

根内皮层扩散屏障的发育、功能与环境可塑性 ——从凯氏带到木栓质片层

蔺宏霞^{1,2,3} 熊金缘^{1,2,3} 张玉倩^{1,2,3} 牛倩^{1,2,3}
汪江明^{1,2,3} 张曦^{1,2,3} 赵媛媛^{1,2,3*}

(1. 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083; 2. 北京林业大学生物科学与技术学院林木遗传育种全国重点实验室, 北京 100083; 3. 国家森林育种与生态恢复工程技术研究中心, 北京 100083)

摘要 陆地植物根系处于干旱、盐胁迫与养分失衡等复杂土壤环境时, 需在高效获取水分和养分与有效阻滞溶质外泄、选择性屏蔽有害离子之间实现动态权衡。内皮层(endodermis)作为维管植物根组织中的关键结构层, 其凯氏带与木栓质片层构成连续的质外体屏障, 通过调控径向运输路径, 在生理层面维持离子与水分稳态。本文综述了凯氏带与木栓质片层的生物合成与沉积、结构特征, 及其在MYB36通路及Schengen监测通路协同调控下的可塑性; 探讨了该屏障结构在矿质养分稳态维持、抗逆性形成及根际互作中的功能研究进展; 并从进化适应与作物改良角度对未来研究方向进行展望, 为深入理解植物根系适应性进化及抗逆育种提供新思路。

关键词 内皮层; 凯氏带; 木栓质片层; 扩散屏障; 环境可塑性

中图分类号: Q33 文献标志码: A doi: 10. 7525/j. issn. 1673-5102. 2026. 04. 003

Development, Function, and Environmental Plasticity of the Root Endodermal Diffusion Barrier: from the Casparian Strip to the Suberin Lamellae

LIN Hongxia^{1,2,3} XIONG Jinyuan^{1,2,3} ZHANG Yuqian^{1,2,3}
NIU Qian^{1,2,3} WANG Jiangming^{1,2,3} ZHANG Xi^{1,2,3} ZHAO Yuanyuan^{1,2,3*}

(1. College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083; 2. State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083; 3. National Engineering Research Center for Forest Breeding and Ecological Restoration, Beijing 100083)

Abstract When confronted with complex soil environments such as drought, salinity, and nutrient imbalance, terrestrial plant roots have to achieve a dynamic trade-off between efficient acquisition of water and nutrients, effective blockage of solute leakage, and selective exclusion of harmful ions. The endodermis, a key structural layer in the roots of vascular plants, forms a continuous apoplastic barrier through the Casparian strip and suberin lamellae, thereby maintaining ionic and water homeostasis at the physiological level by regulating radial transport pathways. This review synthesized current knowledge on the biosynthesis, deposition, and structural characteristics of the Casparian strip and suberin lamellae. It further discussed their plasticity under the coordinated regulation of the MYB36 pathway and the Schengen surveillance pathway. Recent advances in understanding the roles of these barrier structures in maintaining mineral nutrient homeostasis, enhancing stress resistance, and mediating rhizosphere interactions were examined. Finally, future research directions were proposed from the perspectives of evolutionary adaptation and crop improvement. This review provided novel insights for a deeper understanding of the adaptive evolution of plant roots and stress-resistant breeding.

Key words endodermis; Casparian strip; suberin lamellae; diffusion barrier; environmental plasticity

基金项目: 中国林木种子集团合作项目(2024-HXFW-168; 2025-HXKF-077); 国家外国专家项目(H20250823)。

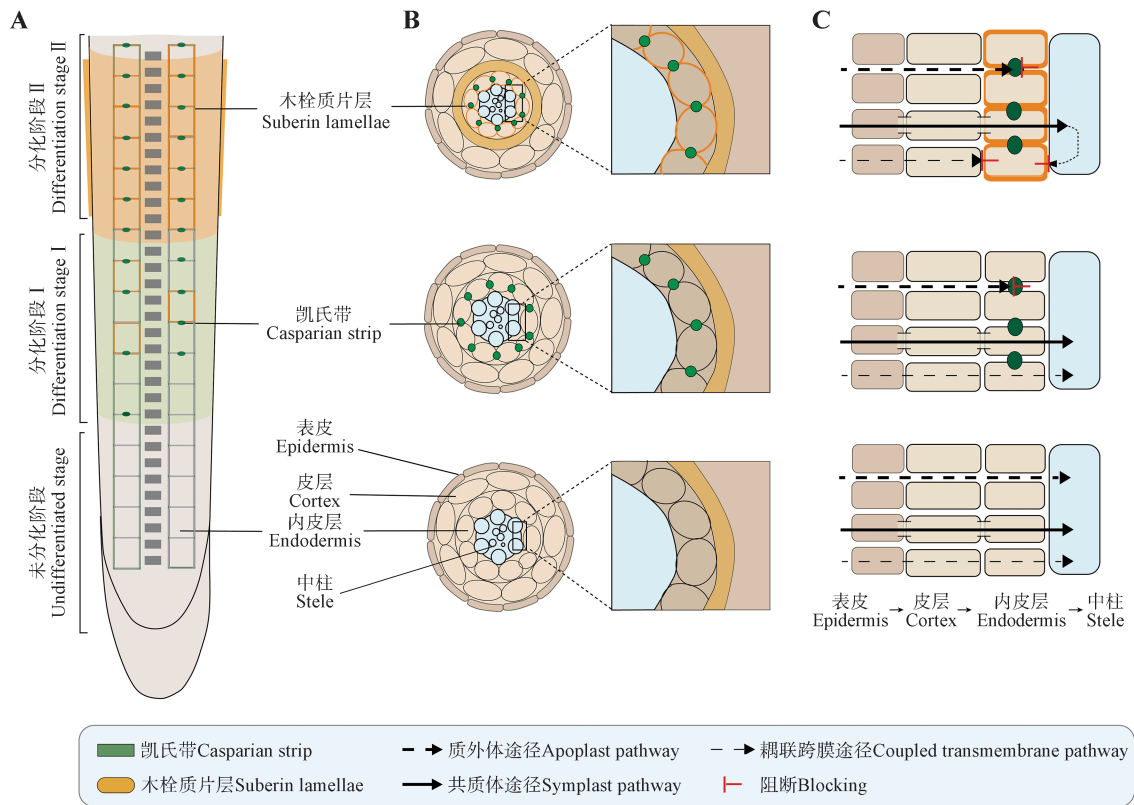
第一作者简介: 蔺宏霞(2000—), 女, 硕士研究生, 主要从事木本植物生长发育研究。

* 通信作者: E-mail: yyzhao@bjfu.edu.cn。

收稿日期: 2026年3月6日。

陆地植物常因水分与矿质养分在土壤中分布不均而受到胁迫,其中干旱、盐碱与养分失衡等非生物胁迫日益加剧。根系屏障的形成与调控对植物适应逆境并维持正常生长发育具有关键作用^[1]。破解这些难题的关键在于深入理解植物维持水分与矿质养分平衡的内在机理。该平衡首先依赖于根系的吸收过程。水分和矿质养分进入植物根系的途径有3条:(1)通过细胞壁和细胞间隙自由扩散的质外体途径(apoplast pathway);(2)通过胞间连丝在2个细胞原生质体之间进行运输的共质体途径(symplast pathway);(3)通过细胞质膜上的载体蛋白进行运输的耦联跨膜途径(coupled transmembrane pathway)^[2]。这3种途径的调控机制均与根系的解剖结构密切相关。从横切面观察根的初生结构,可从外向内划分为表皮、皮层、维管柱3个部分(图1B)。其中,内皮层(endodermis)作为维管植物根组织中的关键结构层,在生理功能调控中发挥着不可替代的核心作用。

内皮层由皮层最内一层排列整齐紧密的细胞构成,环绕中央维管组织。它通过在相邻细胞壁间建立连续的质外体密封结构,调控水分与溶质在皮层与中柱之间的径向运输,因此常被视为水分与养分进入维管系统的“检查点”^[3]。内皮层在功能上等同于动物的小肠上皮细胞,其调控功能主要通过2种质外体扩散屏障实现,即木质化的凯氏带(Casparian strip, CS)和木栓化的木栓质片层(suberin lamellae, SL)^[4]。凯氏带的形成标志着内皮层分化的开始;随后,内皮层进入第2个分化阶段,进一步在其细胞壁内侧沉积形成连续的木栓质片层^[5](图1A)。2种扩散屏障完全发育形成后,溶质从根表皮到木质部的径向运输途径被严格调控,所有溶质必须经由跨膜运输途径(图1C)。内皮层作为包裹根系中央维管束的最内层皮层组织,构成了阻隔土壤溶质自由扩散进入维管束的屏障。



A. 根内皮层发育阶段; B. 根横切面结构示意图及内皮层局部放大; C. 各阶段下的养分径向运输途径。
A. Developmental stages of the root endodermis; B. Schematic cross-section of root structure with enlarged endodermis section; C. Radial nutrient transport pathways at each developmental stage.

