i10.107884

Del Campillo E.D., Abdel-Aziz A., Crawford D., Patterson S.E. Root cap specific expression of an endo- β -1,4-D-glucanase (cellulase): a new marker to study root development in *Arabidopsis*. *Plant Mol. Biol.* 2004;56(2):309-323. doi 10.1007/s11103-004-3380-3

Dolan L., Janmaat K., Willemsen V., Linstead P., Poethig S., Roberts K., Scheres B. Cellular organisation of the *Arabidopsis thaliana* root. *Development*. 1993;119(1):71-84. doi 10.1242/dev.119.1.71

Driouich A., Durand C., Vire-Gibouin M. Formation and separation of root border cells. *Trends Plant Sci.* 2007;12:14-19. doi 10.1016/j.tplants.2006.11.003

Driouich A., Follet-Gueye M.L., Bernard S., Kousar S., Chevalier L., Vicré-Gibouin M., Lerouxel O. Golgi-mediated synthesis and secretion of matrix polysaccharides of the primary cell wall of higher plants. *Front Plant Sci.* 2012;3:79. doi 10.3389/fpls.2012.00079

Driouich A., Follet-Gueye M.L., Vicré-Gibouin M., Hawes M. Root border cells and secretions as critical elements in plant host defense. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2013;16(4):489-495. doi 10.1016/j.pbi.2013.06.010

Driouich A., Smith C., Ropitiaux M., Chambard M., Boulogne I., Bernard S., Follet-Gueye M.L., Vicré M., Moore J. Root extracellular traps versus neutrophil extracellular traps in host defence, a case of functional convergence? *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 2019;94(5): 1685-1700. doi 10.1111/brv.12522

Driouich A., Gaudry A., Pawlak B., Moore J.P. Root cap-derived cells and mucilage: a protective network at the root tip. *Protoplasma*. 2021;258(6):1179-1185. doi 10.1007/s00709-021-01660-y

Durand C., Vicré-Gibouin M., Follet-Gueye M.L., Duponchel L., Moreau M., Lerouge P., Driouich A. The organization pattern of

