

УДК 581.1

ПОГРАНИЧНЫЕ КЛЕТКИ КОРНЕВОГО АПЕКСА: РОЛЬ В СТРАТЕГИЯХ АДАПТАЦИИ И КОРНЕВОМ ИММУНИТЕТЕ

© 2024 г. С. А. Пятин^{а,*}, Е. И. Шишацкая^а, Н. Г. Мензянова^а^аФедеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования

“Сибирский федеральный университет”, Красноярск, Россия

*e-mail: davcbetik@mail.ru

Поступила в редакцию 28.02.2024 г.

После доработки 26.06.2024 г.

Принята к публикации 26.06.2024 г.

Пограничные клетки (ПК) — клеточная популяция корневого чехлика, которая в процессе дифференцировки отделяется от поверхности корневого апекса в форме одиночных клеток, небольших агрегатов или клеточных пластов, и переходит в ризосферное пространство. Функциональная активность ПК в ризосфере реализуется через продукцию экзометаболитов. В обзоре обсуждается роль ПК и формирующейся из их экзометаболитов корневой экстраклеточной ловушки в процессах адаптации корневой системы к различным абиотическим факторам и реакциях корневой иммунной системы.

Ключевые слова: корневые пограничные клетки, корневая экстраклеточная ловушка, секретом пограничных клеток, экстраклеточная ДНК

DOI: 10.31857/S0015330324040029, EDN: MOH1PN

ВВЕДЕНИЕ

Пограничные клетки (ПК) — специфическая, метаболически активная клеточная популяция, которая происходит из паренхимальных клеток корневого чехлика и в процессе дифференцировки отслаивается от поверхности корневого чехлика [1]. L. Knudson [2] отмечал, что после отделения от поверхности корневого чехлика эти клетки в течение многих дней сохраняют свою жизнеспособность. Однако в классической ботанике долгое время доминировало представление о ПК как о мертвых “отслаивающихся клетках”, связанных с процессами обновления корневого чехлика [3]. Исследования M.C. Hawes и S.G. Rueppke [4] подтвердили справедливость предположений L. Knudson. Анализ “отслаивающихся клеток корневого чехлика” 27 видов растений из 10 семейств, включая злаковые, показал, что после отделения от поверхности корневого апекса эти клетки сохраняют высокий уровень жизнеспособности (90–100%) в течение продолжительного времени даже в дистиллированной воде. На синтетических средах выделенные ПК способны пролиферировать и формировать каллус [4]. Современное название “отслаивающихся

клеток корневого чехлика” — пограничные клетки (root border cells) — связано с участием этой клеточной популяции в формировании границы между корнем и ризосферой [3].

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОГРАНИЧНЫХ КЛЕТОК

Морфология отделившихся от поверхности корневого апекса ПК значительно варьирует у разных видов. ПК гороха посевного (*Pisum sativum*) имеют дугообразную форму. Искривление клеток связано с уменьшением толщины базальной клеточной стенки в процессе ее ремоделирования при отделении от поверхности корневого апекса [5]. Для *Arabidopsis thaliana* характерны ПК округлой и удлиненной формы, у льна обыкновенного (*Linum usitatissimum*) встречаются округлые, удлиненные и нитевидные морфотипы ПК [6]. Для различных морфотипов ПК отмечается определенная локализация: округлые (сферические) клетки локализуются на вершине корневого апекса, на боковых поверхностях корневого апекса — удлиненные и нитевидные клетки (степень элонгации ПК увеличивается по мере удаления от вершины апекса). Локализация различных морфотипов ПК не изменяется в условиях стресса [7].

Соотношение морфотипов ПК может изменяться в условиях стресса. Так, в контроль-

Сокращения: ПК — пограничные клетки; ПМЭ — пектинметилэстераза; эксДНК — экстраклеточная ДНК; GalA — α-1,4-связанная D-галактуроновая кислота; NET — нейтрофильная внеклеточная ловушка; RET — корневая экстраклеточная ловушка.

ном варианте в популяции ПК черного тополя (*Populus nigra*) соотношение трех морфотипов (сферические клетки : клетки промежуточной морфологии : удлинённые клетки) составляло (в %) 5.6 : 47.5 : 46.9 соответственно. В условиях осмотического стресса соотношение морфотипов изменялось в зависимости от величины стрессового воздействия. (Для моделирования осмотического стресса в среду культивирования вносили водорастворимый неионный полимер полиэтиленгликоль (ПЭГ) с молекулярной массой 50 и 25 кДа). В условиях сильного осмотического стресса (ПЭГ 50) соотношение морфотипов составляло (в %) 16.9 : 73.9 : 9.2, в условиях умеренного осмотического стресса (ПЭГ 25) — 8.3 : 60.2 : 31.5, соответственно [7].

Каждый морфотип ПК — клеточная субпопуляция с определенным функциональным фенотипом [7]. В популяции ПК черного тополя (*Populus nigra*) морфотип “сферические клетки” характеризовался самой активной секрецией гликополимеров в контроле и в условиях осмотического стресса, по сравнению с двумя другими морфотипами [7]. Кроме того, количественный и качественный спектр гликополимеров для трех морфотипов ПК существенно различался [7]. Закономерности, выявленные в работе Busont и соавт. [7], позволяют предполагать важную роль изменений соотношения морфотипов ПК в адаптивных функциональных перестройках популяции ПК в условиях стресса.

Для ПК возможно несколько вариантов отделения от поверхности корневого апекса: а) в форме одиночных клеток, б) в форме клеточных цепочек, в) в форме клеточного монослоя или небольших монослойных агрегатов. В физиологических условиях у разных видов может доминировать какой-то один вариант отделения, либо наблюдаться несколько вариантов отделения. Так, у *Arabidopsis thaliana* от поверхности корневого чехлика отслаиваются исключительно клеточные пласты. Клетки в составе пластов названы “border-like cells” [8]. У акации (*Acacia mangium*) ПК отделяются в форме монослойных агрегатов. Для сои (*Glycine max*) характерно отделение ПК в форме одиночных клеток и небольших монослойных агрегатов [9]. Следует отметить, что в форме одиночных клеток отделяется морфотип сферических ПК с вершины корневого апекса, а отделение с боковой поверхности апекса в форме монослойных агрегатов характерно для морфотипа удлинённых клеток [10].

Морфология ПК и способы их отделения (в форме одиночных клеток или клеточных агрегатов) зависят от гликополимерного состава клеточной стенки [5]. Так, в клеточных стенках, удлинённых и нитевидных морфотипов ПК, отмечается увеличение содержания рамногалактуронана (по сравнению с округлыми мор-

фотипами), гликополимера, с которым связаны процессы элонгации клеток. Гликополимер гомогалактуронан играет важную роль в процессах клеточной адгезии. Уменьшение содержания в клеточной стенке гомогалактуронана определяет отслаивание одиночных клеток. Увеличение содержания в клеточной стенке этого гликополимера нарушает процессы разделения клеток — ПК отделяются в форме монослойных агрегатов [5].