图1 内皮层的发育、结构及养分在根中的径向运输途径
Fig.1 Development and structure of the endodermis, and radial transport pathways for nutrients in roots

大量解剖学与生理学证据表明,内皮层扩散屏障作为根系的关键保护结构,对植物生物学功能具有多维度调控作用。其中,凯氏带与木栓质片层通过协同作用,不仅维持了高度选择性的共质运输途径以调控水分和营养平衡,还构成了抵御土壤病原体入侵的重要防御屏障^[6]。

此外,植物在其他组织或器官中也存在类似的扩散屏障,如禾本科(Poaceae)植物的根外皮层^[7]。尽管对这些非内皮层屏障的认识尚不充分,它们仍在植物环境适应中发挥重要作用。本文总结了近年来关于根扩散屏障的发育、功能及生态适应方面的研究进展,重点阐述了内皮层的发育规律,系统梳理了凯氏带与木栓质片层的结构、组成及其调控机制,并探讨了内皮层在应答非生物胁迫过程中表现出的可塑性变化及其对维持植物离子稳态的重要作用,为阐明植物根-土壤界面物质与信号交换的调控规律奠定基础,并为开展作物根系扩散屏障的分子设计与遗传改良提供理论依据与研究框架。

1 内皮层扩散屏障的组成及形成机制

内皮层形成的双向疏水屏障能够选择性允许水分和溶质进入维管系统,同时阻止溶质从中柱向外泄漏。该屏障功能的建立依次经历2个分化阶段:木质化凯氏带的产生与木栓质片层的形成^[8]。

1.1 凯氏带

1.1.1 凯氏带的发育、结构及化学组成

凯氏带是高等植物根系内皮层细胞壁中一种特殊的疏水性指环状结构,位于内皮层细胞的径向壁和横向壁上,形成一条环绕中柱的连续环带^[9]。凯氏带的形成是一个严格受控且具有阶段性的发育过程。其早期阶段表现为木质素在细胞壁特定位置的不连续沉积,这些沉积呈现为离散的点状或岛状结构,因形态类似串联的珠粒而被称为“珍珠串”(“string-of-pearls”)阶段。随后,在一系列分子调控机制的作用下,这些初始的木质素沉积逐渐扩展并彼此连接,通过“间隙填充”的过程不断加厚和融合,最终形成连续且结构均一的带状结构^[10]。在透射电子显微镜下,经高锰酸钾染色处理后,凯氏带表现为高电子密度、非纤维化的均质薄片状结构,位于相邻内皮层细胞之间紧密贴附的质膜之间,与普通细胞壁区域明显不

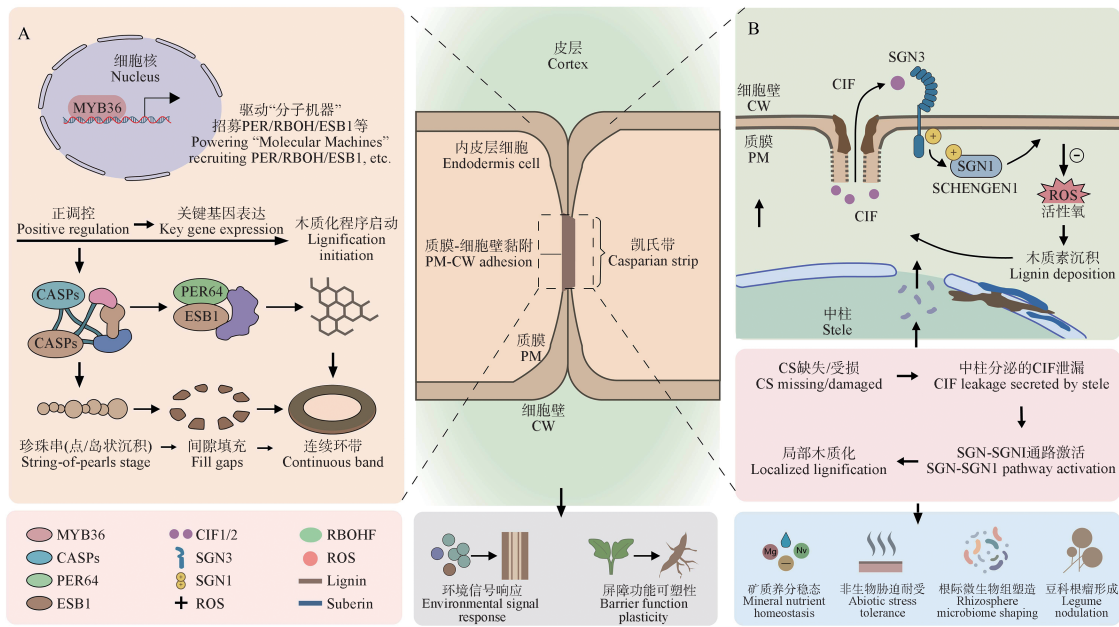
同^[11]。这一结构在发育时序上通常与维管束原木质部的形成相互协调,将皮层与中柱之间的细胞外空间加以分隔,从而迫使水分和矿质离子必须经过质膜进入共质体途径。

关于凯氏带的化学组成,学界曾长期存在不同观点。由于凯氏带在空间位置上紧邻随后形成的木栓质片层,早期研究者一度推测其结构可能同时含有木质素与木栓质2类疏水性聚合物,因此被认为是一种复合型屏障结构。然而,随着分子遗传学与细胞化学技术的发展,这一问题在2012年前后被厘清,其核心化学成分被明确为木质素而非木栓质——当木栓质片层的沉积受到抑制时,凯氏带仍能维持其基本的屏障功能;相反,当木质素生物合成途径受到干扰或相关酶活性降低时,凯氏带的结构连续性明显受损,进而导致质外体屏障功能显著下降^[12]。由此,凯氏带被普遍认为是一种以木质素为主导成分的高度特化的细胞壁结构,木质素沉积是其形成与功能发挥的关键基础。这种精确的空间定位与化学组成共同保证了根系内皮层扩散屏障的稳定性与选择性。

1.1.2 凯氏带形成的核心调控机制与功能性凯氏带的定义

功能性凯氏带的形成并非由单一通路完成,而是由MYB36作为主调控因子的自主木质化途径^[13]与Schengen监测与修复途径^[14]协同作用的结果。MYB36启动的自主发育程序建立初始木质化框架(图2A),而Schengen通路通过CIF-SGN3信号持续监测屏障完整性,并在发生缺陷或环境变化时诱导补偿性的木质素沉积,从而赋予凯氏带结构连续性与可塑性(图2B)。

MYB36是凯氏带构建的主调控因子,直接正调控*CASPI*、*PER64*与*ESB1*等关键基因的表达,驱动内皮层细胞建立定位精准的木质素聚合“分子机器”。该机器以凯氏带域蛋白(Casparian strip domain proteins, CASP)家族在质膜上形成的凯氏带膜域(Casparian strip membrane domain, CSD)为平台,在未来凯氏带位置招募并组织过氧化物酶(peroxidase, PER)、呼吸爆发氧化酶(respiratory burst oxidase homolog, RBOH)及细胞壁侧组分(如*ESB1*),从而在空间上实现活性氧(reactive oxygen species, ROS)生成与过氧化物酶催化的耦联,促进单体氧化并在狭窄带状区域启动木质化沉积^[15]。遗传学证据进一步表明,RBOH缺失会导致内皮



A. MYB36 转录调控模块(凯氏带自主木质化通路); B. Schengen 监测与修复途径(凯氏带完整性监测通路)。

A. MYB36 transcription regulatory module (Caspian strip autonomous lignification pathway); B. Schengen monitoring and repair pathway (Caspian strip integrity monitoring pathway).

