

УДК 582.284.51:581.43

DOI 10.63874/2218-0311-2025-1-66-76

Павел Юрьевич Колмаков¹, Дмитрий Данилович Жерносеков²¹канд. биол. наук, докторант каф. экологии и методики преподавания биологии
Белорусского государственного университета²доктор биол. наук, профессор каф. фундаментальной и прикладной биологии
Витебского государственного университета имени П. М. Машерова**Pavel Kolmakov¹, Dmitry Zhernossekov²**¹Candidate of Biological Sciences, Associate Professor of the Department
of Ecology and Methods of Teaching Biology Belarusian State University²Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Fundamental and Applied Biology
of the Vitebsk State University after P.M. Masherove-mail: pavel_kolmakov@list.ru

РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЦЕССОВ СУБЕРИНИЗАЦИИ ТОНКИХ КОРНЕЙ В МОДЕЛЬНОЙ СИСТЕМЕ «*PICEA ABIES* – ЭКТОМИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ»

Консортивные связи в модельной системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» являются результатом взаимно контролируемого «контактного стресса», который нашел свое отражение в суберинизации тканей микоризного корневого окончания. Перекрестная регуляция активности определенных транспортеров, контролирующих процессы суберинизации барьерных тканей хорошо описана в научной литературе, но обмен суберина в различных условиях все еще остается неизученным. Процессы суберинизации энтодермы и эктодермы микоризного корневого окончания идут независимо друг от друга по различным механизмам, поэтому различаются и функции барьерных тканей. Функциональные мессенджеры – пелотоны – содержатся в мезодерме и эктодерме, но отсутствуют в энтодерме. Образование элементов гимения в мантии грибного компонента при суберинизации эктодермы зависит, вероятно, от изменения транспортных потоков – обмена ионов в функциональных мессенджерах.

Таким образом, процессы суберинизации барьерных тканей и образование пелотонов в эктодерме и мезодерме являются физиологически важными изменениями в корневых окончаниях ели обыкновенной, влияющие на гомеостаз всей модельной системы в целом. Энтодерма регулирует интенсивность транспортных потоков, в то время как мезодерма четко реагирует на изменения условий неорганической среды. Физиологические изменения этих тканей с барьерными функциями можно рассматривать как эндогенные факторы в распространении хозяйственно важной древесной породы на территории Беларуси.

Ключевые слова: *Picea abies*, эктомикоризные грибы, механизмы суберинизации, энтодерма, эктодерма, контактный стресс.

Regulation Processes of Suberization of Fine Roots in the Model System «*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi»

Consortium connections in the model system «*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi» are the result of mutually controlled «contact stress», which is reflected in the suberization of mycorrhizal root end tissues. The cross-regulation of the activity of certain transporters that control the processes of barrier tissue suberization is well described in the scientific literature, but the suberin exchange under various conditions is still unexplored. The processes of suberization of the endoderm and ectoderm of the mycorrhizal root end proceed independently of each other by various mechanisms, therefore, the functions of the barrier tissues also differ. Functional messengers, pelotons, are contained in the mesoderm and ectoderm, but are absent in the endoderm. The formation of hymenium elements in the mantle of the fungal component during ectoderm suberization probably depends on the changes in ion exchange of transport flows in functional messengers. Thus, the processes of suberization of barrier tissues and the formation of pelotons in the ectoderm and mesoderm are physiologically important changes in the root endings of the spruce, affecting the homeostasis of the entire model system as a whole. The endoderm regulates the intensity of traffic flows, while the mesoderm clearly reacts to changes in the conditions of the inorganic environment. Physiological changes in these tissues with barrier functions can be considered as endogenous factors in the spread of economically important tree species in the territory of Belarus.

Key words: *Picea abies*, ectomycorrhizal fungi, suberization mechanisms, endoderm, exoderm, contact stress.

Введение

В условиях консортивных связей грибной компонент получает от растения углеводы и жирные кислоты, причем жирных кислот – до 70 % от всего объема полученных метаболитов, тогда как фитобионт получает от микобионта фосфор, воду и ряд макро- и микроэлементов [1]. Эффективность симбиоза во многом зависит от интенсивности контролируемых транспортных процессов [2]. Особое значение имеет транспорт метаболитов от растительного компонента к грибному, который сам не способен к автотрофному питанию и лимитирован в синтезе необходимых ему органических веществ.

На своем пути от периферии корня к его центру минеральные питательные вещества могут радиально транспортироваться по трем различным путям: симпластическому, апопластическому и сопряженному трансклеточному пути [3].

Симпластический путь, связанный плазмодесмами с каналами эндоплазматического ретикулума, является главным при транспортировке многих ионов [3]. Посредством плазмодесм косвенно происходит транспорт веществ из кортекса (с периферической зоны) в эндодерму [3; 4].