Увеличение активности отделения ПК в форме цепочек и монослойных агрегатов наблюдается и под воздействием различных абиотических факторов [11].

ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ПОГРАНИЧНЫХ КЛЕТОК

Свободные ПК — динамичная клеточная популяция, ее численность значительно варьирует у разных видов в условиях физиологической нормы и под воздействием биотических/абиотических факторов.

Процесс роста корня характеризуется определенной, видоспецифической динамикой численности популяции свободных ПК. У гороха посевного в течение первых 20 ч прорастивания рост корня в длину сопровождается увеличением численности популяции свободных ПК. Через 20 ч прорастивания численность популяции ПК выходит на плато и не изменяется в процессе дальнейшего роста корня [3]. У *Arabidopsis thaliana* отделение ПК (в составе пластов) от поверхности корневого апекса начинается на 5 сутки роста корня, а на 13–15 сутки образуется 3 пласта ПК [8].

Активность суточной продукции ПК характеризуется видовой вариабельностью. С поверхности одного корневого апекса хлопчатника обыкновенного (*Gossypium hirsutum*) (семейство Malvaceae) отслаивается 8000–10000 ПК в сутки, у представителей семейства Solanaceae — всего лишь 100 ПК [3]. У репы (*Brassica rapa*) (семейство Brassicaceae) ПК с поверхности корневого апекса не отслаиваются [12]. Как правило, виды, принадлежащие к одному семейству, существенно не отличаются друг от друга по численности популяции ПК. Например, количество ПК у сои и фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*), принадлежащих к семейству Fabaceae, составляет 2900–3700 клеток и 2700–3500 клеток соответственно [12].

Видовая вариабельность численности популяции ПК связана с типом организации апикальной меристемы. У видов с открытым типом апикальной меристемы (семейства Fabaceae, Malvaceae и др.) численность ПК значительно выше, чем у видов с закрытым типом (семейства Solanaceae, Brassicaceae) [13].

Тип апикальной меристемы и количество ПК могут определять устойчивость растений к тяжелым металлам. Feng с соавт. [13] показали более высокую устойчивость к кадмию для видов с открытым типом апикальной меристемы и многочисленной популяцией ПК, по сравнению с видами с закрытым типом апикальной меристемы и малочисленной популяцией ПК.

Еще одним фактором, обуславливающим количество ПК, является способность вида растения формировать микоризные ассоциации. Nagahashi и Douds [14] показали, что виды, формирующие микоризные ассоциации, продуцируют значительно большее количество ПК, чем виды, для которых не характерна микоризная колонизация. Многочисленные экспериментальные исследования свидетельствуют, что популяция ПК играет одну из ключевых ролей в системе ризосферного симбиотического сигналинга [8, 15–20].

Численность популяции свободных ПК в условиях физиологической нормы поддерживается на постоянном уровне благодаря многочисленным системам регуляторного сигналинга. В гидропонной культуре проростков гороха посевного показано, что после смыывания свободных ПК, численность их популяции в корневом апексе полностью восстанавливалась в течение 24 ч [21]. Следует отметить, что в течение первых 5 мин после смыывания свободных ПК количество митотических клеток в меристеме резко возрастало и продолжало линейно увеличиваться в течение последующих 30 мин. В течение последующих 5 ч митотическая активность снижалась до контрольного уровня. После смыывания ПК в клетках корневого чехлика наблюдалось увеличение экспрессии генов, кодирующих пектинметилэстеразу, участвующей в процессах отделения ПК от поверхности корневого чехлика, а также ферментов, участвующих в синтезе крахмала – основного источника энергии в ПК после утраты физического контакта с корневым апексом. Но, если корневые апексы после смыывания ПК культивировали на среде с экзометаболитами ПК, активность восстановления популяции ПК резко снижалась [21].

Численность популяции свободных ПК изменяется под воздействием различных абиотических факторов. Показано, что водный дефицит, флуктуации температуры и концентрации кислорода [22, 23], осмотический стресс [7], фториды [24], алюминий [25], пестициды [26], наноразмерные формы гуминовых кислот [27], тяжелые металлы [13] влияют на численность популяции ПК. Во многих работах отмечается, что снижение численности популяции свободных ПК сопровождается развитием фитотоксических эффектов: ингибирование роста корня, развитие окислительного стресса, деструктив-

ные морфологические, физиологические и биохимические изменения корня. Это предполагает важную роль популяции ПК в формировании устойчивости корневой системы к различным абиотическим факторам.

Следует отметить, что влияние абиотических факторов на численность популяции ПК может иметь возрастные особенности. На ранних этапах развития проростков гороха (первые сутки, длина корня до 25 мм) снижение концентрации O_2 приводило к уменьшению численности ПК, на более поздних этапах развития проростка (вторые сутки и старше, длина корня более 25 мм) снижение концентрации O_2 вызывало увеличение численности ПК, по сравнению с контрольными вариантами [28].

Симбиотические, патогенные, паразитические виды одноклеточных и многоклеточных организмов также оказывают влияние на численность популяции ПК. Инокуляция корней гороха посевного афаномицетной корневой гнилью гороха (*Aphanomyces euteiches*) [29], бесполый репродуктивной стадией фузариума пасленового (*Nectria haematococca*) [30], приводило к увеличению количества ПК. Уменьшение численности ПК сопровождается снижением устойчивости к патогенам и нарушением симбиотических взаимодействий.

Изменение численности популяции свободных ПК в физиологических и патофизиологических условиях зависит от пролиферации и дифференцировки меристематических клеток корневого чехлика (калиптрогена) [31], а также процессов отделения дифференцированных ПК от поверхности корневого апекса [5].

В процессе дифференцировки и отделения ПК от корневого апекса гороха клеточные стенки подвергаются многоуровневому ремоделированию, которое связано с локальным растворением участков, обогащенных гомогалактуронаном, рамногалактуронаном I и арабином [5]. На заключительном этапе “отрыва” ПК от поверхности апекса наблюдается элонгация и изгибание клеточной стенки – отделяющиеся ПК приобретают дугообразную форму. Эти процессы зависят от экстензина и ксилоглюкана, локализованных в зоне клеточной стенки, которая противоположна той, где происходит отделение. После отделения интактные, относительно тонкие клеточные стенки свободных ПК содержат гомогалактуронан и галактановые эпитопы [5].

Ремоделирование клеточных стенок в процессе отделения ПК зависит от определенных ферментов и АФК (неферментативное ремоделирование) [5]. В ферментативном ремоделировании клеточных стенок участвует несколько типов гидролаз: пектинметилэстеразы, полигалактуроназы, галактозидазы и арабинозидазы [32].