图2 两条协同通路确保凯氏带的形成与封闭

Fig.2 Two synergistic pathways ensure the formation and sealing of Casparian strip

层木质化近乎缺失;而多个内皮层富集的Ⅲ型过氧化物酶(PER3/9/39/64/72)高阶突变可导致凯氏带缺失并显著延迟屏障建立^[16]。

Schengen 监测与修复途径是一套由中柱向皮层方向作用的“监督-补偿”系统,通过感知因凯氏带缺陷导致的信号肽泄漏,驱动局部 ROS 爆发与修复性木质化以封堵屏障缺口。该通路的核心组件包括:中柱细胞分泌的凯氏带完整性因子(Casparian strip integrity factor 1/2, CIF1/2),以及内皮层质膜上的受体激酶 SGN3 及其胞内伙伴激酶 SGN1。SGN3 横跨 CSD 分布,而 SGN1 定位于内皮层外侧(皮层侧)质膜,这种空间分布差异使得 SGN3-SGN1 信号复合体仅能在皮层侧界面完成募集与组装^[17]。因此,若凯氏带屏障发育不全或存在结构缺陷,源自中柱的 CIF 肽段将发生质外体泄漏并扩散至外侧域,激活该处的 SGN3-SGN1 信号链,进而触发由 RBOHD/F 介导的局部 ROS 产生并促进木质化补偿沉积。一旦木质化屏障达到足够的致密程度, CIF 肽段向外侧受体的扩散即被物理阻断,信号通路随之自动关闭。若屏障缺陷持续存在,该途径还将诱导细胞角部的异位木质化,并伴随补偿性的提前木栓化进程^[18]。

最新研究^[19]表明, MYB36 通路与 Schengen 通

路并非简单串联,而是在转录与空间信号层面形成复杂的协同关系。Schengen 通路的激活(如外源施加 CIF2)可诱导一组与凯氏带完整性相关的基因表达变化,其中包括 CASP 家族基因、部分过氧化物酶编码基因及 ESB1 等。同时, SGN3 的激活还能促进 MYB36 介导的转录响应,推动 CASP 蛋白 CSD 处特异性表达。然而, Schengen 通路并不完全依赖 MYB36, 其还包含 MYB36-independent 分支,在屏障缺陷或持续刺激条件下诱导补偿性木质化和异位沉积。MYB36 正反馈环(MYB36 Loop)^[20]的形成进一步实现了 2 条通路的功能性解耦,为解析其在营养信号与环境适应中的独立作用提供工具。综上所述, MYB36 通路提供定位与初始木质化框架, Schengen 通路负责监督与间隙修复,二者共同确保了凯氏带的完整性、可塑性及对环境信号的响应能力。

凯氏带功能的完全实现不仅依赖于细胞壁中木质素聚合形成的化学屏障,还高度依赖于 CSD 处的质膜-细胞壁黏附(plasma membrane-cell wall adhesion, PM-CW adhesion)^[21]。该特征可通过经典的“带外质壁分离”现象体现:在高渗透诱导质壁分离时,凯氏带区域的质膜仍保持与细胞壁的紧密连接,提示该区域存在植物特异性的连接结构。

在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中,PM-CW黏附主要由定位于质膜的CASP蛋白家族(CASP1-5)与定位于细胞壁的引导蛋白(dirigent protein, DP)共同介导^[22]。遗传学证据^[22]表明,CASP五重突变体(*caspq*)与特定的DP双突变体(如*esb1 dir25*)均丧失黏附能力,导致屏障功能缺陷,表明这些蛋白在同一通路中发挥作用。值得注意的是,拟南芥的ESB1和DIR25在C端含有甘氨酸富集结构域,该结构域决定了它们在细胞壁上凯氏带的定位,这与在水稻(*Oryza sativa*)中发现的、专门介导黏附的GAPLESS蛋白家族的结构域具有相似性^[23],暗示在拟南芥中可能发生了功能融合,使ESB1/DIR25等DP兼具介导PM-CW黏附和引导局部木质素合成的双重功能。需要强调的是,功能性凯氏带并不等同于凯氏带区域木质素的连续沉积本身。在某些突变背景或逆境条件下,即使凯氏带表面上保持连续,若CSD处的PM-CW黏附受损,质膜与细胞壁之间的密封状态仍无法维持,质外体旁路渗漏依然会发生,屏障功能因此失效。CASP或DP相关突变体正是这一现象的典型例证,说明“木质素结构连续性”与“质膜-细胞壁黏附完整性”共同构成了功能性凯氏带的判定标准^[24-25]。综上所述,对功能性凯氏带的定义必须同时涵盖凯氏带木质素结构与质膜-凯氏带黏附,二者协同作用以实现质外体扩散的完全封闭。

1.1.3 凯氏带的跨物种保守性

凯氏带是陆生植物根系的基础径向运输屏障,其发育调控网络在单、双子叶植物间展现出高度的进化保守性^[26]。在模式植物拟南芥中已阐明的关键调控因子,其同源物在多种作物中均展现出生物学功能的高度保守性。其中,水稻的同源功能研究最为详尽:关键转录因子OsMYB36决定了内皮层的分化进程,其功能缺失将直接导致凯氏带无法起始沉积;支架蛋白OsCASP1的缺失则会引起木质素在内皮层细胞壁的异位沉积,导致质外体屏障功能丧失^[27]。此外,由OsCIF1/2与受体激酶OsSGN3组成的信号模块,以及引导蛋白编码基因*OsDIR55*,在维持凯氏带结构连续性方面也发挥着与拟南芥同源基因类似的作用^[28]。在玉米(*Zea mays*)中,定位于CSD的引导蛋白ZmESBL的鉴定进一步支持了这一观点——其功能缺失会导致木质素的不连续沉积,并显著削弱植株的耐盐性,这揭示了屏障结构的发育与完善对于作物适

应于干旱、盐渍、养分胁迫等非生物逆境具有关键贡献^[29]。综上所述,凯氏带在演化上的保守性不仅凸显了该结构的基础生物学意义,也为利用已知的遗传模块,通过分子育种或遗传改良技术优化作物养分吸收并增强其抗逆性,提供了明确的理论依据与潜在靶点。

1.2 木栓质片层

1.2.1 木栓质化学组成与超微结构

木栓质是一种由脂肪族与芳香族单体通过酯键等共价键交联形成的复杂聚酯。从化学组成上看,极长链脂肪酸及其衍生物(如脂肪醇)等脂肪族组分通过酯键与阿魏酸等芳香族单体共价连接,这种连接方式赋予木栓质聚合物高度疏水性与化学稳定性。其特有的两亲性化学组成是构成凯氏带外另一关键质外体扩散屏障(即木栓质片层)的生化基础。利用透射电子显微镜可观察到,成熟木栓质具有典型的层状超微结构。该结构由电子透亮层与电子致密层在内皮层细胞次生壁内侧交替沉积形成^[30]。这种独特的片层化排列是其有效限制水分、离子及溶质径向运输,并抵御病原体入侵的关键结构基础。

木栓质的沉积受到严格时空调控,其分布具有显著的非均质性与动态性。以模式植物拟南芥的根系为例,木栓化首先在内皮层细胞分化早期启动,表现为非连续的斑块状沉积;随着细胞发育成熟,这些斑块逐渐扩展并融合,使多数成熟内皮层细胞形成较为连续的木栓质片层,但这种连续性并非绝对均一,在特定发育阶段或环境条件下仍可保留缺乏木栓化的“通道细胞”(passage cells)^[31]。上述从斑块状到连续层的动态沉积模式表明,木栓质的生物合成与沉积过程也受到内源发育程序与外界环境信号的双重精密调控。值得注意的是,通道细胞通常保留较低木栓化水平,从而为部分矿质元素,尤其是对分生组织活动和养分信号传递较为关键的离子,提供相对优先的径向进入通道;因此,这类特殊细胞并非屏障发育“不完全”的简单表现,而是内皮层在屏障封闭性与选择性吸收之间实现动态平衡的重要结构基础^[32]。

1.2.2 木栓质单体的合成、转运与聚合调控网络

木栓质片层的装配始于其基本结构单元——脂肪族与芳香族单体的生物合成,并依次经历跨膜转运与细胞壁内的定位聚合,最终形成功能性

的片层结构。首先,木栓质单体的生物合成与修饰由一系列高度协同的酶催化完成。脂肪族单体的生成起始于内质网,由甘油-3-磷酸酰基转移酶(glycerol-3-phosphate acyltransferases, GPATs)家族主导。该家族成员功能分化,GPAT4/6/8支系凭借其内在磷酸酶活性,催化形成所有链长脂肪族单体的核心骨架;而GPAT5/7支系则可能特异性地参与后续片层结构的正确组装。随后,细胞色素P450单加氧酶(如CYP86A1/HORST和CYP86B1/RALPH)负责脂肪酸的 ω -羟基化^[33]。此外,脂肪酸链的延伸、还原及芳香族组分的连接,则分别依赖于 β -酮脂酰辅酶A合酶(β -ketoacyl-CoA synthases, KCSs)、脂肪酰基-辅酶A还原酶(fatty acyl-CoA reductases, FARs)及脂肪族木栓质阿魏酰基转移酶(aliphatic suberin feruloyl transferase, ASFT)等酶类的精准调控^[34]。随后,合成后的单体经由特定途径被转运至质外体空间。目前证据支持2种主要机制:其一,G型ATP结合盒转运蛋白(ABCGs,如拟南芥中的AtABCG1、AtABCG2、AtABCG6、AtABCG20)直接介导单体的跨膜运输;其二,胞外囊泡(extracellular vesicles, EVs)可能作为另一种运输载体,其丰度与木栓化进程呈正相关^[35]。最终,在细胞壁中,单体的聚合与结构动态重塑由GDSL型酯酶/脂肪酶(GDSL-type esterase/lipase proteins, GELPs)家族精密调控。该家族功能高度分化,部分成员(如GELP22、GELP38、GELP49、GELP51、GELP96)行使聚合酶功能,而另一些成员(如GELP12、GELP55、GELP72、GELP73、GELP81)则具有降解酶活性^[36]。这种“聚合-解聚”的动态平衡,构成了木栓质沉积响应发育程序(如侧根发生)与环境信号的核心可塑性机制。