- root border-like cells of *Arabidopsis* is dependent on cell wall homogalacturonan. *Plant Physiol.* 2009;150(3):1411-1421. doi 10.1104/pp.109.136382
- Endo I., Tange T., Osawa H. A cell-type-specific defect in border cell formation in the *Acacia mangium* root cap developing an extraordinary sheath of sloughed-off cells. *Ann. Bot.* 2011;108(2):279-290. doi 10.1093/aob/mcr139
- Fendrych M., Hautehem T.V., Durme M.V., Olvera-Carrillo Y., Huysmans M., Karimi M., Lippens S., Guérin C.J., Krebs M., Schumacher K., Nowack M.K. Programmed cell death controlled by ANAC033/SOMBRERO determines root cap organ size in *Arabidopsis*. *Curr. Biol.* 2014;24:931. doi 10.1016/j.cub.2014.03.025
- Forino L.M.C., Castiglione M.R., Bartoli G., Balestri M., Andreucci A., Tagliasacchi A.M. Arsenic-induced morphogenic response in roots of arsenic hyperaccumulator fern *Pteris vittata*. *J. Hazard. Mater.* 2012;235-236:271-278. doi 10.1016/j.jhazmat.2012.07.051
- Franco-Correa M., Quintana A., Duque C., Suarez C., Rodríguez M.X., Barea J.M. Evaluation of actinomycete strains for key traits related with plant growth promotion and mycorrhiza helping activities. *Appl. Soil Ecol.* 2010;45(3):209-217. doi 10.1016/j.apsoil.2010.04.007
- Gochdauer M.B., Sealey L.J., McCully M.E. Do detached root-cap cells influence bacteria associated with maize roots? *Plant Cell Environ.* 1990;13(8):793-801. doi 10.1111/j.1365-3040.1990.tb01095.x
- Goh T., Sakamoto K., Wang P., Kozono S., Ueno K., Miyashima S., Toyokura K., Fukaki H., Kang B.H., Nakajima K. Autophagy promotes organelle clearance and organized cell separation of living root-ap cells in *Arabidopsis thaliana*. *Development.* 2022;149(11):dev200593. doi 10.1242/dev.200593
- Guinel F.C., McCully M.E. Some water-related physical properties of maize root-cap mucilage. *Plant Cell Environ.* 1986;9(8):657-666. doi 10.1111/J.1365-3040.1986.TB01624.X
- Guinel F.C., McCully M.E. The cells shed by the root cap of *Zea*: their origin and some structural and physiological properties. *Plant Cell Environ.* 1987;10(7):565-578. doi 10.1111/1365-3040.EP11604101
- Gunawardena U., Hawes M.C. Tissue specific localization of root infection by fungal pathogens: role of root border cells. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2002;15(11):1128-1136. doi 10.1094/MPMI.2002.15.11.1128
- Gunawardena U., Rodriguez M., Straney D., Romeo J.T., VanEtten H.D., Hawes M.C. Tissue-specific localization of pea root infection by *Nectria haematococca*. Mechanisms and consequences. *Plant Physiol.* 2005;137(4):1363-1374. doi 10.1104/pp.104.056366
- Hasan A., Tabassum B., Hashim M., Khan N. Role of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) as a plant growth enhancer for sustainable agriculture: A review. *Bacteria.* 2024;3(2):59-75. doi 10.20944/preprints202310.1504.v1
- Hawes M., Allen C., Turgeon B.G., Curlango-Rivera G., Minh Tran T., Huskey D.A., Xiong Z. Root border cells and their role in plant defense. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2016;54:143-161. doi 10.1146/annurev-phyto-080615-100140
- Hawes M.C., Lin H.J. Correlation of pectolytic enzyme activity with the programmed release of cells from root caps of pea (*Pisum sativum*). *Plant Physiol.* 1990;94(4):1855-1859. doi 10.1104/pp.94.4.1855
- Hawes M.C., Brigham L.A., Wen F., Woo H.H., Zhu Y. Function of root border cells in plant health: Pioneers in the rhizosphere. *Annu. Rev. Phytopathol.* 1998;36:311-327. doi 10.1146/annurev.phyto.36.1.311
- Hawes M.C., Gunawardena U., Miyasaka S., Zhao X. The role of root border cells in plant defense. *Trends Plant Sci.* 2000;5(3):128-133. doi 10.1016/s1360-1385(00)01556-9
- Hawes M.C., Bengough G., Cassab G., Ponce G. Root caps and rhizosphere. *J. Plant Growth Regul.* 2003;21:352-367. doi 10.1007/s00344-002-0035-y
- Hawes M.C., Curlango-Rivera G., Wen F., White G.J., VanEtten H.D., Xiong Z. Extracellular DNA: the tip of root defenses? *Plant Sci.* 2011;180(6):741-745. doi 10.1016/j.plantsci.2011.02.007