Метаболическое поступление ионов тяжелых металлов во внутриклеточное пространство первичной коры контролируется экспрессией специфических генов, АТФ-азной активностью, фосфорилированием, накоплением хелатных комплексов в мембранных мессенджерах. В метаболическом транспорте ионов металлов через мембраны в клетках растений принимают участие большое количество специфических белков-переносчиков, относящихся к различным семействам [5].

Апопластический путь включает транспорт сахаров через клеточную стенку, куда глюкоза поступает из цитоплазмы в результате работы транспортеров семейства SWEET (Sugars Will Eventually be Exported Transporters) [6; 7]. Транспортируемые моносахара способны ремоделировать функцию белков, необходимых для дифференциации клеток [8]. В межклеточном (апопластическом) пространстве карбоксильные группы клеточных стенок несут отрицательный заряд. Катионы легко адсорбируются на поверхности с образованием хелатных комплексов и могут далее мигрировать внутрь паренхимы [3].

Взаимосвязь транспортных путей также существует: между апопластом и симпластом происходит обмен ионами в области пор, где вторичные стенки отсутствуют [9]; разгрузка флоэмы в корневые системы осуществляется симпластически, преимущественно с участием апопластической стадии транспорта веществ. Механизмы разгрузки флоэмы изучены фрагментарно и отчасти основаны на косвенных результатах или моделировании [10].

Избирательное поглощение веществ и их транспортировка различными путями в многоклеточных организмах критически требует эпителия с внеклеточными диффузионными барьерами. У растений такой барьер обеспечивается эндодермой и ее поясками Каспари – пропитками клеточной стенки. Эндодерма подвергается вторичной дифференциации, покрываясь гидрофобным суберином, переключаясь с активно поглощающего на защитный эпителий. Суберин откладывается в качестве вторичной клеточной стенки в виде пластинок между плазматической мембраной и первичной клеточной стенкой, в конечном итоге покрывая всю поверхность эндодермы [3]. Растительные клетки, покрытые гидрофобными соединениями, представляют собой защитный барьер для контроля движения материалов через растительные ткани, контролируя апопластический, симпластический и трансклеточный пути. В корневых системах эндодерма формирует два барьера: лигнифицированные пояски Каспари, создающие апопластический барьер и субериновые ламели, препятствующие диффузии через мембрану плазмы [11]. Пищевой статус растения определяется эндодермальным опробкованием посредством дефицита питательных веществ [3].

Суберин откладывается и в экзодерме корней, выполняя барьерную защитную функцию [11]. Классически в гистохимическом и структурном отношении экзодерма тонких корней напоминает эндодерму, и факторы, которые обуславливают развитие этих тканей (причинные факторы), по-видимому, сходны. В клетках экзодермы можно наблюдать пятна Каспари, но протопласт остается живым [12]. Было показано, что в стрессовых условиях при воздействии тяжелых металлов и дефиците влаги развитие субериновых ламелей во время второй стадии экзодермального и эндодермального развития у растительных организмов в эндодерме и экзодерме по всей длине корня началось асимметрично, преимущественно ближе к кончику, со стороны, подверженной воздействию воздуха [13].

В микоризных корневых окончаниях происходят структурные изменения, связанные с передвижением воды и растворенных в ней солей от поглощающих клеток к проводящим тканям [12]. Отсутствие корневых волосков компенсируется поглощающей способностью эпидермальных клеток. Эффективность мицелия как структуры, поглощающей питательные вещества, выяснена еще недостаточно.

При различных видах консортивных взаимоотношений происходит перераспределение поступающих питательных веществ и их потоков в корневых системах, а также формирование новых симбиотических органов и структур, так называемых функциональных мессенджеров. Например, в арбускулярных микоризах формируются арбускулы, в эктомикоризах – пелотоны. В ходе развития симбиоза формируется направленный транспорт питательных веществ от фитобионта к грибному компоненту, в частности органических кислот, липидов и сахаров [4; 14].

В последнее время наблюдается большой интерес к суберину как биополимеру и к процессам его отложения на периферии клеток. Подходы к изучению механизмов суберинизации становятся все более передовыми благодаря успехам генетики, молекулярной и клеточной биологии. Результаты исследований помогли раскрыть сложную регуляцию отложения суберина в ответ на сигналы окружающей среды. Ферментативные процессы биосинтеза суберина хорошо описаны, но регуляция его обмена все еще остается неизученной [11].

Цель исследования: дать характеристику влияния процессов суберинизации первичной коры микоризного корневого окончания *Picea abies* на функционирование микоризного корневого окончания.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- выделить анатомически важные изменения в микоризном корневом окончании, влияющие на гомеостаз корневой системы *Picea abies* в различных экологических условиях;
- описать особенности формирования барьерных тканей микоризных корневых окончаний в модельной системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы».
- объяснить причины образования разнородных ассоциаций.