Пектинметилэстеразы (ПМЭ) локализуются в клеточной стенке. ПМЭ катализируют деметилэтерификацию гомогалактуронана (основной компонент пектина), высвобождая метанол и протоны, создавая отрицательно заряженные карбоксильные группы. ПМЭ могут деметилэтерифицировать гомогалактуронан блочным способом, что приводит к образованию нескольких последовательных остатков α -1,4-связанной D-галактуроновой кислоты (GalA) без метилэфирных групп. С другой стороны, ПМЭ могут деметилэтерифицировать отдельные остатки GalA, что определяет случайный характер метилэтерификации. Степень и характер метилэтерификации гомогалактуронана определяют биомеханические свойства клеточной стенки и влияют на клеточную адгезию. Частично деметилэтерифицированный гомогалактуронан может стать субстратом для полигалактуроназ (ферментов, участвующих в деградации пектина) [32].

Активность ПМЭ регулируется: на уровне транскрипции; процессингом и деградацией белка; pH среды клеточной стенки; семейством эндогенных белковых ингибиторов ПМЭ [32]. ПМЭ косвенно, за счет снижения pH в клеточной стенке, активируют галактозидазы и арабинозидазы, которые гидролизуют галактозо-/арабинозосодержащие боковые цепи рамногалактуронана I. Гидролиз рамногалактуронана I, в дополнение к деметилэтерификации и гидролизу гомогалактуронана, способствует снижению клеточной адгезии ПК [33].

Показано, что ПМЭ может оказывать влияние на активность отделения ПК от поверхности корневого апекса. У гороха ПК отделяются в форме одиночных клеток. У трансгенных растений, у которых заблокирована экспрессия гена ПМЭ, ПК не способны отделяться от поверхности корневого чехлика и диспергироваться в суспензии. ПК формируют на корневом апексе скопления клеток [33].

Участвующие в ремоделировании клеточных стенок полигалактуроназы в зависимости от способа их действия подразделяют на эндо- и экзо-полигалактуроназы. Для работы эндо-полигалактуроназ решающим фактором является характер метилирования цепей гомогалактуронана (деметилэтерификация четырех последовательных GalA-остатков цепи). Эти ферменты гидролизуют гомогалактуронан в случайных местах, вызывая быструю элонгацию клеток и даже их разделение. Экзо-полигалактуроназы атакуют свободные концы деметилэтерифицированных полимеров гомогалактуронана, уменьшая общую длину полимера, что обуславливает медленную элонгацию клеток без их разделения [34].

Наряду с фермент-зависимыми реакциями важную роль в структурном ремоделировании

клеточной стенки играют свободнорадикальные химические модификации гликополимеров [35]. Реакции АФК со структурными элементами клеточной стенки приводят к окислительному расщеплению ксилогликанов и пектинов, сшивкам полисахаридов, этерификации пектина и гемицеллюлозы, формированию дисульфидных связей в белках [36–38]. АФК-зависимые окислительные модификации увеличивают активность гидролаз, участвующих в процессах ремоделирования клеточных стенок (ПМЭ, полигалактуроназ, арабинозидаз), содержание Ca^{2+} в цитоплазме. В результате деметилэтерификации гомогалактуронана гидролазами образуется большое количество отрицательно заряженных карбоксильных групп, которые с участием Ca^{2+} формируют связи между молекулами пектина. Эти структурные перестройки увеличивают жесткость клеточных стенок и клеточную адгезию [39]. Карбоксильные группы могут формировать связи между молекулами пектина, связываясь с двухвалентными ионами тяжелых металлов. Эти взаимодействия определяют иммобилизацию тяжелых металлов в клеточных стенках и снижают их цитотоксичность [38]. Ферментативное и АФК-зависимое ремоделирование клеточной стенки играет ключевую роль в процессах адаптации растительных организмов к тяжелым металлам.

МЕТАБОЛОМ ПОГРАНИЧНЫХ КЛЕТОК

Популяция ПК характеризуется уникальными паттернами экспрессии генов. Некоторые гены экспрессируются исключительно в ПК:

- *Brd13*, точная функция белка, который кодируется этим геном, не известна, но наличие флавин-связывающего домена предполагает его участие в регуляции флавиномононуклеотид-опосредованных окислительно-восстановительных реакций [40];

- *BRDgal1* кодирует фермент β -галактозидазу, участвующую в процессах ремоделирования клеточных стенок [41].

Однако, несмотря на экспрессию этих генов исключительно в ПК, их дефицит у трансгенных растений приводит к аномалиям морфогенеза корня (дефицит гена *Brd13* [40]), либо исключает возможность получения жизнеспособных трансгенных растений (ген β -галактозидазы [41]).

Сравнительный анализ транскриптомов ПК и клеток апикальной меристемы корня, позволил выявить группу генов, активность экспрессии которых значительно выше в ПК, чем в меристеме:

- ген ингибитора ПМЭ, негативный регулятор активности ПМЭ; уровень экспрессии ингибитора повышается в отделившихся ПК,

после завершения процессов ремоделирования клеточных стенок [42];

- гены раннего ответа на ауксин (семейство генов SAUR), негативные регуляторы синтеза и транспорта ауксина, гормона, который увеличивает активность пролиферации клеток корневой меристемы [42];

- гены, связанные с метаболизмом крахмала (крахмал – основной источник энергии в ПК после отделения от корневого апекса [42].

Уникальные паттерны экспрессии генов определяют существенные отличия метаболома ПК от других клеточных популяций корня. Количественный и качественные спектры гликополимеров (пектины, гемицеллюлозы, арабиногалактановые белки) клеточных стенок ПК существенно отличаются от спектров гликополимеров клеток меристемы корневого апекса и клеток зоны элонгации [7]. Транскриптомный анализ ПК выявил высокий уровень экспрессии генов, связанных с метаболизмом фенолпропаноидов, флавоноидов, терпеноидов, лигнинов и лигнанов [42]. Характерная для ПК высокая активность синтеза вторичных метаболитов, участвующих в регуляции взаимоотношений с патогенными, паразитическими и симбиотическими видами одноклеточных и многоклеточных организмов, позволяет рассматривать ПК как важнейший элемент иммунной системы корня [16].