综上所述,木栓质片层的装配是一个高度有序的多步骤过程,涉及细胞内单体的生物合成、跨膜转运及细胞壁中的定位聚合与动态重塑。这一过程受到复杂酶系与转运系统的时空调控,是其实现发育与环境可塑性的分子基础。

1.2.3 木栓质片层的转录调控网络

木栓质片层的沉积展现出显著的时空可塑性。整个过程本质上是内皮层细胞整合内外信号,经转录因子调控代谢重编程,实现疏水聚酯的精准合成、转运与聚合^[37]。现有研究^[38]表明,MYB家族转录因子构成了该调控网络的核心枢纽。在内皮层中,脱落酸(abscisic acid, ABA)信号通路与

屏障完整性监测系统(如SGN3/CIF通路)均可独立诱导木栓化程序,其下游依赖于一组功能冗余但信号响应特性各异的MYB转录因子,主要包括MYB41、MYB53、MYB92和MYB93。该MYB模块共同决定了胁迫诱导型木栓化的响应强度,其功能缺失会导致根系木栓质沉积显著减少,并大幅削弱ABA等信号对木栓化的诱导能力。这些MYB转录因子通过协同上调脂肪酸延长与氧化、甘油酯化、跨膜转运及细胞壁聚合等关键步骤的编码基因表达,实现对木栓质生物合成与装配通路的全局性调控。这从分子层面解释了为何在盐胁迫、干旱或低钾等逆境条件下,根系木栓化能够迅速增强。以SHORT-ROOT(SHR)或MYB36为代表的上游调控因子,一方面决定内皮层的细胞命运与空间构型,另一方面可整合ABA等环境信号,从而在“发育定空间”的基础上,实现“环境调强度”的动态调控,形成时空协调的统一框架^[39]。因此,木栓化的胁迫响应网络并非独立运作,而是与根系发育程序紧密耦联。

除了核心的MYB模块外,NAC和WRKY家族转录因子为木栓化提供了重要的辅助性调控。例如,ANAC046等因子在根中能够促进木栓质合成基因的表达并增强沉积,提示NAC因子可能作为下游输出增强或信号放大模块,在特定组织或胁迫情境下与MYB核心调控网络协同作用,以提高木栓化输出的稳定性和强度^[40]。WRKY家族成员(如WRKY33和WRKY9)则更多地处于胁迫-免疫信号与细胞壁重塑的交叉点^[41],它们一方面参与植物的防御反应,另一方面可能通过调节苯丙烷代谢或脂质代谢相关基因的表达,间接影响木栓化进程与屏障的可塑性。

木栓化在根系内皮层中呈现明显的空间分布差异,这一长期存在的生物学问题近期在遗传调控层面获得了新的解释。研究^[42]发现,转录因子MYB68是决定内皮层细胞在不同径向位置上差异化形成木栓质片层的关键调节因子,尤其影响木质部极与非极相关细胞系的木栓化模式。这一发现将“木栓化沉积具有精确的径向位置特异性”这一现象与具体的分子调控机制联系起来。进一步研究^[43]显示,MYB68及其所属转录因子家族在周皮木栓形成过程中同样发挥重要作用,能够系统性激活木栓质合成与聚合相关基因的表达,并与GDSL型酯酶/脂肪酶等参与细胞壁

修饰的酶类协同作用。这表明内皮层与周皮的过组织特异性的下游基因选择实现功能分木栓化可能共享部分核心转录调控模块,随后通化(表1)。

表1 植物根系凯氏带与木栓质片层可塑性相关因子汇总

Table 1 Summary of factors related to the plasticity of the Casparian strip and suberin lamellae in plant root systems

物种 Species	基因/蛋白名称 Gene/protein name	分子类别/定位 Molecular category/localization	功能注释 Function notes
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	SHR ^[44]	GRAS转录因子/细胞核; 可移动信号	促进内皮层分化与径向组织模式建立,为后续屏障结构形成奠定基础; <i>shr</i> 突变体内皮层缺失或结构异常
	SCR ^[45]	GRAS转录因子/细胞核	调控内皮层与皮层之间的不对称分裂; <i>scr</i> 突变体缺失组织、内皮层分化受损
	PER64 ^[13]	过氧化物酶/细胞壁	催化凯氏带位点木质素聚合,促进凯氏带快速形成与强化;功能缺陷导致木质素聚合不足或形成延迟
	SGN1 ^[46]	RLCK类激酶/质膜内侧	连接受体与ROS/木质化输出模块,介导Schengen通路信号传递并促进缺口处修复性木质化沉积; <i>sgn1</i> 突变体检测信号输出能力减弱
	ABCG2/6/20 ^[47]	ABCG类半转运体/质膜	介导木栓质前体跨膜输出以构建有效屏障; <i>abcg2/6/20</i> 三重突变体木栓质含量降低、屏障通透性升高
水稻 <i>Oryza sativa</i>	CYP86A1/B1、KCS、GPAT5 ^[48-49]	脂肪酸合成相关酶/内质网等	决定脂肪族单体的组成谱及供给水平,影响木栓质沉积强度与屏蔽能力;突变改变单体组成并削弱屏障特性
	MYB41/53/92/93 ^[50]	转录因子/细胞核	调控水稻根内皮层木栓质片层形成与非局部木质化;4个基因敲除导致木栓质片层缺失,过表达可诱导提早木栓化并增强盐耐受性
	<i>OsMYB36a/b/c</i> ^[51]	转录因子/细胞核	调控根内皮层凯氏带形成,直接激活 <i>OsCASP1</i> 、 <i>OsESB1</i> 等凯氏带形成相关基因;3个基因敲除导致突变体内皮层凯氏带缺失并扰乱矿质元素选择性吸收
	<i>OsCASP1</i> ^[27]	膜结构域蛋白/凯氏带膜结构域	定位于凯氏带膜域,是水稻根内皮层凯氏带形成所必需的支架蛋白;缺失导致凯氏带发育异常,并影响Ca、Si等矿质元素的选择性吸收
	<i>OsDIR55</i> ^[28]	细胞壁相关蛋白/细胞壁	参与根扩散屏障形成与重塑;盐和ABA诱导其表达,过表达可增强根屏障并提高耐盐性
	<i>OsCIF1/2-OsSGN3</i> ^[52]	小肽/中柱 LRR受体激酶/内皮层质膜	构成水稻Schengen型小肽-受体激酶监测通路,调控内皮层及非内皮层细胞的凯氏带形成,并协调多种凯氏带形成相关基因表达
	<i>OsGAPLESS1</i> ^[23] (GAPLESS家族)	细胞壁定位蛋白 (与支架蛋白OsCASP1复合)	介导CSD处膜-壁连接,提高“类紧密连接”密封能力并影响养分稳态;缺失削弱栓系与屏障功能
	<i>ONAC005</i> ^[53]	NAC转录因子/根中柱与内皮层	在根中柱和内皮层高表达,直接上调 <i>OsTPS8</i> ,促进根内皮层木栓质沉积和凯氏带发育;缺失突变体Na ⁺ 积累增加、盐敏感,过表达则增强根疏水屏障形成并提高耐盐性
玉米 <i>Zea mays</i>	<i>ZmSTL1/ZmESBL</i> ^[29]	引导蛋白/细胞壁	编码定位于凯氏带域的引导蛋白,调控凯氏带厚度与木质素沉积;突变导致Na ⁺ 经质外体跨内皮层运输增加并降低盐耐性
高粱 <i>Sorghum bicolor</i>	<i>SbCASP-LP1C1</i> ^[54]	CASP-like蛋白/根内皮层质膜	于拟南芥异源表达后可降低中柱碘化丙啶染料的渗透,减少根和地上部Na ⁺ 积累,并提高 <i>MYB36</i> 和 <i>ESB1</i> 编码基因的表达,提示其参与凯氏带木质素聚合与质外体屏障增强