- Iijima M., Barlow P.W., Bengough A.G. Root cap structure and cell production rates of maize (*Zea mays*) roots in compacted sand. *New Phytol.* 2003;160(1):127-134. doi 10.1046/j.1469-8137.2003.00860.x
- Jaroszuk-Ściśel J., Kurek E., Rodzik B., Winiarczyk K. Interactions between rye (*Secale cereale*) root border cells (RBCs) and pathogenic and nonpathogenic rhizosphere strains of *Fusarium culmorum*. *Mycol. Res.* 2009;113(10):1053-1061. doi 10.1016/j.mycres.2009.07.001
- Jaroszuk-Ściśel J., Tyśkiewicz R., Nowak A., Ozimek E., Majewska M., Hanaka A., Tyśkiewicz K., Pawlik A., Janusz G. Phytohormones (auxin, gibberellin) and ACC deaminase in vitro synthesized by the mycoparasitic *Trichoderma* DEMTkZ3A0 strain and changes in the level of auxin and plant resistance markers in wheat seedlings inoculated with this strain conidia. *Int. J. Mol. Sci.* 2019;20(19):4923. doi 10.3390/ijms20194923
- Karve R., Suárez-Román F., Iyer-Pascuzzi A.S. The transcription factor NIN-LIKE PROTEIN7 controls border-like cell release. *Plant Physiol.* 2016;171(3):2101-2111. doi 10.1104/pp.16.00453
- Khaliq A., Perveen S., Alamer K.H., Zia Ul Haq M., Rafique Z., Alsudays I.M., Althobaiti A.T., Saleh M.A., Hussain S., Attia H. Arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis to enhance plant – soil interaction. *Sustainability.* 2022;14(13):7840. doi 10.3390/su14137840
- Knee E.M., Gong F.C., Gao M., Teplitski M., Jones A.R., Foxworthy A., Mort A.J., Bauer W.D. Root mucilage from pea and its utilization by rhizosphere bacteria as a sole carbon source. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2001;14(6):775-784. doi 10.1094/MPMI.2001.14.6.775
- Koroney A.S., Plasson C., Pawlak B., Sidikou R., Driouich A., Menu-Bouaouiche L., Vicré-Gibouin M. Root exudate of *Solanum tuberosum* is enriched in galactose-containing molecules and impacts the growth of *Pectobacterium atrosepticum*. *Ann. Bot.* 2016;118(4):797-808. doi 10.1093/aob/mcw128
- Lee J.Y., Hwang B.K. Diversity of antifungal actinomycetes in various vegetative soils of Korea. *Can. J. Microbiol.* 2002;48(5):407-417. doi 10.1139/w02-025
- Lilley C.J., Wang D., Atkinson H.J., Urwin P.E. Effective delivery of a nematode-repellent peptide using a root-cap-specific promoter. *Plant Biotechnol. J.* 2011;9(2):151-161. doi 10.1111/j.1467-7652.2010.00542.x
- Ma W., Muthreich N., Liao C., Franz-Wachtel M., Schütz W., Zhang F., Hochholdinger F., Li C. The mucilage proteome of maize (*Zea mays* L.) primary roots. *J. Proteome Res.* 2010;9(6):2968-2976. doi 10.1021/pr901168v
- Maeda K., Kunieda T., Tamura K., Hatano K., Hara-Nishimura I., Shimada T. Identification of periplasmic root-cap mucilage in developing columella cells of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 2019;60(6):1296-1303. doi 10.1093/pcp/pcz047
- Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers J.M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiol. Rev.* 2013;37(5):634-663. doi 10.1111/1574-6976.12028
- Micheli F. Pectin methylesterases: cell wall enzymes with important roles in plant physiology. *Trends Plant Sci.* 2001;6(9):414-419. doi 10.1016/s1360-1385(01)02045-3
- Mohanram S., Kumar P. Rhizosphere microbiome: revisiting the synergy of plant-microbe interactions. *Ann. Microbiol.* 2019;69(3):307-320. doi 10.1007/s13213-019-01448-9
- Monticolo F., Palomba E., Termolino P., Chiaiese P., De Alteriis E., Mazzoleni S., Chiusano M.L. The role of DNA in the extracellular environment: a focus on NETs, RETs and biofilms. *Front. Plant Sci.* 2020;11:589837. doi 10.3389/fpls.2020.589837
- Moustakas A.M., Nari J., Borel M., Noat G., Ricard J. Pectin methyl-esterase, metal ions and plant cell-wall extension. The role of metal ions in plant cell-wall extension. *Biochem. J.* 1991;279(2):351-354. doi 10.1042/bj2790343
- Nagahashi G., Douds D.D. Isolated root caps, border cells, and mucilage from host roots stimulate hyphal branching of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora gigantea*. *Mycol. Res.* 2004;108(9):1079-1088. doi 10.1017/s0953756204000693