Материал и методы исследования

Материалом послужили образцы микоризных корневых окончаний *Picea abies* из морфологической группы «Simple». Время отбора проб соответствует марту, когда в напочвенном покрове в еловой ассоциации имелся неполный снежный покров. Пробы в виде почвенных паттернов отбирались стальным цилиндром на глубину примерно 15 см, а затем микоризные корневые окончания разделялись в зависимости от расположения в почвенных горизонтах и морфологических типов. Отбор проб осуществлялся в проекции крон *Picea abies* (рисунок 1).

Исследовательские работы проводились в рамках модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы». Ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) H. Karst.) – хозяй-

ственно важная древесная порода на территории Беларуси с зональными чертами распространения, имеющая как экзогенные, хорошо изученные, так и эндогенные факторы формирования своего ареала. Беларусь как территория исследования расположена в зоне бореальных лесов с преобладанием древостоя из семейства *Pinaceae*, характеризующегося формированием эктомикориз с грибной оболочкой на своих тонких корнях [15].

В работе использовалась методика пробных площадей в еловой растительной ассоциации в естественных своих границах [16]. В расчет принималась индивидуальная консорция [17]. Пробная площадь расположена в фоновой зоне вдаль от автомобильных дорог, крупных населенных пунктов и промышленных предприятий в Витебском лесхозе Осиновского лесничества. Ельник кисличник расположен на площади 0,7 га в квартале 79 (выдел 5). Согласно таксационным материалам на момент сбора материала формула древостоя 6Е2С1Б1Ос (рисунок 2).



Рисунок 1 – Места отбора почвенных проб (паттернов)



Рисунок 2 – Пробная площадка в фоновой зоне

Отобранный на пробной площади материал разбирался и обрабатывался с использованием стационарных и экспериментальных методов анализа [16]. Для разбора по морфологическим типам применялся стереоскопический микроскоп «Альтами ПС» с камерой TourCam U3CMOS08500KPA. Анатомические срезы без окрашивания в различных типах освещения рассматривались с помощью биологического микроскопа модели № 126 «АкваЛабГруп» с камерой HDCE-X5N.

Результаты и их обсуждение

Биосинтез суберина растительным компонентом

Несколько транскрипционных факторов MYB, WRKY и NAC индуцируют экспрессию генов биосинтеза суберина. Биосинтез мономеров суберина достигается за счет ферментативного процесса с вовлечением жирных кислот и фенилпропаноидных путей. Жирные кислоты C16:0, C18:0 и C18:1 синтезируются в пластидах и экспортируются в эндоплазматический ретикулум для последующей элонгации и модификации цепей. Ароматические мономеры, такие как феруловая кислота и кумаровая кислота, синтезируются фенилпропаноидным путем. Считается, что после синтеза мономеры транспортируются в апопластическое пространство через плазматическую мембрану с помощью транспортеров АТФ-связывающих кассет (ABC) и внеклеточных везикулоканальцевых тел (EVB). Затем мономеры полимеризуются с образованием полимерной структуры суберина [11]. Возможный молекулярный механизм представлен на рисунке 3.

Биосинтез суберина грибным компонентом

Хитиназы растительного компонента расщепляют хитин и хитозан грибного компонента до мономеров N-ацетилглюкозамина с последующим присоединением к созревающим белкам эндоплазматического ретикулума в цис-зоне аппарата Гольджи. Небольшие цепи N-ацетилглюкозамина (до восьми звеньев) не воспринимаются растительным компонентом как элиситоры и не вызывают каскада защитных реакций у растительного компонента [18; 19]. Малые цепи соединений белка с N-ацетилглюкозамином транспортируются везикулами в цитоплазматическую мембрану, где в результате экзоцитоза везикулы высвобождают свое содержимое в межклеточное пространство, сливаясь с цитоплазматической мембраной [20]. N-ацетилглюкозамин встраивается между полисахаридами клеточной стенки, тем самым меняя ее архитектуру, стимулируя одновременно образование боковых корней из перицикла [21]. Элиситоры микобионта (N-ацетилглюкозамин) вызывают каскад ионов через плазматическую мембрану, тем самым влияя на процесс суберинизации [22]. Возможный молекулярный механизм представлен на рисунке 4.