综上所述,内皮层木栓化的转录调控并非若干转录因子的简单并列,而是呈现出较为清晰的层级级联关系:首先,SHR与SCARECROW(SCR)等发育调控因子位于上游,负责建立内皮层细胞

命运与径向组织模式,并启动MYB36等关键转录节点的表达;随后,MYB36及其相关模块进一步衔接发育程序与环境信号,并通过调控MYB39等下游因子及木栓质合成、转运和聚合相关基因的表达,协调木栓化发生的空间布局与诱导强度;在此基础上,MYB41/53/92/93模块主要响应ABA、盐和干旱等外界胁迫信号,调节木栓化的环境诱导性

增强;而ANAC046、WRKY等‘辅助’因子则在特定组织背景或胁迫情境下提供信号放大、代谢重编程与细胞壁重塑层面的精细化调控。由此,内皮层木栓化的形成可概括为“发育程序定空间、核心MYB网络整合信号、‘辅助’因子调强度与可塑性”的多层级调控框架(图3)。

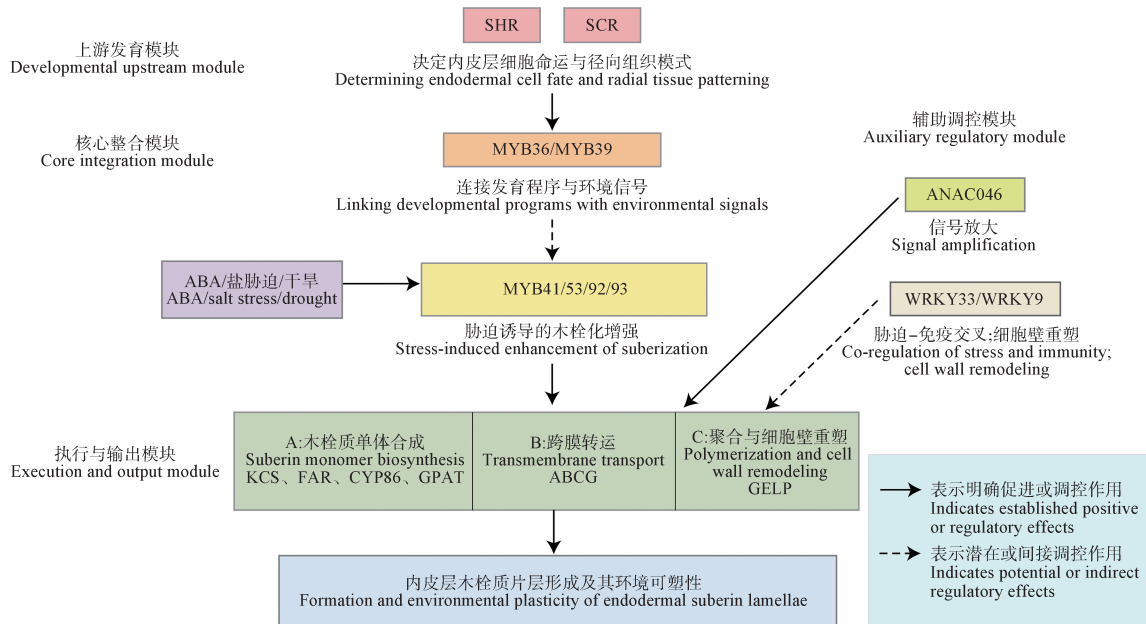


图3 内皮层木栓化转录调控网络层级级联关系

Fig.3 Hierarchical transcriptional cascade regulating endodermal suberization

2 内皮层扩散屏障的环境可塑性

2.1 对水分与矿质养分稳态的精确调控

内皮层扩散屏障通过分步构建,实现对径向运输路径的差异化调控。凯氏带与木栓质片层分别构成两道性质不同的屏障:凯氏带阻断细胞间隙中的质外体扩散通道,迫使水分和离子必须经由细胞筛选方可进入维管系统;木栓质片层则在细胞壁内侧形成附加的疏水层,进一步限制溶质跨膜运输(表1)。二者协同增强内皮层对物质运输的选择性,共同维持水分与矿质养分的稳态,并提升植物对不利环境的适应能力^[55]。值得注意的是,为解析木栓质片层的独立功能,研究者构建了内皮层特异性表达木栓质降解酶的转基因植株(如 $pCASPI::CDEF$),可在凯氏带结构完整的情况下特异性消除木栓质。分析^[56]表明,木栓质缺失会改变根系的水分运输特性——利用氘标记水(D_2O)的高分辨率拉曼成像显示,在木栓质降解植

株中,水分进入维管系统的速度加快,但同时亦有更多水分从维管组织向外周皮层及根际泄漏。这证实木栓质片层在防止水分反向流失、维持内部水压及促进水分向地上部高效运输中具有关键作用。此外,此类植株对盐胁迫和干旱胁迫的耐受性显著降低,进一步凸显木栓质片层在非生物胁迫适应中的重要性。

2.2 响应非生物胁迫的可塑性调控

内皮层扩散屏障并非固定不变的结构,而是在既定发育程序基础上对环境信号进行动态调整。在干旱、盐胁迫及重金属污染等逆境条件下,植物通常通过提前或增强凯氏带与木栓质片层的沉积以强化屏障功能,从而提高对外界有害离子的“屏蔽”能力。例如,盐胁迫可促使内皮层屏障的发育区段向根尖前移并加厚沉积,提早阻断 Na^+ 等离子沿质外体途径向中柱扩散;在屏障缺陷情况下,地上部 Na^+ 异常积累及生长抑制更为显著,

进一步凸显凯氏带在维持离子稳态中的关键作用^[57]。干旱条件下增强的木栓化可降低根系径向水力导度,减少水分外渗,有助于维持整体水平衡;而在镉等重金属胁迫下,根外皮层与内皮层细胞壁中木质素和木栓质含量上升,可通过固定或阻隔 Cd^{2+} 进入维管组织,降低其向地上部的转运^[58]。上述变化表明,屏障加固是植物应对非生物胁迫、实现“封闭与屏蔽”功能强化的重要策略。

与之相对,在必需矿质元素匮乏的条件下,植物通常适度弱化屏障结构,以提升对目标养分的吸收效率。缺铁、缺锌等胁迫可抑制内皮层木栓质片层的沉积或延缓其形成,降低跨细胞运输的物理限制,从而促进相关离子或其络合物进入中柱^[59]。这种“有限开放”的调节并非简单的结构缺陷,而是基于对特定营养信号精确感知的主动调控。通过阶段性下调屏障相关基因表达,根系在维持基本屏蔽功能的同时,提高了对急性养分短缺的响应效率,体现了植物在“防止有害物质入侵”与“确保必需养分获取”之间的动态权衡。

环境信号向屏障沉积模式的转化依赖于激素网络的整合调控。其中,ABA 与乙烯(ethylene, ETH)在多种非生物胁迫条件下表现出明显的拮抗关系。ABA 在干旱和盐胁迫中迅速积累,作为正调控信号促进内皮层木栓化及相关转录程序的启动,其作用依赖于一系列 MYB 转录因子的介导,这些因子可直接激活木栓质合成与转运相关基因表达。相反,ETH 信号增强通常抑制木栓质沉积,导致屏障强度下降。除 ABA 与 ETH 外,生长素(auxin)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)等亦参与屏障发育调节^[60]。此外,已有研究^[61]表明,细胞分裂素(cytokinins, CKs)可能通过影响内皮层细胞命运分化及通道细胞的形成,参与木栓质沉积空间格局的建立,并可随养分状态变化调节通道细胞数量,从而影响根系对特定矿质元素的吸收;另一方面,油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)则可能通过调控 SHR 介导的根部木质化程序,影响凯氏带及相关木质化结构形成的时空起始位置,提示其在屏障发育中亦具有潜在调节作用^[62]。多种激素信号最终汇聚于 MYB36 等关键转录调控节点,并与 Schengen 监测途径协同,精细调控木质素与木栓质沉积的时空模式,从而实现对根系水分与矿质运输通量的动态控制。这种由激素网络驱动的可塑性调节,构成了内皮层扩散屏障适应多变环

