



木栓质的结构组分、生物合成及其功能的研究进展

张妍^{1,2,3}, 葛颜锐^{1,2,3}, 赵冉^{1,2,3}, 胡云涛^{1,2,3}, 陈羽^{1,2,3}, 郭亚玉^{1,2,3}, 林金星^{1,2,3}, 李瑞丽^{1,2,3*}

1. 北京林业大学生物科学与技术学院, 林木育种国家工程实验室, 北京 100083;

2. 北京林业大学生物科学与技术学院, 林木、花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京 100083;

3. 北京林业大学生物科学与技术学院, 树木花卉育种生物工程国家林业和草原局重点实验室, 北京 100083

* 联系人, E-mail: liruli@bjfu.edu.cn

2021-11-15 收稿, 2022-01-21 修回, 2022-01-21 接受, 2022-01-24 网络版发表

中央高校基本科研业务费专项(2021ZY57)、国家自然科学基金(31970182, 31670182, 31761133009)、北京林业大学“大学生创新创业训练计划”(202110022019, 202110022069)和国家重点研发计划(2016YFD0600102)资助

摘要 木栓质是一种主要由含氧脂肪酸和芳香族化合物组成的疏水性生物聚合物。木栓质聚合物的合成起始于多种C16~C24链长度的脂肪酸, 通过脂肪酸伸长和氧化还原过程, 形成木栓质单体, 经过内质网和质膜的运输, 在细胞壁内侧沉积形成木栓层。木栓质主要沉积在根部的内皮层和周皮内, 通过形成重要的机械屏障, 控制根部水分和营养物质的运输, 防止病原体的入侵和有毒气体的扩散等。木栓质的沉积可以帮助植物抵御各种胁迫, 提高根系的保水能力, 对植物适应复杂多样的外界环境从而保证其正常的生长发育等具有重要作用。本文系统综述了木栓质的沉积定位、化学成分分析与检测、生物合成及其调控的相关动态, 重点总结了木栓质的生物功能, 可为木栓质的深层次研究和开发应用提供重要的理论基础。

关键词 木栓质, 化学成分, 合成途径, 代谢调控

在长期的进化过程中, 植物会不断调节生理代谢来应对复杂多样的外界环境, 同时也从结构方面去适应。陆生植物的生存就取决于它们控制水分和溶质的运输、抵御极端气候变化、防止病原体侵袭以及从机械破坏中恢复的能力。木栓质是一种亲脂性的生物大分子, 对植物抵御这些外界压力和胁迫至关重要。木栓质作为一种细胞壁特异性的杂聚物, 沉积于特定的植物外部和内部组织, 包括树皮和块茎周皮、根外皮层和内皮层、种皮和单子叶植物的维管束鞘细胞等^[1]。它不仅控制水分和溶质的运输、抵御病原体的入侵, 而且对植物响应非生物胁迫不可或缺^[2]。近几年来, 对木栓质的关注和研讨越来越多, 深入研究植物的木栓化过程及其调控机理有助于更好地了解植物的抗逆机制并提高其抗逆性, 为未来开发农业优势作物奠定

良好的基础。

1 木栓质的沉积及组织化学结构

1.1 木栓质的沉积与作用

木栓质是一种疏水性的生物聚合物, 在植物组织的地上和地下部分均有分布^[1]。在植物组织不同的生长阶段, 木栓质的沉积部位具有一定差异性。在根部内皮层的初生生长阶段, 木栓层主要在内皮层积累; 而在成熟组织的次生生长中, 木栓质主要沉积在根茎交界处的周皮, 包括创伤周皮和其他边缘组织等^[3]。此外, 在种皮和维管束鞘细胞等不同的植物组织中也发现了木栓质的存在^[3]。在不同条件下, 木栓质的生物合成、调控和相关的可塑性决定了木栓质的质量和数量特性