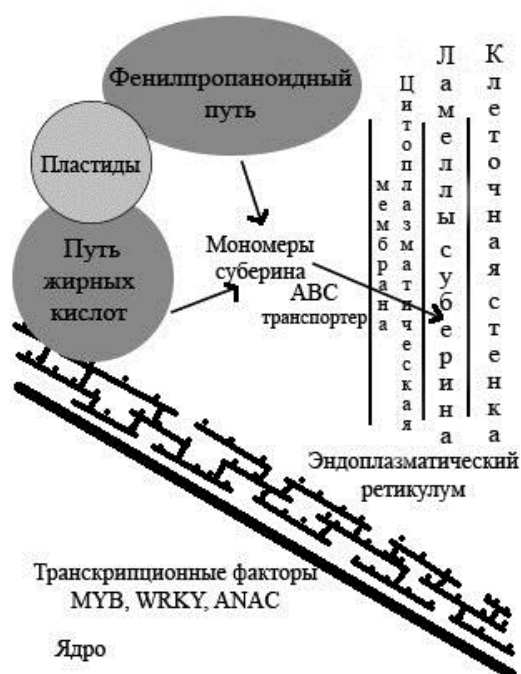


Рисунок 3 – Возможная схема биосинтеза суберина растительным компонентом [11]

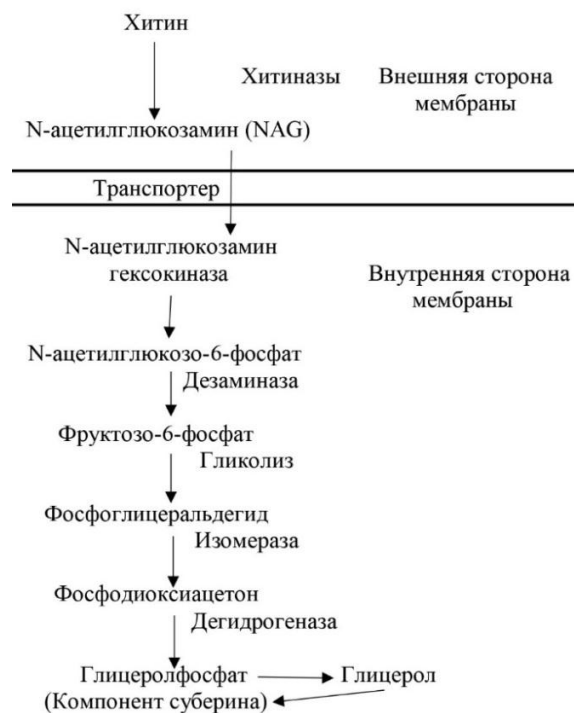


Рисунок 4 – Возможная схема образования компонентов суберина из N-ацетилглюкозамина при участии грибного компонента [22]

Хитиновые элиситоры грибного компонента (N-ацетилглюкозамин (NAG), более восьми звеньев), соединяясь с полисахаридами клеточной стенки растительного компонента индуцируют каскад защитных реакций: вывод и поступление ионов через комплекс мембран. Хитиназы фитобионта постоянно переводят N-ацетилглюкозамин (NAG) в неактивное состояние: в олигомеры до восьми звеньев, которые уже не могут индуцировать каскад обмена ионов через мембрану. Эти два непрерывных процесса находятся в динамическом равновесии и являются причиной взаимоконтролируемого «контактного стресса».



Рисунок 5 – Образец № 140-29-03-2019
Морфологическое строение микоризного корневого окончания *Picea abies* из морфогруппы «Simple».

Примечание: красной стрелкой указано микоризное корневое окончание, использованное для изучения анатомии поперечного среза, изображенного на рисунке 4.

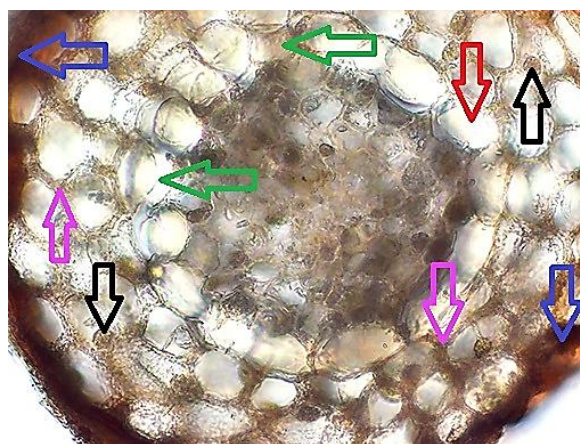


Рисунок 6 – Образец № 140-29-03-2019
Анатомическое строение поперечного среза микоризного корневого окончания *Picea abies* из морфогруппы «Simple» (режим Sharpness).

Примечание: красная стрелка – эндодерма; черная стрелка – функциональная единица «пелотон»; зеленая стрелка – пропускные клетки; лиловая стрелка – апопластное пространство с грибным компонентом; синяя стрелка – экзодерма.