СЕКРЕТОМ ПОГРАНИЧНЫХ КЛЕТОК. КОРНЕВАЯ ЭКСТРАКЛЕТОЧНАЯ ЛОВУШКА

Характерной особенностью физиологии ПК является высокая активность секреции. В ПК выявляется гипертрофированный аппарат Гольджи и многочисленные везикулы как свидетельство активной секреции [43]. Секретом ПК представлен многочисленными продуктами первичного и вторичного метаболизма: различными белками (ферменты, арабиногалактановые белки, гистоны), ДНК, пектиновыми полисахаридами, флавоноидами, полифенолами, органическими и неорганическими кислотами [10, 44, 45]. Секретом ПК – динамичная система: количественные и качественные спектры экзометаболитов ПК значительно варьируют под воздействием различных биотических/абиотических факторов [46]. Многочисленные экспериментальные исследования свидетельствуют, что индуцированные различными факторами перестройки секретома ПК носят адаптивный характер и способствуют формированию резистентных корневых фенотипов [47].

Экзометаболиты ПК формируют вокруг корневого апекса физическую субстанцию, гелевый чехол, который в гидропонных культу-

рах сохраняет свою структурную целостность в форме гелевой капли на корневом апексе. Матрикс гелевого чехла включает свободные ПК, удерживая их вблизи корневого апекса после утраты физического контакта с поверхностью корневого чехлика. В настоящее время гелевый чехол, сформированный из экзометаболитов ПК, рассматривается как высокоэффективная функциональная система – корневая экстраклеточная ловушка (root extracellular trap, RET) [48]. Экзометаболиты различных химических классов определяют многофункциональность RET: способность “захватывать” экотоксиканты различных химических классов (тяжелые металлы, пестициды, техногенные полиароматические углеводороды, наночастицы); привлекать корневых симбионтов (арбускулярные микоризные грибы, азотфиксирующие ризобактерии) и различные виды бактерий, формирующих динамичный ризосферный микробиом [49]; снижать активность инвазии различных корневых патогенов (вирусов, простейших, грибов, нематод, растений); удерживать воду в матриксе RET; включаться в процессы модификации физико-химических свойств почвы и увеличивать доступность почвенных нутриентов [44].

Защитная эффективность RET в отношении фитотоксичных металлов связана с деметилэтерифицированным пектином. Клеточные стенки ПК содержат значительные количества пектиновых полисахаридов гомогалактуронанов и ксилогалактуронанов. В процессе ремоделирования клеточных стенок ПК пектиновые полисахариды освобождаются в экстраклеточную среду и включаются в матрикс RET [47]. Пектин – гликополимер с многочисленными гидрофильными функциональными группами (гидроксильные и карбоксильные группы, ациламиногруппы). Электростатическое взаимодействие катионов металлов с гидроксильными и карбоксильными группами пектина [50] способствует иммобилизации металлов в матриксе RET и снижает активность их проникновения в корневые меристемы. Показано, что стратегия адаптации к фитотоксическим концентрациям алюминия [51] и железа [52] связана с увеличением активности секреции деметилэтерифицированного пектина ПК. Функциональные группы пектина [53] участвуют и в иммобилизации наночастиц металлов в матриксе RET [54].

В иммобилизации металлов в матриксе RET наряду с пектином важную роль играет экстраклеточная ДНК (эксДНК) [55]. Wen и соавт. [56] инкубировали корни проростков гороха на среде с ^{32}P -dЦТФ и через 1 ч обнаружили в составе RET ^{32}P -меченую эксДНК, синтезированную *de novo*. На основе полученных результатов авторы пришли к заключению, что эксДНК включается в матрикс RET как продукт активной секреции

ПК и не связана с деградацией мертвых клеток. С помощью методов геномного секвенирования было показано, что эксДНК в матриксе RET имеет митохондриальное происхождение [57]. Особенности химической структуры ДНК определяют взаимодействие этого полимера с ионами металлов. ДНК как полианион связывает ионы металлов через электростатические взаимодействия, азотистые основания вступают в координационные взаимодействия с ионами металлов [58]. Небольшие молекулы с плоскими ароматическими группами, например, гербициды, могут связываться с ДНК за счет интеркаляции между азотистыми основаниями (π - π -стекинг-взаимодействия) [59]. Это позволяет предполагать, что иммобилизация ионов металлов, наночастиц металлов, агропестицидов в матриксе RET за счет взаимодействия с эксДНК может быть одним из важнейших механизмов формирования устойчивости к этим агентам.

Стратегия адаптации к фитотоксическим концентрациям металлов и наночастицам металлов включает не только их иммобилизацию в матриксе RET, но и связывание с клеточными стенками ПК и внутриклеточное депонирование в ПК. Так, для катионов алюминия, наночастиц серебра и наночастиц сульфида серебра была показана сорбция на клеточных стенках ПК. Концентрация алюминия и серебра в ПК была значительно выше, чем в других клетках корневого апекса [60].

Активность внутриклеточного депонирования наночастиц в ПК зависит от поверхностного заряда наночастиц и структурных особенностей клеточной стенки. Так, в свободных ПК, утративших контакт с корневым апексом, избирательно депонировались положительно и отрицательно заряженные наночастицы золота. В ПК, еще не утративших физический контакт с корневым апексом (другой уровень клеточной дифференцировки), положительно заряженные наночастицы золота не проникали, но индуцировали секрецию экзометаболических веществ, которые эффективно иммобилизовали эти наночастицы в матриксе RET и предотвращали их проникновение в корневой апекс. Иммобилизация отрицательно заряженных частиц золота в матриксе RET не наблюдалась, эти частицы активно проникали в клетки корневого чехлика [60].

Метаболиты различных почвенных патогенов индуцируют адаптивные перестройки состава матрикса RET: в ПК активируется синтез и секреция различных метаболитов, которые влияют на физиологию почвенных патогенов, снижая активность их инвазии в корневой апекс. Количественные и качественные спектры экзометаболических веществ, их функциональный репертуар варьируют в зависимости от вида патогена.

Так, у люцерны (*Medicago truncatula*) экзо-метаболит ПК 7,4-дигидроксифлавонол ингибирует рост почвенного микопатогена тexasской корневой гнили (*Phymatotrichopsis omnivora*) [42]. Арабиногалактановые белки в составе матрикса RET гороха ингибируют прорастание зооспор патогенного оомицета *Aphanomyces euteiches* и способствуют их инцистированию [46].

Секретируемые ПК хемоаттрактанты способствуют сорбции бактерий и зооспор на клеточной стенке ПК, что в результате снижает эффективность их проникновения в меристему корневого апекса [11]. В качестве хемоаттрактантов могут выступать производные гликополимеров клеточной стенки (рабдогалактуронаны и арабиногалактановые белки) [61].

Гидролитические ферменты в составе экзометаболических веществ ПК реализуют свою защитную активность через нарушение структурной целостности клеточной стенки патогенов. Секретируемые ПК хитиназы разрушают основной гликополимер клеточной стенки микопатогенов [62], β -глюконазы гидролизуют β -глюканы бактериальных стенок [63].