境的核心分子基础。

2.3 在根系微生物互作中的双向调控作用

内皮层扩散屏障是调控根际化学微环境、塑造微生物群落的关键界面。它并非静态的物理阻隔,而是动态防御与信号整合的中心,其功能状态直接影响微生物的定殖与互作。

屏障的首要功能是作为抵御病原体入侵的防线。研究^[63]表明,病原菌(如 *Verticillium longisporum*)能主动抑制凯氏带与木栓质合成相关基因的表达,以削弱屏障并入侵维管组织。反之,植物可通过激素信号(如 ABA)增强木栓质沉积,有效抑制病原菌定殖,表明屏障是一种可主动调控的动态防御性状^[64]。除抵御特定病原体外,屏障还广泛调控微生物组的整体组装。凯氏带功能缺陷的拟南芥突变体(如 *myb36*、*sgn3*)根系微生物群落显著改变,对有益菌(如 *Pseudomonas simiae* WCS417)的富集能力增强。其内在机制在于凯氏带的完整性控制着根系分泌物扩散与维管物质(如谷氨酰胺)泄漏^[65]。当凯氏带出现“缺口”时,泄漏的特定氨基酸作为化学信号,引导微生物在根系表面形成空间有序的“聚居区”,这构成了宿主基因型塑造微生物组结构的解剖学基础。

根系与微生物的互作是一种双向的动态对话。一方面,有益微生物的定殖可特异性诱导内皮层木栓质合成基因上调,促进屏障加固,这可能是增强基础抗性的互利机制。另一方面,复杂的微生物群落亦可整体性调控屏障发育。研究^[66]表明,由多种细菌组成的合成群落能够下调拟南芥根系的整体木栓化水平,该变化可能与微生物群落调控宿主对 ABA 等内源激素的敏感性相关,从而有助于植物适应营养胁迫。这表明,根系微生物组可能作为环境的“生物传感器”,参与宿主对胁迫的综合评估,并动态调节屏障的“严密程度”,以实现共生体的适应性最优化。尤为重要的是,近期研究^[67]已将屏障功能拓展至共生互作领域。在百脉根(*Lotus japonicus*)中,根内皮层凯氏带是启动根瘤发育及系统性结瘤自调节信号网络所必需的结构。成熟根瘤内部的维管束同样被特化的内皮层细胞及其凯氏带包围。该屏障通过精确调控根瘤内部的离子稳态、养分分布与氧气扩散,为氧敏感的固氮酶创造了必需的微环境。这一发现揭示了扩散屏障在协调有益共生、实现“微区室化”调控方面的全新关键作用,将研究前沿推进至

共生生物学领域。

3 内皮层扩散屏障的演化与功能多样化

从系统发育学视角来看,根系内皮层中典型的木栓质片层结构并非所有陆生植物的共有特征,而是伴随种子植物起源演化出的关键适应性结构^[68]。解剖学与分子证据表明,具有清晰层状交替沉积超微结构的木栓质片层仅稳定存在于种子植物谱系中,其形成依赖于关键基因家族(如 *GPATs*、*CYP86s*、*ABCGs*、*GELPs*) 在种子植物共同祖先节点上的显著扩张与功能分化。这一进化时间点(约石炭纪晚期至二叠纪)恰逢全球气候转向干旱,因此木栓质片层被认为是种子植物增强根系保水能力、成功适应并主导此后干旱环境的关键适应性性状,其抗旱核心作用已得到现代遗传学证据的直接支持^[69]。

相比之下,凯氏带的系统发育起源更为古老,凸显了其在陆生植物演化过程中作为基础适应性结构的核心地位。解剖学证据表明,类似凯氏带的木质化带状结构在蕨类与被子植物根中均已存在,暗示其可能早在约4亿年前的维管植物共同祖先中就已出现^[70]。其形成所需的核心分子元件(如主调控转录因子 *MYB36* 及其同源蛋白、CSD 膜域“脚手架”蛋白 *CASPs* 家族)在不同植物谱系间展现出高度的保守性^[71]。这种跨越巨大进化距离的功能保守性强烈表明,凯氏带所实现的“质外体封闭”功能,是解决陆生植物根系吸收与选择性屏障这一根本矛盾的极其成功且不可替代的基础方案,其核心遗传模块在漫长进化过程中被严格保留并精细调控。

凯氏带和木栓质片层所代表的屏障发育策略在植物界具有普遍性与多样性,能够根据不同组织或器官的特定生理需求,形成结构各异的质外体封闭结构。例如,禾本科植物维管束鞘细胞的木栓化屏障是 *C4* 光合作用碳浓缩机制的解剖学基础;黄瓜 (*Cucumis sativus*) 腺毛基部的“颈带”结构对物质的局部积累与分区化至关重要;花药发育中的周绒毡层带则对花粉正常发育起关键作用^[72]。这些实例共同揭示了一个深刻的生物学规律:通过调控疏水聚合物(主要是木质素和木栓质)在特定细胞壁区域的精准沉积以形成功能性扩散屏障,是植物应对水分养分管理、代谢区室化乃至极端生存环境等各类生理挑战的一种高度灵

活且可进化的细胞学核心策略。从古老的根内皮层到特化的分泌与生殖结构,该策略的反复应用与创新,构成了植物形态与功能多样性的重要基础。

4 其他植物器官与组织中的内皮层相关屏障

在更广泛的陆生植物类群及不同器官中,亦存在形态与功能相似的屏障结构,这为理解内皮层扩散屏障的演化历程与功能普适性提供了重要视角。例如,在早期分化的维管植物类群如木贼 (*Equisetum hyemale*) 中^[73],其根与茎的内皮层细胞壁上均发育有凯氏带或类凯氏带结构。这些结构同样以木质素的带状沉积为特征,发挥着调控水分与溶质运输的关键屏障作用。该发现表明,内皮层屏障的形成机制在维管植物演化早期即已出现,并可能作为一种基础适应策略被不同器官所采用。在裸子植物中,内皮层屏障的分布与形态呈现出进一步的多样性。例如,在许多松柏类植物,如云杉 (*Picea asperata*)、部分松属 (*Pinus*) 的针叶中,其维管束鞘细胞(功能上类似于内皮层)的细胞壁上常发育有显著的凯氏带结构。此类叶内凯氏带被认为在针叶适应干旱、低温等胁迫环境中发挥重要作用,通过精确调控维管束与叶肉组织之间的物质交换,有助于维持水分利用效率并限制有害物质的扩散^[74]。上述跨类群、跨器官的观察表明,以内皮层细胞壁特化(以凯氏带为核心)为基础的扩散屏障,是陆生植物在适应陆生环境过程中演化形成的一项关键适应性结构。因此,对根系内皮层扩散屏障的深入研究,不仅有助于阐明根系生理的核心机制,也为理解植物整体屏障系统的形成机制与演化规律提供了关键思路。

5 研究展望与未来方向

植物根系扩散屏障的分子机制与功能研究虽已取得显著进展,但其深层次运作原理、生态互作及应用转化仍有待全面揭示。未来研究需在微观机制与宏观应用层面协同推进。

在微观机制层面,研究重点在于解析屏障发育形成的核心分子事件。这包括:利用 TurboID 邻近标记^[75]与 AlphaFold 蛋白质结构预测^[76]等新兴技术,阐明凯氏带膜域中 *CASP* 与细胞壁蛋白复合体的精确组装机制;通过多基因敲除系统与活细

胞示踪技术,厘清木质素单体跨膜运输(如 ABCG 转运蛋白与囊泡途径)的具体贡献及其调控机制。此外,单细胞多组学与活体成像技术的整合,为系统揭示内皮层细胞如何整合多重信号(激素、养分、微生物及温度等环境因子)并动态调控屏障沉积的转录与空间模式提供了可能。特别是在全球气候变化背景下,土壤温度升高可能通过影响膜脂状态、酶活性、细胞壁聚合过程及激素信号转导,进一步改变凯氏带与木栓质片层的沉积节律、结构连续性与功能稳定性。因此,未来有必要将温度因子纳入根系屏障研究框架,重点关注长期增温条件下屏障形成时序、可塑性调节及其与水分、离子运输效率之间的关系。这些研究旨在从原子、细胞到组织尺度,完整揭示屏障可塑性的分子逻辑。