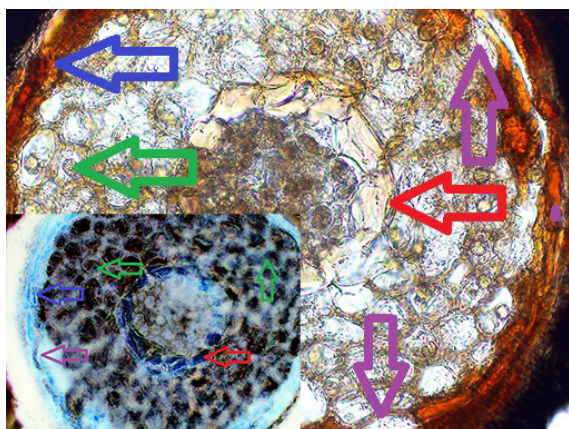


Рисунок 7 – Образец № 140-29-03-2019

Анатомическое строение поперечного среза микоризного корневого окончания *Picea abies* из морфологической группы «Simple» (режимы Sharpness, Negative).

Примечание: красная стрелка – эндодерма; зеленая стрелка – функциональная единица пелотон; синяя стрелка – экзодерма; лиловая стрелка – пропускные клетки.

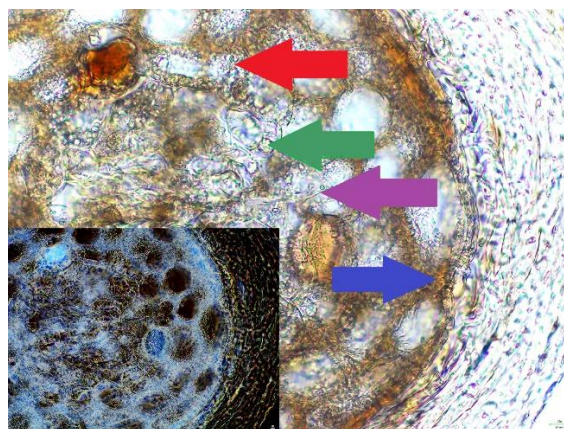


Рисунок 8 – Образец № 140-29-03-2019

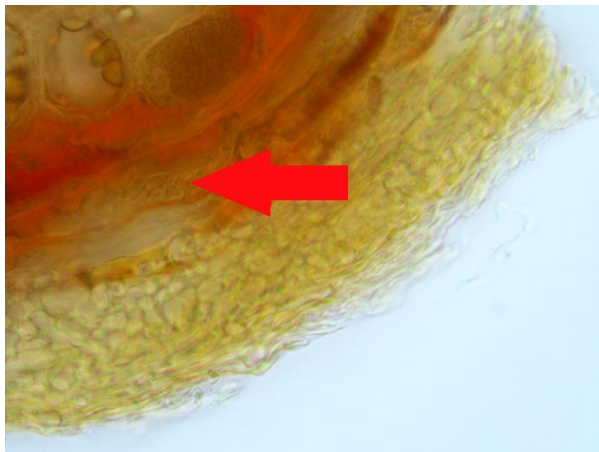


Рисунок 9 – Образец № 20-29-06-2016
Функциональные мессенджеры (пелотоны)
в клетках экзодермы.

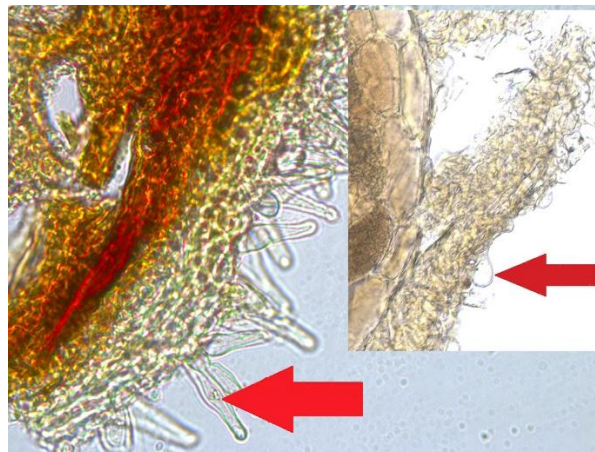


Рисунок 10 – Образцы № 01-05-10-2014 (слева), № 11-07-10-2016 (справа)
Элементы гимениального слоя в мантии
грибного компонента при сильной
суберинизации экзодермы.

При колебаниях температуры происходят изменения в анатомии и морфологии микоризных корневых окончаний в модельной системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы». Трансформируются ткани с барьерными функциями, что меняет потоки радиального транспорта веществ с формированием и деградацией функциональных мессенджеров (пелотонов). Изменяются структура и толщина мантии грибного компонента (рисунки 6–8). Образуются структуры гимениального слоя и мицелиальные тяжи (рисунок 10). В зимний период жизненного цикла *Picea abies* меняются морфологические структуры микоризных корневых окончаний с появлением так называемых «черных микориз» (рисунок 5).

Эндодерма со своими пропускными клетками сначала подвергается в различной степени суберинизации, а затем лигнификации (рисунки 6–8). Это отражается на внешней архитектонике всей корневой системы растительного компонента, она становится анизоморфно-поверхностной после ювенильного периода. В эндодерме нет функциональных мессенджеров пелотонов и грибной компонент проникает сквозь пропускные клетки из апопластного пространства в стелу (рисунки 6–8). Молекулярный механизм регуляции процессов суберинизации и десуберинизации контролируется, скорее всего, растительным компонентом. Эндодермальные клетки не оплетены гифальными структурами (рисунки 6–8).