Важную роль в защитной эффективности RET играют АФК. Бактериальные (флагеллин и пептидогликаны) и фунгальные (хитин и фузариовая кислота) метаболиты увеличивают в ПК активность продукции АФК, которые диффундируют в матрикс RET и инициируют деструктивные окислительные модификации в клетках фитопатогенов [6].

Наряду с количественными и качественными перестройками состава экзометаболических веществ защитная эффективность RET зависит от физической вязкости матрикса. В присутствии патогенов увеличивается секреция гликополимеров и эксДНК, которые увеличивают вязкость матрикса RET и способствуют физической иммобилизации зооспор и бактериальных клеток в RET. Для повышения эффективности инвазии патогены секретируют ДНК-азы и пектин-деградирующие ферменты, снижающие физическую вязкость матрикса RET [64]. Для защиты от микопатогенов, секретирующих пектин-деградирующие ферменты (*Phytophthora infestans*, *Pseudomonas syringae*), в матриксе RET увеличивается количество ксилангалактуронанов и гликополимеров с более высокой устойчивостью к ферментативной деградации [65].

Среди экзометаболических веществ ПК, обладающих антибактериальной активностью, следует отметить гистон H4, единственный тип корневых гистонов, который выявляется в матриксе RET [30]. Предполагается, что антибактериальная активность гистона H4 может реализоваться двумя способами: гистон H4 способствует связыванию бактериальных клеток с эксДНК, после чего бактерии подвергаются воздействию антибактериальных

агентов, входящих в состав RET [66]; непосредственное взаимодействие гистона H4 с клетками бактерий и нарушение структурно-функциональной целостности бактериальных мембран [66]. Антибактериальная активность гистона H4 была выявлена в отношении корневого фитопатогена *Ralstonia solanacearum* [66].

В настоящее время RET у растений рассматривается как один из вариантов эволюционно консервативных высокоэффективных ДНК-содержащих экстраклеточных ловушек, защищающих от патогенной инвазии многоклеточные организмы и простейших [67]. У млекопитающих антибактериальный арсенал нейтрофилов дополняют нейтрофильные внеклеточные ловушки (NET) – экстраклеточная молекулярная система, которая ограничивает диссеминацию патогенов и вызывает их гибель. Матрикс NET формируется из ДНК, ядерного или митохондриального происхождения, и включает цитозольные и ядерные белки (гистоны). Бактерии, вирусы, микопатогены иммобилизируются в матриксе NET [68]. Впервые NET были описаны в 2004 г. Brinkmann и соавт. [69]. У млекопитающих подобные экстраклеточные ловушки способны формировать моноциты, эозинофилы, тучные клетки, у птиц – гетерофилы, у членистоногих и моллюсков – гемоциты [70, 71]. Внеклеточные ловушки описаны у социальных амёб рода *Dictyostelium*. Специализированные S-клетки формируют ДНК-содержащие экстраклеточные ловушки, в которых происходит иммобилизация бактерий [72].

Таким образом, ПК – метаболически активная клеточная популяция, теряющая в процессе дифференцировки механический контакт с поверхностью корневого апекса. Отделившиеся от поверхности корневого апекса ПК играют ключевую роль в формировании функционального репертуара растения и в структурно-функциональной организации ризосферы. Значимость ПК для ризосферной экосистемы в значительной степени определяется их секреторной активностью. С экзометаболитами ПК связано формирование ризосферного микробиома и колонизация корневой системы симбиотическими видами грибов и бактерий. Эффективность корневой иммунной системы зависит от экзометаболитов ПК. Сформированные из экзометаболитов ПК корневые экстраклеточные ловушки иммобилизируют в своем матриксе зооспоры и клетки патогенов, снижая активность патогенной инвазии корневой меристемы. Химическое разнообразие экзометаболитов определяет возможность иммобилизации в матриксе RET различных экотоксинов (тяжелых металлов, наночастиц, агропестицидов) и снижение уровня токсических эффектов в апикальной меристеме. В дополнении к RET в иммобилизацию экоток-

синов включаются ПК: экотоксины депонируются в их клеточной стенке и внутриклеточно.

Ключевая роль ПК и их секретомы в процессах адаптации к абиотическим факторам, в реакциях иммунной системы корня, в межвидовом коммуникативном сигналинге определяют исключительную значимость системы ПК-RET для поддержания гомеостаза ризосферных экосистем. Высокий уровень структурно-функциональной пластичности системы ПК-RET позволяет рассматривать ее как перспективную молекулярно-клеточную мишень в технологиях ризосферного инжиниринга.

Адаптивная пластичность системы ПК-RET позволяет рассматривать ее как перспективную функциональную мишень для агропрайминга. Предварительная индукция прайминг-агентами адаптивных перестроек, связанных с увеличением продукции ПК с повышенной секреторной активностью и формированием развитого матрикса RET, будет поддерживать резистентность корневой системы к последующему воздействию различных стресс-факторов. Такой прайминг будет эффективен в отношении поллютантов, у которых проявление токсических эффектов в корневой системе зависит от количественного и качественного спектра корневых экзометаболитов (например, тяжелые металлы и в частности медь) [73, 74]. Актуальность прайминга, нацеленного на формирование резистентных корневых фенотипов, обусловлена использованием в современных агротехнологиях неочищенных или частично очищенных сточных вод с высоким содержанием фитотоксикантов для ирригации [75].

Еще одно потенциальное “практическое” приложение пластичности системы ПК-RET – экологический мониторинг. В гидропонной культуре численность ПК значительно варьирует у проростков, полученных из семян урожая разных лет [11]. Причиной вариабельности являются уникальные условия среды, на фоне которых в определенные годы происходит развитие культурных растений, семена которых используют для проращивания в лабораторных условиях. Лабораторные исследования “ежегодной” вариабельности численности популяции ПК, их секреторной активности позволят выделить паттерны факторов среды, которые способны оказывать влияние на фенотип системы ПК-RET у растений следующего урожая. Активность продукции ПК у проростков может быть прогностическим маркером устойчивости растений будущего урожая к корневым патогенам или водному дефициту. Лабораторный мониторинг вариабельности численности ПК у дикорастущих видов может быть полезен для разработки алгоритмов прогнозирования развития ризосферных экосистем природных растительных сообществ.