- Niemira B.A., Safir G.R., Hawes M.C. Arbuscular mycorrhizal colonization and border cell production: a possible correlation. *Phytopathology*. 1996;86(6):563-565
- Odell R.E., Dumlao M.R., Samar D., Silk W.K. Stage-dependent border cell and carbon flow from roots to rhizosphere. *Am. J. Bot.* 2008; 95(4):441-446. doi 10.3732/ajb.95.4.441
- Pankievicz V.C.S., Delaux P.M., Infante V., Hirsch H.H., Rajasekar S., Zamora P., Jayaraman D., Calderon C.I., Bennett A., Ané J.M. Nitrogen fixation and mucilage production on maize aerial roots is controlled by aerial root development and border cell functions. *Front. Plant Sci.* 2022;13:977056. doi 10.3389/fpls.2022.977056
- Plancot B., Santaella C., Jaber R., Kiefer-Meyer M.C., Follet-Gueye M.L., Leprince J., Gattin I., Souc C., Driouich A., Vicré-Gibouin M. Deciphering the responses of root border-like cells of *Arabidopsis* and flax to pathogen-derived elicitors. *Plant Physiol.* 2013;163(4):1584-1597. doi 10.1104/pp.113.222356
- Poulsen L.R., López-Marqués R.L., McDowell S.C., Okkeri J., Licht D., Schulz A., Pomorski T., Harper J.F., Palmgren M.G. The *Arabidopsis* P₄-ATPase ALA3 localizes to the Golgi and requires a β-subunit to function in lipid translocation and secretory vesicle formation. *Plant Cell*. 2008;20(3):658-676. doi 10.1105/tpc.107.054767
- Ropitiaux M., Bernard S., Follet-Gueye M.L., Vicré M., Boulogne I., Driouich A. Xyloglucan and cellulose form molecular cross-bridges connecting root border cells in pea (*Pisum sativum*). *Plant Physiol. Biochem.* 2019;139:191-196. doi 10.1016/j.plaphy.2019.03.023
- Ropitiaux M., Bernard S., Schapman D., Follet-Gueye M.L., Vicré M., Boulogne I., Driouich A. Root border cells and mucilage secretions of soybean, *Glycine max* (Merr) L.: characterization and role in interactions with the oomycete *Phytophthora parasitica*. *Cells*. 2020;9(10):2215. doi 10.3390/cells9102215
- Shi C.-L., von Wangenheim D., Herrmann U., Wildhagen M., Kulik I., Kopf A., Ishida T., Olsson V., Anker M.K., Albert M., Butenko M.A., Felix G., Sawa S., Claassen M., Friml J., Aalen R.B. The dynamics of root cap sloughing in *Arabidopsis* is regulated by peptide signalling. *Nat. Plants*. 2018;4(8):596-604. doi 10.1038/s41477-018-0212-z
- Shirakawa M., Matsushita N., Fukuda K. Visualization of root extracellular traps in an ectomycorrhizal woody plant (*Pinus densiflora*) and their interactions with root-associated bacteria. *Planta*. 2023; 258(6):112. doi 10.1007/s00425-023-04274-1
- Tran T.M., MacIntyre A., Hawes M., Allen C. Escaping underground nets: extracellular DNases degrade plant extracellular traps and contribute to virulence of the plant pathogenic bacterium *Ralstonia solanacearum*. *PLoS Pathog.* 2016;12(6):e1005686. doi 10.1371/journal.ppat.1005686
- Ulloa-Ogaz A.L., Muñoz-Castellanos L.N., Nevárez-Moorillón G.V. Biocontrol of phytopathogens: Antibiotic production as mechanism of control. In: Méndez-Vilas A. (Ed.) *The Battle Against Microbial Pathogens: Basic Science, Technological Advances and Educational Programs*. Formatex, 2015;305-309
- Vermeer J., McCully M.E. The rhizosphere in *Zea*: New insight into its structure and development. *Planta*. 1982;156:45-61. doi 10.1007/BF00393442
- Vicré M., Santaella C., Blanchet S., Gateau A., Driouich A. Root border-like cells of *Arabidopsis*. Microscopical characterization and role in the interaction with rhizobacteria. *Plant Physiol.* 2005;138: 998-1008. doi 10.1104/pp.104.051813
- Wang P., Chen X., Goldbeck C., Chung E., Kang B.H. A distinct class of vesicles derived from the *trans*-Golgi mediates secretion of xylogalacturonan in the root border cell. *Plant J.* 2017;92(4):596-610. doi 10.1111/tj.13704
- Watson B.S., Bedair M.F., Urbanczyk-Wochniak E., Huhman D.V., Yang D.S., Allen S.N., Li W., Tang Y., Sumner L.W. Integrated metabolomics and transcriptomics reveal enhanced specialized metabolism in *Medicago truncatula* root border cells. *Plant Physiol.* 2015;167(4):1699-1716. doi 10.1104/pp.114.253054
- Weiller F., Moore J.P., Young P., Driouich A., Vivier M.A. The Brassicaceae species *Heliophila coronopifolia* produces root border-like cells that protect the root tip and secrete defensin peptides. *Ann. Bot.* 2017;119(5):803-813. doi 10.1093/aob/mcw141
- Wen F., Zhu Y., Hawes M.C. Effect of pectin methylesterase gene expression on pea root development. *Plant Cell*. 1999;11(6):1129-1140. doi 10.1105/tpc.11.6.1129
- Wen F., VanEtten H.D., Tsapralis G., Hawes M.C. Extracellular proteins in pea root tip and border cell exudates. *Plant Physiol.* 2007; 143(2):773-783. doi 10.1104/pp.106.091637
- Wen F., White G.J., VanEtten H.D., Xiong Z., Hawes M.C. Extracellular DNA is required for root tip resistance to fungal infection. *Plant Physiol.* 2009;151(2):820-829. doi 10.1104/pp.109.142067
- Wen F., Curlango-Rivera G., Huskey D.C., Xiong Z., Hawes M.C. Visualization of extracellular DNA released during border cell separation from the root cap. *Am. J. Bot.* 2017;104(7):970-978. doi 10.3732/ajb.1700142
- Wuyts N., Maung Z.T.Z., Swennen R., De Waele D. Banana rhizodeposition: characterization of root border cell production and effects on chemotaxis and motility of the parasitic nematode *Radopholus similis*. *Plant Soil*. 2006;283:217-228. doi 10.1007/s11104-006-0013-4
- Zhao X., Misaghi I.J., Hawes M.C. Stimulation of border cell production in response to increased carbon dioxide levels. *Plant Physiol.* 2000;122:181-186. doi 10.1104/pp.122.1.181

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 08.04.2024. После доработки 06.11.2024. Принята к публикации 07.11.2024.