Экзодерма, выполняющая защитную функцию, оплетена грибным компонентом и содержит функциональные мессенджеры пелотоны (рисунок 9). Через несуберинизированные клетки гифальные структуры образуют мантию различного строения и объемной структуры (рисунки 6–8). При усиленной суберинизации образуются структуры гимениального слоя с мицелиальными тяжами (рисунок 10).

Мезодерма почти всегда высоко функциональна, с большим количеством пелотонов и умеренной суберинизацией независимо от степени опробковения эндодермы и экзодермы (рисунки 6–8).

В неблагоприятный период (в нашем случае – ранняя весна с неполным снежным напочвенным покровом) экзодерма почти всегда высоко суберинизирована, что придает соответствующий оттенок «черным микоризам». При этом лигнификация и затем суберинизация эндодермы происходят независимо от опробковения экзодермы и в основном зависят от пищевого статуса растительного компонента в данный момент времени (рисунки 6–8).

Различные механизмы суберинизации и десуберинизации эндодермы и экзодермы растительного компонента формируют общую структуру контроля всей его функциональной системы при колебаниях температуры.

Физиологическая роль экзодермы как защитного барьера при колебаниях температуры в микоризном корневом окончании многократно возрастает. Если от эндодермы зависят транспортные потоки питательных веществ между стелой и первичной корой, то экзодерма с функциональными мессенджерами грибного компонента (пелотоны, мицелиальные тяжи, гифальные клубки) обеспечивает физиологический контроль взаимосвязи микоризного корневого окончания с почвенной средой с ее быстро меняющимися биотическими и абиотическими свойствами.

Заключение

Анатомически важными изменениями в строении микоризного корневого окончания *Picea abies* являются процессы суберинизации и лигнификации тканей, выполняющих барьерную функцию. Основной пищевой статус растительного компонента контролируют изменения в строении эндодермы. Изменения в экзодерме формируют защитный механизм в ответ на изменения температуры. Функциональные мессенджеры – пелотоны – являются структурами в мезодерме и экзодерме, определяющими основные особенности консортивных связей растительного и грибного компонентов в природе.

Механизмы анатомических изменений тканей с барьерными функциями в микоризном корневом окончании ели обыкновенной, скорее всего, контролируются различными компонентами системы. Процессы лигнификации и затем суберинизации контролируются растительным компонентом, а опробкование экзодермы – грибным компонентом. Это позволяет тонким корням *Picea abies* оставаться функционально активными при наступлении неблагоприятных условий окружающей среды.

Ассоциации разнородных организмов в модельной системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» являются результатом взаимно контролируемого «контактного стресса», приводящего к возникновению новых функций, расширяющих экологические амплитуды организмов как грибного, так и растительного компонентов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Luginbuehl, L. H. Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants / L. H. Luginbuehl, G. E. D Oldroyd // Current Biology. – 2017. – Vol. 27 (17). – P. R952– R963. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.042>.
2. Юрков, А. П. Молекулярно-генетические механизмы транспорта сахаров у растений в отсутствие и при развитии арбускулярной микоризы / А. П. Юрков, А. А. Крюков, А. О. Горбунова, и др. // Экологическая генетика. – 2019. – Т. 17. – № 1. – С. 81–99. <https://doi.org/10.17816/ecogen17181-99>.
3. Barberon, M. Adaptation of root function by nutrient-induced plasticity of endodermal differentiation / M. Barberon, J. E. M. Vermeer, D. De Bellis et al. // Cell. – 2016. – 164. – P. 447–459.
4. Wang, W. Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis / W. Wang, J. Shi, Q. Xie, et al. // Molecular Plant. – 2017. – Vol. 10(9). – P. 1147–1158. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>.
5. Колмаков, П. Ю. Обмен тяжелых металлов в микоризном корневом окончании системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» / П. Ю. Колмаков, Д. Д. Жерносеков // Известия Гомельского государственного университета имени Ф. Скорины. – Гомель, 2024. – № 3 (144). – С. 39–45.