Развитие представлений о роли системы ПК-RET в ризосферных экосистемах в значительной степени связано с использованием гидропонных культур. Однако изучение системы ПК-RET в гидропонных культурах имеет “самостоятельную” актуальность в связи с активным развитием технологий гидропонного сельского хозяйства. По прогнозам, в 2029 г. размер рынка продуктов гидропонного сельского хозяйства достигнет 7.6 млрд. долларов США [76]. Контролируемые адаптивные перестройки системы ПК-RET могут стать основой высокопроизводительного гидропонного производства (не только на Земле, но и в условиях длительных космических перелетов).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Настоящая работа не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hawes M.C., Gunawardena U., Miyasaka S., Zhao X. The role of root border cells in plant defense // *Trends Plant Sci.* 2000. V. 5. P. 128.
[https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01556-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01556-9)
2. Knudson L. Viability of detached root-cap cells // *Am. J. Bot.* 1919. V. 6. P. 309.
3. 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. V. 94. P. 1855.
<https://doi.org/10.1104/pp.94.4.1855>
4. Hawes M.C., Pueppke S.G. Sloughed peripheral root cap cells: yield from different species and callus formation from single cells // *Am. J. Bot.* 1986. V. 73. P. 1466.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb10892.x>
5. Mravec J., Guo X., Hansen A.R., Schücker J., Kračun S.K.I., Mikkelsen M.D., Mouille G., Johansen I.E., Ulvskov P., Domozych D.S., Willats W.G.T. Pea border cell maturation and release involve complex cell wall structural dynamics // *Plant Physiol.* 2017. V. 174. P. 1051.
<https://doi.org/10.1104/pp.16.00097>
6. Plancot B., Santaella C., Jaber R., Kiefer-Meyer M.C., Follet-Gueye M.L., Leprince J., Gattin I., Souc C., Driouich A., Vitré-Gibouin M. Deciphering the responses of root border-like cells of *Arabidopsis* and flax to pathogen-derived elicitors // *Plant Physiol.* 2013. V. 163. P. 1584.
<https://doi.org/10.1104/pp.113.222356>
7. Busont O., Durambur G., Bernard S., Plasson C., Joudiou C., Baude L., Chefedor F., Depierreux C., Héricourt F., Larcher M., Malik S., Boulogne I., Driouich A., Carpin S., Lamblin F. Black poplar (*Populus nigra* L.) root extracellular trap, structural and molecular remodeling in response to osmotic stress // *Cells.* 2023. V. 12. P. 858.
<https://doi.org/10.3390/cells12060858>
8. Vitré 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. V. 138. P. 998.
<https://doi.org/10.1104/pp.104.051813>
9. 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. V. 108. P. 279.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcr139>
10. Ropitiaux M., Bernard S., Schapman D., Follet-Gueye M.L., Vitré 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. V. 9. P. 2215.
<https://doi.org/10.3390/cells9102215>
11. Curlango-Rivera G., Huskey D.A., Mostafa A., Kessler J.O., Xiong Z., Hawes M.C. Intraspecific variation in cotton border cell production: rhizosphere microbiome implications // *Am. J. Bot.* 2013. V. 100. P. 1706.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1200607>
12. Hawes M.C., Bengough G., Cassab G., Ponce G. Root caps and rhizosphere // *J. Plant Growth Regul.* 2002. V. 21. P. 352.
<https://doi.org/10.1007/s00344-002-0035-y>
13. Feng Y., Li H., Zhang X., Li X., Zhang J., Shi L., Chen X., Nong W., Wang C., Shabala S., Yu M. Effects of cadmium stress on root and root border cells of some vegetable species with different types of root meristem // *Life.* 2022. V. 12. P. 1401.
<https://doi.org/10.3390/life12091401>
14. 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. V. 108. P. 1079.
<https://doi.org/10.1017/S0953756204000693>
15. Berry A.M., Rasmussen U., Bateman K., Huss-Danell K., Lindwall S., Bergman B. Arabinogalactan proteins are expressed at the symbiotic interface in root nodules of *Alnus* spp // *New Phytol.* 2002. V. 155. P. 469.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00466.x>
16. 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. V. 167. P. 1699.
<https://doi.org/10.1104/pp.114.253054>
17. 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. V. 417. P. 403.
<https://doi.org/10.1007/s11104-017-3267-0>