在宏观应用与生态层面,未来研究方向聚焦于知识向农业实践的转化及其在根际互作中的网络化功能。亟需在主要农作物与木本植物中验证模式植物的研究发现,挖掘关键性状的遗传变异,并利用基因编辑与表型组学平台,定向培育具有优化屏障特性的抗逆高效新品种。同时,必须将根系屏障置于“土壤-植物-微生物”互作网络中加以考察,解析其如何通过改变根际化学环境塑造微生物组,以及微生物群落如何反馈调控屏障发育与植物抗性。尤其需要关注全球变暖背景下土壤增温对根系屏障稳定性、养分吸收效率及逆境适应能力的潜在影响,因为屏障结构一旦发生时序性的提前、延迟或完整性受损,均可能影响植物对干旱、盐分及矿质胁迫的响应能力,并进一步影响农业生产的稳定性。通过整合宏基因组学、代谢组学、环境因子监测与田间表型分析等技术,构建“屏障性状-微生物功能-环境变化-植物适应性”的因果网络,方能深化对植物适应复杂环境的系统理解,并为气候变化背景下的可持续农业提供创新思路。

参 考 文 献

- [1] Ramakrishna P, Barberon M. Polarized transport across root epithelia[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, 52:23-29.
- [2] Barberon M, Vermeer J E M, De Bellis D, *et al.* Adaptation of root function by nutrient-induced plasticity of endodermal differentiation[J]. *Cell*, 2016, 164(3):447-459.
- [3] Barberon M. The endodermis as a checkpoint for nutrients[J]. *New Phytologist*, 2017, 213(4):1604-1610.
- [4] Barberon M, Geldner N. Radial transport of nutrients: the plant root as a polarized epithelium[J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(2):528-537.
- [5] Barbosa I C R, Rojas-Murcia N, Geldner N. The Casparian strip: one ring to bring cell biology to lignification? [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2019, 56:121-129.
- [6] Holbein J, Franke R B, Marhavý P, *et al.* Root endodermal barrier system contributes to defence against plant-parasitic cyst and root-knot nematodes[J]. *The Plant Journal*, 2019, 100(2):221-236.
- [7] Hose E, Clarkson D T, Steudle E, *et al.* The exodermis: a variable apoplastic barrier [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(365):2245-2264.
- [8] Doblus V G, Geldner N, Barberon M. The endodermis, a tightly controlled barrier for nutrients[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 39:136-143.
- [9] Caspary M R. Remarks on the protective sheath and on the formation of the stem of the root[J]. *Annals and Magazine of Natural History*, 1865, 16(95):382-383.
- [10] Schreiber L, Breiner H W, Riederer M, *et al.* The Casparian strip of *Clivia miniata* Reg. roots: isolation, fine structure and chemical nature[J]. *Botanica Acta*, 1994, 107(5):353-361.
- [11] 崔亚宁, 满奕, 宋程威, 等. 植物凯氏带化学成分、生理功能及相关调控机制的研究进展[J]. *中国科学:生命科学*, 2020(2):102-110.
Cui Yaning, Man Yi, Song Chengwei, *et al.* Chemical components, physiological functions and regulation mechanism of plant Casparian strips[J]. *Scientia Sinica: Vitae*, 2020(2):102-110.
- [12] Naseer S, Lee Y, Lapierre C, *et al.* Casparian strip diffusion barrier in *Arabidopsis* is made of a lignin polymer without suberin[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(25):10101-10106.
- [13] Kamiya T, Borghi M, Wang P, *et al.* The MYB36 transcription factor orchestrates Casparian strip formation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(33):10533-10538.
- [14] Fujita S, De Bellis D, Edel K H, *et al.* SCHENGEN receptor module drives localized ROS production and lignification in plant roots[J]. *The EMBO Journal*, 2020, 39(9):EMBJ2019103894.
- [15] Liberman L M, Sparks E E, Moreno-Risueno M A, *et al.* MYB36 regulates the transition from proliferation to differentiation in the *Arabidopsis* root[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of*

- America, 2015, 112(39):12099-12104.
- [16] Rojas-Murcia N, Hématy K, Lee Y, *et al.* High-order mutants reveal an essential requirement for peroxidases but not laccases in Casparian strip lignification[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(46):29166-29177.
- [17] Doblas V G, Smakowska-Luzan E, Fujita S, *et al.* Root diffusion barrier control by a vasculature-derived peptide binding to the SGN3 receptor[J]. Science, 2017, 355(6322):280-284.
- [18] Nakayama T, Shinohara H, Tanaka M, *et al.* A peptide hormone required for Casparian strip diffusion barrier formation in *Arabidopsis* roots[J]. Science, 2017, 355(6322):284-286.
- [19] Ma Y, Flueckiger I, Nicolet J, *et al.* Comparisons of two receptor-MAPK pathways in a single cell-type reveal mechanisms of signalling specificity[J]. Nature Plants, 2024, 10(9):1343-1362.
- [20] Shen D F, Wippel K, Rimmel S, *et al.* The *Arabidopsis* SGN3/GSO1 receptor kinase integrates soil nitrogen status into shoot development[J]. The EMBO Journal, 2024, 43(12):2486-2505.
- [21] Alassimone J, Naseer S, Geldner N, *et al.* A developmental framework for endodermal differentiation and polarity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(11):5214-5219.
- [22] Barbosa I C R, De Bellis D, Flückiger I, *et al.* Directed growth and fusion of membrane-wall microdomains requires CASP-mediated inhibition and displacement of secretory foci[J]. Nature Communications, 2023, 14:1626.
- [23] Song T, Tian Y Q, Liu C B, *et al.* A new family of proteins is required for tethering of Casparian strip membrane domain and nutrient homeostasis in rice[J]. Nature Plants, 2023, 9(10):1749-1759.
- [24] Gao Y Q, Huang J Q, Reyt G, *et al.* A dirigent protein complex directs lignin polymerization and assembly of the root diffusion barrier[J]. Science, 2023, 382(6669):464-471.
- [25] Zhang B L, Sun X Q, Meng C M, *et al.* The GAPLESS-OsCASP complex mediates Casparian strip formation for proper localization and abundance of endodermal proteins in rice[J]. Science Advances, 2026, 12(13):eab7840.
- [26] Li P X, Yang M N, Chang J, *et al.* Spatial expression and functional analysis of Casparian strip regulatory genes in endodermis reveals the conserved mechanism in tomato[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9:832.
- [27] Wang Z G, Yamaji N, Huang S, *et al.* OsCASP1 is required for Casparian strip formation at endodermal cells of rice roots for selective uptake of mineral elements[J]. The Plant Cell, 2019, 31(11):2636-2648.
- [28] Xue B P, Duan W, Gong L P, *et al.* The OsDIR55 gene increases salt tolerance by altering the root diffusion barrier[J]. The Plant Journal, 2024, 118(5):1550-1568.
- [29] Wang Y Y, Cao Y B, Liang X Y, *et al.* A dirigent family protein confers variation of Casparian strip thickness and salt tolerance in maize[J]. Nature Communications, 2022, 13:2222.
- [30] Chen A L, Liu T, Wang Z, *et al.* Plant root suberin: a layer of defence against biotic and abiotic stresses[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:1056008.
- [31] Wang C H, Wang H, Li P X, *et al.* Developmental programs interact with abscisic acid to coordinate root suberization in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2020, 104(1):241-251.
- [32] Holbein J, Shen D F, Andersen T G. The endodermal passage cell: just another brick in the wall?[J]. New Phytologist, 2021, 230(4):1321-1328.
- [33] Serra O, Geldner N. The making of suberin[J]. New Phytologist, 2022, 235(3):848-866.
- [34] Gully K, Berhin A, De Bellis D, *et al.* The *GPAT4/6/8* clade functions in *Arabidopsis* root suberization nonredundantly with the *GPAT5/7* clade required for suberin lamellae[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2024, 121(21):e2314570121.
- [35] De Bellis D, Kalmbach L, Marhavy P, *et al.* Extracellular vesiculo-tubular structures associated with suberin deposition in plant cell walls[J]. Nature Communications, 2022, 13:1489.
- [36] Ursache R, De Jesus Vieira Teixeira C, Déneraud Tendon V, *et al.* GDSL-domain proteins have key roles in suberin polymerization and degradation[J]. Nature Plants, 2021, 7(3):353-364.
- [37] Kosma D K, Murmu J, Razeq F M, *et al.* AtMYB41 activates ectopic suberin synthesis and assembly in multiple plant species and cell types[J]. The Plant Journal, 2014, 80(2):216-229.
- [38] Xu H M, Liu P, Wang C H, *et al.* Transcriptional networks regulating suberin and lignin in endodermis link development and ABA response[J]. Plant Physiology, 2022, 190(2):1165-1181.
- [39] Cohen H, Fedyuk V, Wang C H, *et al.* SUBERMAN regulates developmental suberization of the *Arabidopsis* root