6. Ludewig, F. Role of metabolite transporters in source-sink carbon allocation / F. Ludewig, U.I. Flügge // *Front Plant Science*. – 2013. – Vol. 4. – 231 p. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00231>.
7. Chardon, F. Leaf fructose content is controlled by the vacuolar transporter SWEET17 in *Arabidopsis* / F. Chardon, M. Bedu, F. Calenge, et al. // *Current Biology*. – 2013. – Vol. 23(8). – P. 697–702. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.03.021>.
8. Miao, W. Glucose dissociates DDX21 dimers to regulate mRNA splicing and tissue differentiation / W. Miao, D.F. Porter, V. Lopes-Pajares, Z. Siprashvili et al. // *Cell*. – 2023. – Vol. 186. – P. 80–97.
9. Ближний транспорт [Электронный ресурс] / Studme.org. 2024. – Режим доступа: https://studme.org/292625/ekologiya/blizhniy_transport. – Загл. с экрана. – Яз. рус.
10. Milne, R.J. Mechanisms of phloem unloading: shaped by cellular pathways, their conductances and sink function / R.J. Milne, C.P. Grof, J.W. Patrick // *Current Opinion Plant Biology*. – 2018. – Vol. 43. – P. 8–15. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.11.003>.
11. Shukla, V. Building and breaking of a barrier: Suberin plasticity and function in the endodermis / V. Shukla, M. Barberon // *Plant Biology*. – 2021. – Vol. 64:102153. – P. 1–7.
12. Эсау, К. Анатомия растений / К. Эсау. – Москва : Мир, 1969. – 568 с.
13. Liška, D. / Asymmetrical development of root endodermis and exodermis in reaction to abiotic stresses // D. Liška, M. Martinka, J. Kohanová, A. Lux // *Annals of Botany*. – 2016. – Vol. 118. – P. 667–674. DOI: [doi:10.1093/aob/mcw047](https://doi.org/10.1093/aob/mcw047), available online at www.aob.oxfordjournals.org.
14. Hennion, N. Sugars end route to the roots. Transport, metabolism and storage within plant roots and towards microorganisms of the rhizosphere / N. Hennion, M. Durand, C. Vriet, et al. // *Physiology Plant*. – 2019. – Vol. 165(1). – P. 44–57. <https://doi.org/10.1111/ppl.12751>.
15. Read, D. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes / D. Read, J. Leake, O. Peres-Moreno // *Canadian Journal of Botany*. – 2004. – Vol. 82, № 8. – P. 1243–1263.
16. Бурова, Л. Г. Экология грибов макромицетов / Л. Г. Бурова – Москва : Наука, 1986. – 221 с.
17. Беклемишев, В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлльень московского общества испытателей природы, отделение биологии. – 1951. – Т. 56, Вып. 5. – С. 3–30.
18. Martin, F. Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: signals and communication genes / F. Martin, S. Duplessis, F. Ditengou et al. // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 151. – P. 145–154.
19. Liu, T. Chitin-induced dimerization activates a plant immune receptor / T. Liu, Z. Liu, Ch. Song et al. // *Science*. – 2012. – Vol. 336 (6085). – P. 1160–1164.
20. Устройство и функционирование эндоплазматического ретикулума и Аппарата Гольджи [Электронный ресурс] / Химический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова. 2023. – Режим доступа: <https://www.chem.msu.ru/rus/teaching/kolman/224.htm>, свободный. – Загл. с экрана. – Яз. рус.
21. Kumpf, R. P. Floral organ abscission peptide IDA and its HAE/HSL2 receptors control cell separation during lateral root emergence / R. P. Kumpf, S. Chun-Lin, A. Larrieu et al. // *Biological Sciences*. – USA: PNAS, 2013. – Vol. 110 (13). – P. 5235–5240.
22. Колмаков, П. Ю. Процесс суберинизации и обмен N-ацетилглюкозамина в консортивных взаимоотношениях «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» / П. Ю. Колмаков, Д. Д. Жерносеков // *Веснік Магілёўскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя А. А. Куляшова. Серыя В. Прыродазнаўчыя навукі: матэматыка, фізіка, біялогія (біялагічныя; фізіка-матэматычныя)*. – 2024. – № 2 (64). – С. 49–56.