18. Hassan M.K., McInroy J.A., Kloepper J.W. The interactions of rhizodeposits with plant growth-promoting rhizobacteria in the rhizosphere: a review // *Agriculture*. 2019. V. 9. P. 142.
<https://doi.org/10.3390/agriculture9070142>
19. 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. V. 258. P. 112.
<https://doi.org/10.1007/s00425-023-04274-1>
20. Ragland C.J., Shih K.Y., Dinneny J.R. Choreographing root architecture and rhizosphere interactions through synthetic biology // *Nat. Commun.* 2024. V. 15. P. 1370.
<https://doi.org/10.1038/s41467-024-45272-5>
21. Brigham L.A., Woo H.H., Wen F., Hawes M.C. Meristem-specific suppression of mitosis and a global switch in gene expression in the root cap of pea by endogenous signals // *Plant Physiol.* 1998. V. 118. P. 1223.
<https://doi.org/10.1104/pp.118.4.1223>
22. Bojun M., Jianwei P., Zhaojuan F., Pinghua Z., Muyuan Z. Development and influencing factors of soybean root border cell // *Zuowu Xuebao*. 2005. V. 31. P. 165.
23. Kumar N., Iyer-Pascuzzi A.S. Shedding the last layer: mechanisms of root cap cell release // *Plants*. 2020. V. 9. P. 308.
<https://doi.org/10.3390/plants9030308>
24. Bozhkov A.I., Kuznetsova Y.A., Menzhanova N.G. Effect of sodium fluoride on the root apex border cells in one-day-old wheat seedlings // *Russ. J. Plant Physiol.* 2009. V. 56. P. 480.
<https://doi.org/10.1134/S1021443709040062>
25. Xiao Z., Liang Y. Silicon prevents aluminum from entering root tip by promoting formation of root border cells in rice // *Plant Physiol. Biochem.* 2022. V. 175. P. 12.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.02.003>
26. Shishatskaya E., Menzhanova N., Zhila N., Prudnikova S., Volova T., Thomas S. Toxic effects of the fungicide tebuconazole on the root system of fusarium-infected wheat plants // *Plant Physiol. Biochem.* 2018. V. 132. P. 400.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.09.025>
27. Menzhanova N.G., Pyatina S.A., Shabanov A.V., Shishatskaya E.I. Dose-dependent effects of nanoscale forms of humic acids in a hydroponic culture of *Triticum aestivum*: induction of oxidative stress and an increase in the number of border cells // *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* 2023. V. 16. P. 64.
28. Zhao X., Misaghi I.J., Hawes M.C. Stimulation of border cell production in response to increased carbon dioxide levels // *Plant Physiol.* 2000. V. 122. P. 181.
<https://doi.org/10.1104/pp.122.1.181>
29. Cannesan M.A., Gangneux C., Lanoue A., Giron D., Laval K., Hawes M., Driouich A., Vitré-Gibouin M. Association between border cell responses and localized root infection by pathogenic *Aphanomyces euteiches* // *Ann. Bot.* 2011. V. 108. P. 459.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcr177>
30. Wen F., VanEtten H.D., Tsaprailis G., Hawes M.C. Extracellular proteins in pea root tip and border cell exudates // *Plant Physiol.* 2007. V. 143. P. 773.
<https://doi.org/10.1104/pp.106.091637>
31. Woo H.H., Hirsch A.M., Hawes M.C. Altered susceptibility to infection by *Sinorhizobium meliloti* and *Nectria haematococca* in alfalfa roots with altered cell cycle // *Plant Cell Rep.* 2004. V. 22. P. 967.
<https://doi.org/10.1007/s00299-004-0787-x>
32. Wormit A., Usadel B. The multifaceted role of pectin methylesterase inhibitors (PMEIs) // *Int. J. Mol. Sci.* 2018. V. 19. P. 2878.
<https://doi.org/10.3390/ijms19102878>
33. Driouich A., Durand C., Vitré-Gibouin M. Formation and separation of root border cells // *Trends Plant Sci.* 2007. V. 12. P. 14.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.11.003>
34. Babu Y., Bayer M. Plant polygalacturonases involved in cell elongation and separation – the same but different? // *Plants*. 2014. V. 3. P. 613.
<https://doi.org/10.3390/plants3040613>
35. Yan J., Zhu J., Zhou J., Xing C., Song H., Wu K., Cai M. Using brefeldin A to disrupt cell wall polysaccharide components in rice and nitric oxide to modify cell wall structure to change aluminum tolerance // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 13. P. 948212.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.948212>
36. Schmidt R., Kunkowska A.B., Schippers J.H. Role of reactive oxygen species during cell expansion in leaves // *Plant Physiol.* 2016. V. 172. P. 2098.
<https://doi.org/10.1104/pp.16.00426>
37. Majda M., Robert S. The role of auxin in cell wall expansion // *Int. J. Mol. Sci.* 2018. V. 19. P. 951.
<https://doi.org/10.3390/ijms19040951>
38. Zhang J., Qian Y., Chen Z., Ameer M., Niu H., Du D., Yao J., Chen K., Chen L., Sun J. Lead-induced oxidative stress triggers root cell wall remodeling and increases lead absorption through esterification of cell wall polysaccharide // *J. Hazard. Mater.* 2020. V. 385. P. 121524.
<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2019.121524>
39. Pieczywek P.M., Leszczuk A., Kurzyńska-Szklarek M., Cybulska J., Jóźwiak Z., Rutkowski K., Zdunek A. Apple metabolism under oxidative stress affects plant cell wall structure and mechanical properties // *Sci. Rep.* 2023. V. 13. P. 13879.
<https://doi.org/10.1038/s41598-023-40782-6>
40. Wen F., Brigham L.A., Curlango-Rivera G., Xiong Z., Hawes M.C. Altered growth and root tip morphology in *Pisum sativum* L. in response to altered expression of a gene expressed in border cells // *Plant Soil*. 2014. V. 377. P. 179.
<https://doi.org/10.1007/s11104-013-1995-3>
41. Wen F., Celoy R., Price I., Ebolo J.J., Hawes M.C. Identification and characterization of a rhizosphere β -galactosidase from *Pisum sativum* L. // *Plant Soil*. 2008. V. 304. P. 133.
<https://doi.org/10.1007/s11104-007-9528-6>
42. Chuberre C., Plancot B., Driouich A., Moore J.P., Bardor M., Gügi B., Vitré M. Plant immunity is compart-

- mentalized and specialized in roots // *Front. Plant Sci.* 2018. V. 9. P. 1692.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01692>
43. *Driouich A., Gaudry A., Pawlak B., Moore J.P.* Root cap — derived cells and mucilage: a protective network at the root tip // *Protoplasma*. 2021. V. 258. P. 1179.
<https://doi.org/10.1007/s00709-021-01660-y>
 44. *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. V. 54. P. 143.
<https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080615-100140>
 45. *Driouich A., Smith C., Ropitiaux M., Chambard M., Boulogne I., Bernard S., Follet-Gueye M., Viché M., Moore J.* Root extracellular traps versus neutrophil extracellular traps in host defence, a case of functional convergence? // *Biol. Rev.* 2019. V. 94. P. 1685.
<https://doi.org/10.1111/brv.12522>
 46. *Driouich A., Follet-Gueye M.L., Viché-Gibouin M., Hawes M.* Root border cells and secretions as critical elements in plant host defense // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2013. V. 16. P. 489.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.06.010>
 47. *Carreras A., Bernard S., Durambur G., Gügi B., Loutelier C., Pawlak B., Boulogne I., Viché M., Driouich A., Goffner D., Follet-Gueye M.L.* In vitro characterization of root extracellular trap and exudates of three *Sahe-lian* woody plant species // *Planta*. 2020. V. 251. P. 1.
<https://doi.org/10.1007/s00425-019-03302-3>
 48. *Vincent D., Rafiqi M., Job D.* The multiple facets of plant–fungal interactions revealed through plant and fungal secretomics // *Front. Plant Sci.* 2020. V. 10. P. 1626.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01626>
 49. *Hartman K., Schmid M.W., Bodenhausen N., Bender S.F., Valzano-Held A.Y., Schlaeppi K., van der Heijden M.G.* A symbiotic footprint in the plant root microbiome // *Environ. Microbiome*. 2023. V. 18. P. 65.
<https://doi.org/10.1186/s40793-023-00521-w>
 50. *Li J., Yang Z.L., Ding T., Song Y.J., Li H.C., Li D.Q., Chen S., Xu F.* The role of surface functional groups of pectin and pectin-based materials on the adsorption of heavy metal ions and dyes // *Carbohydr. Polym.* 2022. V. 276. P. 118789.
<https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2021.118789>
 51. *Nagayama T., Nakamura A., Yamaji N., Satoh S., Furukawa J., Iwai H.* Changes in the distribution of pectin in root border cells under aluminum stress // *Front. Plant Sci.* 2019. V. 10. P. 1216.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01216>
 52. *Zhang Y., Wu Y., Xu G., Song J., Wu T., Mei X., Liu P.* Effects of iron toxicity on the morphological and biological characteristics of rice root border cells // *J. Plant Nutr.* 2017. V. 40. P. 332.
<https://doi.org/10.1080/01904167.2016.1240193>
 53. *Dolinska J., Holdynski M., Pieta P., Lisowski W., Ratajczyk T., Palys B., Jablonska A., Opallo M.* Noble metal nanoparticles in pectin matrix. Preparation, film formation, property analysis, and application in electrocatalysis // *ACS Omega*. 2020. V. 5. P. 23909.
<https://doi.org/10.1021/acsomega.0c03167>
 54. *Feng L., Xu N., Qu Q., Zhang Z., Ke M., Lu T., Qian H.* Synergetic toxicity of silver nanoparticle and glyphosate on wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Sci. Total Environ.* 2021. V. 797. P. 149200.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149200>
 55. *Park H.J., Wang W., Curlango-Rivera G., Xiong Z., Lin Z., Huskey D.A., Hawes M.C., VanEtten H.D., Turgeon B.G.* A DNase from a fungal phytopathogen is a virulence factor likely deployed as counter defense against host-secreted extracellular DNA // *MBio*. 2019. V. 10. P. 10.
<https://doi.org/10.1128/mbio.02805-18>
 56. *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. V. 151. P. 820.
<https://doi.org/10.1104/pp.109.142067>
 57. *Chambard M., Plasson C., Derambure C., Coutant S., Tournier I., Lefranc B., Leprince J., Kiefer-Meyer M.C., Driouich A., Follet-Gueye M.L., Boulogne I.* New insights into plant extracellular DNA. A study in soybean root extracellular trap // *Cells*. 2021. V. 10. P. 69.
<https://doi.org/10.3390/cells10010069>
 58. *Zhou W., Saran R., Liu J.* Metal sensing by DNA // *Chem. Rev.* 2017. V. 117. P. 8272.
<https://doi.org/10.1021/acs.chemrev.7b00063>
 59. *Karimi-Maleh H., Liu Y., Li Z., Darabi R., Orooji Y., Karaman C., Karimi F., Baghayeri M., Rouhi J., Fu L., Rostamnia S., Rajendran S., Sanati A.L., Sadeghifar H., Ghalkhani M.* Calf thymus ds-DNA intercalation with pendimethalin herbicide at the surface of ZIF-8/Co/rGO/C3N4/ds-DNA/SPCE; a bio-sensing approach for pendimethalin quantification confirmed by molecular docking study // *Chemosphere*. 2023. V. 332. P. 138815.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.138815>
 60. *Avellan A., Yun J., Zhang Y., Spielman-Sun E., Unrine J.M., Thieme J., Li J., Lombi E., Bland G., Lowry G.V.* Nanoparticle size and coating chemistry control foliar uptake pathways, translocation, and leaf-to-rhizosphere transport in wheat // *ACS Nano*. 2019. V. 13. P. 5291.
<https://doi.org/10.1021/acsnano.8b09781>
 61. *Oota M., Toyoda S., Kotake T., Wada N., Hashiguchi M., Akashi R., Ishikawa H., B. Favery, Tsai A.Y., Sawa S.* Rhamnogalacturonan-I as a nematode chemoattractant from *Lotus corniculatus* L. super-growing root culture // *Front. Plant Sci.* 2023. V. 13. P. 1008725.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1008725>
 62. *Vaghela B., Vashi R., Rajput K., Joshi R.* Plant chitinases and their role in plant defense: a comprehensive review // *Enzyme Microb. Technol.* 2022. V. 159. P. 110055.
<https://doi.org/10.1016/j.enzmictec.2022.110055>
 63. *Perrot T., Pauly M., Ramírez V.* Emerging roles of β -glucanases in plant development and adaptive responses // *Plants*. 2022. V. 11. P. 1119.
<https://doi.org/10.3390/plants11091119>