- endodermis[J].The Plant Journal,2020,102(3):431-447.
- [40] Mahmood K,Zeisler-Diehl V V,Schreiber L, *et al.*Over-expression of ANAC046 promotes suberin biosynthesis in roots of *Arabidopsis thaliana*[J].International Journal of Molecular Sciences,2019,20(24):6117.
- [41] Krishnamurthy P,Vishal B,Ho W J, *et al.*Regulation of a cytochrome P450 gene *CYP94B1* by WRKY33 transcription factor controls apoplastic barrier formation in roots to confer salt tolerance[J].Plant Physiology,2020,184(4):2199-2215.
- [42] Kraska L,Melia J M,Nakano R T, *et al.*MYB68 regulates radial endodermal differentiation and suberin patterning[J].Cell Reports,2025,44(6):115794.
- [43] Molina D,Horvath S,Zhang X D, *et al.*Members of the MYB68 subclade orchestrate cork differentiation by regulating stem cell proliferation and suberin deposition[J].Cell Reports,2025,44(8):116048.
- [44] Helariutta Y,Fukaki H,Wysocka-Diller J, *et al.*The SHORT-ROOT gene controls radial patterning of the *Arabidopsis* root through radial signaling[J].Cell,2000,101(5):555-567.
- [45] Di Laurenzio L,Wysocka-Diller J,Malamy J E, *et al.*The *SCARECROW* gene regulates an asymmetric cell division that is essential for generating the radial organization of the *Arabidopsis* root [J].Cell,1996,86(3):423-433.
- [46] Alassimone J,Fujita S,Doblas V G, *et al.*Polarly localized kinase SGN1 is required for Casparian strip integrity and positioning[J].Nature Plants,2016,2:16113.
- [47] Yadav V,Molina I,Ranathunge K, *et al.*ABCG transporters are required for suberin and pollen wall extracellular barriers in *Arabidopsis*[J].The Plant Cell,2014,26(9):3569-3588.
- [48] Beisson F,Li Y H,Bonaventure G, *et al.*The acyltransferase GPAT5 is required for the synthesis of suberin in seed coat and root of *Aribidopsis* [J].The Plant Cell,2007,19(1):351-368.
- [49] Compagnon V,Diehl P,Benveniste I, *et al.*CYP86B1 is required for very long chain omega-hydroxyacid and alpha,omega-dicarboxylic acid synthesis in root and seed suberin polyester[J].Plant Physiology,2009,150(4):1831-1843.
- [50] Chen X X,Liu K,Luo T T, *et al.*Four MYB transcription factors regulate suberization and nonlocalized lignification at the root endodermis in rice[J].The Plant Cell,2024,37(1):koae278.
- [51] Wang Z G,Zhang B L,Chen Z W, *et al.*Three OsMYB36 members redundantly regulate Casparian strip formation at the root endodermis[J].The Plant Cell,2022,34(8):2948-2968.
- [52] Zhang B L,Xin B N,Sun X Q, *et al.*Small peptide signaling via OsCIF1/2 mediates Casparian strip formation at the root endodermal and nonendodermal cell layers in rice[J].The Plant Cell,2024,36(2):383-403.
- [53] Kim Y,Kim B,Kang J K, *et al.*ONAC005 enhances salt stress tolerance by promoting suberin deposition in root endodermis [J].The Plant Journal,2025,123(5):e70469.
- [54] Liu L L,Wei X C,Yang Z, *et al.*SbCASP-LP1C1 improves salt exclusion by enhancing the root apoplastic barrier [J].Plant Molecular Biology,2023,111(1):73-88.
- [55] 徐黎,胡海琳,王晨璨,等.植物根内皮层的发育与功能研究进展[J].科学通报,2023,68(8):901-914.
- Xu Li,Hu Hailin,Wang Chencan, *et al.*Advances in the development and function of plant root endodermis [J].Chinese Science Bulletin,2023,68(8):901-914.
- [56] Gao Y Q,Su Y,Chao D Y.Exploring the function of plant root diffusion barriers in sealing and shielding for environmental adaptation [J].Nature Plants,2024,10(12):1865-1874.
- [57] Karahara I,Ikeda A,Kondo T, *et al.*Development of the Casparian strip in primary roots of maize under salt stress[J].Planta,2004,219(1):41-47.
- [58] Yang H,Yu H Y,Wang S W, *et al.*Root radial apoplastic transport contributes to shoot cadmium accumulation in a high cadmium-accumulating rice line [J].Journal of Hazardous Materials,2023,460:132276.
- [59] Chao Z F,Chao D Y.Barriers and carriers for transition metal homeostasis in plants [J].Plant Communications,2025,6(2):101235.
- [60] 张思懿,崔博文,王佳玲,等.非生物胁迫下植物根系的生理与分子响应研究进展[J].浙江农业学报,2024,36(10):2391-2401.
- Zhang Siyi,Cui Bowen,Wang Jialing, *et al.*Research progress on physiological and molecular responses of plant roots under abiotic stress [J].Acta Agriculturae Zhejiangensis,2024,36(10):2391-2401.
- [61] Andersen T G,Naseer S,Ursache R, *et al.*Diffusible repression of cytokinin signalling produces endodermal symmetry and passage cells[J].Nature,2018,555(7697):529-533.
- [62] Li M,Li P X,Wang C H, *et al.*Brassinosteroid signaling restricts root lignification by antagonizing SHORT-ROOT function in *Arabidopsis* [J].Plant Physiology,2022,190(2):1182-1198.

- [63] Fröschel C, Komorek J, Attard A, *et al.* Plant roots employ cell-layer-specific programs to respond to pathogenic and beneficial microbes [J]. *Cell Host & Microbe*, 2021, 29(2):299-310.e7.
- [64] Dörfors F, Ilbäck J, Bejai S, *et al.* Nitrate transporter protein NPF5.12 and major latex-like protein MLP6 are important defense factors against *Verticillium longisporum* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(13):4148-4164.
- [65] Tsai H H, Tang Y J, Jiang L M, *et al.* Localized glutamine leakage drives the spatial structure of root microbial colonization [J]. *Science*, 2025, 390(6768):eadu4235.
- [66] Salas-González I, Reyt G, Flis P, *et al.* Coordination between microbiota and root endodermis supports plant mineral nutrient homeostasis [J]. *Science*, 2021, 371(6525):eabd0695.
- [67] Shen D F, Micic N, Venado R E, *et al.* Apoplastic barriers are essential for nodule formation and nitrogen fixation in *Lotus japonicus* [J]. *Science*, 2025, 387(6740):1281-1286.
- [68] Niklas K J, Cobb E D, Matas A J. The evolution of hydrophobic cell wall biopolymers: from algae to angiosperms [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(19):5261-5269.
- [69] Su Y, Feng T, Liu C B, *et al.* The evolutionary innovation of root suberin lamellae contributed to the rise of seed plants [J]. *Nature Plants*, 2023, 9(12):1968-1977.
- [70] Renault H, Alber A, Horst N A, *et al.* A phenol-enriched cuticle is ancestral to lignin evolution in land plants [J]. *Nature Communications*, 2017, 8:14713.
- [71] Aragón-Raygoza A, Vasco A, Blilou I, *et al.* Development and cell cycle activity of the root apical meristem in the fern *Ceratopteris richardii* [J]. *Genes*, 2020, 11(12):1455.
- [72] Danila F R, Thakur V, Chatterjee J, *et al.* Bundle sheath suberisation is required for C4 photosynthesis in a *Setaria viridis* mutant [J]. *Communications Biology*, 2021, 4:254.
- [73] 张倩倩, 林晓艳, 顾钰峰, 等. 木贼类营养器官凯氏带类型的新观察 [J]. *西北植物学报*, 2021, 41(7):1158-1164.
- Zhang Qianqian, Lin Xiaoyan, Gu Yufeng, *et al.* New observations on the types of Casparin strip in the vegetative organs of horsetails [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(7):1158-1164.
- [74] 赵丽, 包秀兰, 王福德, 等. 15种云杉针叶解剖结构与其抗旱性研究 [J]. *西北林学院学报*, 2025, 40(3):119-127.
- Zhao Li, Bao Xiulan, Wang Fude, *et al.* Needle anatomical structure and drought resistance of 15 spruce species [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2025, 40(3):119-127.
- [75] Kim H B, Kim K E. Precision proteomics with TurboID: mapping the suborganelle landscape [J]. *The Korean Journal of Physiology & Pharmacology*, 2024, 28(6):495-501.
- [76] 郭贝一, 郭晓强. AlphaFold和蛋白质结构预测 [J]. *科学*, 2024, 76(5):39-44.
- Guo Beiyi, Guo Xiaoqiang. Alphafold and protein structure prediction [J]. *Science*, 2024, 76(5):39-44.