REFERENCES

1. Luginbuehl, L. H. Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants / L. H. Luginbuehl, G.E.D Oldroyd // *Current Biology*. – 2017. – Vol. 27 (17). – P. R952–R963. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.042>.
2. Yurkov, A.P. Molekulyarno-geneticheskiye mekhanizmy transporta sakharov u rasteniy v otsutstviye i pri razvitii arbuskulyarnoy mikorizy / A. P. Yurkov, A. A. Kryukov, A. O. Gorbunova, i dr. // *Ekologicheskaya genetika*. – 2019. – T. 17. – № 1. – S. 81–99.
3. Barberon, M. Adaptation of root function by nutrient-induced plasticity of endodermal differentiation / M. Barberon, J. E. M. Vermeer, D. De Bellis et al. // *Cell*. – 2016. – 164. – P. 447–459.
4. Wang, W. Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis / W. Wang, J. Shi, Q. Xie, et al. // *Molecular Plant*. – 2017. – Vol. 10(9). – P. 1147–1158. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>.
5. Kolmakov, P.Yu. Obmen tyazhelykh metallov v mikoriznom kornevom okonchanii sistemy «*Picea abies* – ektomikoriznyye griby» / P. YU. Kolmakov, D. D. Zhernosekov // *Izvestiya Gomel'skogo gosudarstvennogo universiteta imeni F. Skoriny*. – Gomel', 2024.
6. Ludewig, F. Role of metabolite transporters in source-sink carbon allocation / F. Ludewig, U.I. Flügge // *Front Plant Science*. – 2013. – Vol. 4. – 231 p. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00231>.
7. Chardon, F. Leaf fructose content is controlled by the vacuolar transporter SWEET17 in *Arabidopsis* / F. Chardon, M. Bedu, F. Calenge, et al. // *Current Biology*. – 2013. – Vol. 23(8). – P. 697–702. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.03.021>.
8. Miao, W. Glucose dissociates DDX21 dimers to regulate mRNK splicing and tissue differentiation / W. Miao, D.F. Porter, V. Lopes-Pajares, Z. Siprashvili et al. // *Cell*. – 2023. – Vol. 186. – P. 80–97.
9. Blizhniy transport [Elektronnyy resurs] / Studme.org. 2024. – Rezhim dostupa: https://studme.org/292625/ekologiya/blizhniy_transport. – Zagl. s ekrana. – Yaz. rus.
10. Milne, R.J. Mechanisms of phloem unloading: shaped by cellular pathways, their conductances and sink function / R.J. Milne, C.P. Grof, J.W. Patrick // *Current Opinion Plant Biology*. – 2018. – Vol. 43. – P. 8–15. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.11.003>.
11. Shukla, V. Building and breaking of a barrier: Suberin plasticity and function in the endodermis / V. Shukla, M. Barberon // *Plant Biology*. – 2021. – Vol. 64:102153. – P. 1–7.
12. Esau, K. Anatomiya rasteniy / K. Esau. – Moskva : Mir, 1969. – 568 s.
13. Líška, D. / Asymmetrical development of root endodermis and exodermis in reaction to abiotic stresses // D. Líška, M. Martinka, J. Kohanová, A. Lux // *Annals of Botany*. – 2016. – Vol. 118. – P. 667–674. DOI: 10.1093/aob/mcw047, available online at www.aob.oxfordjournals.org.
14. Hennion, N. Sugars end route to the roots. Transport, metabolism and storage within plant roots and towards microorganisms of the rhizosphere / N. Hennion, M. Durand, C. Vriet, et al. // *Physiology Plant*. – 2019. – Vol. 165(1). – P. 44–57. <https://doi.org/10.1111/ppl.12751>.
15. Read, D. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes / D. Read, J. Leake, O. Peres-Moreno // *Canadian Journal of Botany*. – 2004. – Vol. 82, № 8. – P. 1243–1263.
16. Burova, L. G. Ekologiya gribov makromicetov / L. G. Burova. – M. : Nauka, 1986. – 215 s.
17. Beklemishev, V. N. O klassifikatsii biotsenologicheskikh (simfiziologicheskikh) svyazey // *Byullen' moskovskogo obshchestva ispytateley prirody, otdeleniye biologii*. – 1951. – T. 56, Vyp. 5. – S. 3–30.

18. Martin, F. Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: signals and communication genes / F. Martin, S. Duplessis, F. Ditengou et al. // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 151. – P. 145–154.
19. Liu, T. Chitin-induced dimerization activates a plant immune receptor / T. Liu, Z. Liu, Ch. Song et al. // *Science*. – 2012. – Vol. 336 (6085). – P. 1160–1164.
20. Ustroystvo i funktsionirovaniye endoplazmaticheskogo retikuluma i Apparata Gol'dzhi [Elektronnyy resurs] / Khimicheskiiy fakul'tet MGU imeni M.V. Lomonosova. 2023. – Rezhim dostupa: <https://www.chem.msu.ru/rus/teaching/kolman/224.htm>, svobodnyy. – Zagl. s ekrana. – Yaz. rus.
21. Kumpf, R.P. Floral organ abscission peptide IDA and its HAE/HSL2 receptors control cell separation during lateral root emergence / R. P. Kumpf, S. Chun-Lin, A. Larrieu et al. // *Biological Sciences*. – USA: PNAS, 2013. – Vol. 110 (13). – P. 5235–5240.
22. Kolmakov, P.Yu. Protsess suberinizatsii i obmen N-atsetilglyukozamina v konsortivnykh vzaimootnosheniyakh «Picea abies – ektomikoriznyye griby» / P. Yu. Kolmakov, D. D. Zhernosekov // *Vesnik Magilóyskaga dzyarzhaynaga universiteta imya A.A. Kulyashova. Seryya V. Pryrodaznaŭchyia navuki: matematyka, fizika, biyalogiya (biologicheskiye; fiziko-matematicheskiye)*. – 2024. – № 2 (64). – S. 49–56.

Рукапіс паступіў у рэдакцыю 19.03.2025