64. *du Toit A.* Defence and counter defence // *Nat. Rev. Microbiol.* 2019. V. 17. P. 267.
<https://doi.org/10.1038/s41579-019-0185-6>
65. *Jensen J.K., Sørensen S.O., Harholt J., Geshi N., Sakuragi Y., Møller I., J. Zandleven, Bernal A.J., Jensen N.B., Sørensen C., Pauly M., Beldman G., Willats W.G.T., Scheller H.V.* Identification of a xylogalacturonan xylosyltransferase involved in pectin biosynthesis in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* 2008. V. 20. P. 1289.
<https://doi.org/10.1105/tpc.107.050906>
66. *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. V. 12. P. e1005686.
<https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1005686>
67. *Ramos-Martínez E., Hernández-González L., Ramos-Martínez I., Perez-Campos Mayoral L., López-Cortés G.I., Pérez-Campos E., Andrade G.M., Hernández-Huerta M.T., José M.V.* Multiple origins of extracellular DNA traps // *Front. Immunol.* 2021. V. 12. P. 621311.
<https://doi.org/10.3389/fimmu.2021.621311>
68. *Mutua V., Gershwin L.J.* A review of neutrophil extracellular traps (NETs) in disease: potential anti-NETs therapeutics // *Clin. Rev. Allergy Immunol.* 2021. V. 61. P. 194.
<https://doi.org/10.1007/s12016-020-08804-7>
69. *Brinkmann V., Reichard U., Goosmann C., Fauler B., Uhlemann Y., Weiss D.S., Weinrauch Y., Zychlinsky A.* Neutrophil extracellular traps kill bacteria // *Science.* 2004. V. 303. P. 1532.
<https://doi.org/10.1126/science.1092>
70. *Reichel M., Muñoz-Caro T., Contreras G.S., García A.R., Magdowski G., Gärtner U., Taubert A., Hermosilla C.* Harbour seal (*Phoca vitulina*) PMN and monocytes release extracellular traps to capture the apicomplexan parasite *Toxoplasma gondii* // *Dev. Comp. Immunol.* 2015. V. 50. P. 106.
<https://doi.org/10.1016/j.dci.2015.02.002>
71. *Yang H., Biermann M.H., Brauner J.M., Liu Y., Zhao Y., Herrmann M.* New insights into neutrophil extracellular traps: mechanisms of formation and role in inflammation // *Front. Immunol.* 2016. V. 7. P. 302.
<https://doi.org/10.3389/fimmu.2016.00302>
72. *Zhang X., Zhuchenko O., Kuspa A., Soldati T.* Social amoebae trap and kill bacteria by casting DNA nets // *Nat. Commun.* 2016. V. 7. P. 10938.
<https://doi.org/10.1038/ncomms10938>
73. *Wiszniewska A.* Priming strategies for benefiting plant performance under toxic trace metal exposure // *Plants.* 2021. V. 10. P. 623.
<https://doi.org/10.3390/plants10040623>
74. *Chen H.H., Chen X.F., Zheng Z.C., Huang W.L., Guo J., Yang L.T., Chen L.S.* Characterization of copper-induced-release of exudates by *Citrus sinensis* roots and their possible roles in copper-tolerance // *Chemosphere.* 2022. V. 308. P. 136348.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.136348>
75. *Slobodiuk S., Niven C., Arthur G., Thakur S., Ercumen A.* Does irrigation with treated and untreated wastewater increase antimicrobial resistance in soil and water: a systematic review // *Int. J. Environ. Res. Public Health* 2021. V. 18. P. 11046.
<https://doi.org/10.3390/ijerph182111046>
76. Mordor Intelligence (2024)
<https://www.mordorintelligence.com/industry-reports/hydroponics-market>. Cited 6 May 2024.