引用格式: 张妍, 葛颜锐, 赵冉, 等. 木栓质的结构组分、生物合成及其功能的研究进展. 科学通报, 2022, 67: 822–833

Zhang Y, Ge Y R, Zhao R, et al. Progress on the structural components, biosynthesis and functions of suberin (in Chinese). Chin Sci Bull, 2022, 67: 822–833, doi: [10.1360/TB-2021-1189](https://doi.org/10.1360/TB-2021-1189)

及其对植物地上和地下组织生理和结构特性的影响^[4]。根据植物和组织类型的不同,木栓质含量也有所不同^[5]。例如,栓皮栎(*Quercus suber*)树皮的木栓质含量约为干重的30%~50%,而胡萝卜(*Daucus carota* var. *sativa* Hoffm.)、甜菜(*Beta vulgaris* L.)和马铃薯(*Solanum tuberosum*)皮的木栓质含量可达20%~50%^[6]。同时,比较不同的木质纤维素生物质类型,发现木栓质含量范围很大,其占干重的百分比低至8%,高达60%^[7,8]。除了在正常发育过程中沉积外,木栓质的生物合成也可能在受伤、病原体侵袭以及低温、水淹胁迫等环境压力下被激发^[5]。

木栓质的主要功能是为植物细胞提供保护屏障,且细胞壁特异性的木栓质是土壤中的标志性成分之一,可用于评估植物对长久以来存在于土壤中的土壤有机质(soil organic matter, SOM)和碳(C)的潜在贡献^[3]。同时,木栓质在植物抵御生物胁迫方面也具有重要作用,例如微生物病原体的攻击^[4]。最近一项研究显示,根内皮层质外体屏障(木栓质)和微生物群存在相互作用,表明了根微生物群如何影响木栓质沉积,同时木栓质作为扩散屏障的功能作用又反过来决定了微生物群的组成^[9]。因此,木栓质在根中的产生和沉积对植物生理、生长、与微生物的相互作用和胁迫适应有显著性影响;对根系有机物质周转、土壤化学成分、水分和其他与微生物群落动态相关的因素等具有潜在影响^[3]。

1.2 木栓质的化学组成与结构

木栓质是一种非线性、不规则的聚酰基甘油大分子,主要由脂肪族、酚类化合物和甘油构成^[10]。之前Kolattukudy^[5]提出过木栓质是由一个交联的芳香亚结构域通过酯键与长链二酸和羟基酸共价连接。后来研究人员利用核磁共振(nuclear magnetic resonance,

NMR)数据结合显微镜方法和质谱法分析技术,发现了单酰甘油、二酰甘油和三酰甘油单元,这些结果表明甘油单体也是木栓质的主要成分之一,并进一步说明了木栓质所包含的特定脂质和酚质^[11~13]。其中,脂肪族部分主要包括 ω -羟基酸、 α,ω -二元酸、脂肪酸以及伯醇等^[5]。酚类组分主要有阿魏酸、香豆酸和单木质醇等^[5]。

同时,研究发现基于不同组织和植物物种之间,木栓质单体的类型存在相当大的差异^[14]。例如,拟南芥根中的木栓质主要为C16、C18:1和C22的单体^[11],而其种皮中主要的链长是C22和C24^[13]。组成木栓质的单体成分大部分是相同的,但不同物种其碳链长度和碳链修饰的不同导致木栓质的成分仍存在一定差异^[15]。模式植物辛柏树(*Cupressus funebris* Endl.)皮中木栓质主要由链内环氧化物和邻二醇组成,而马铃薯块茎周皮和拟南芥的根中木栓质主要由单不饱和脂肪酸、 ω -羟基脂肪酸和 α,ω -二元酸组成^[16]。此外,为了研究木栓质聚合物单体间的连接方式,可用Ca(OH)₂-甲醇分解法水解部分木栓质,并通过点喷射电离串联质谱的方法来鉴定水解的木栓质成分^[17]。利用Ca(OH)₂-甲醇分解法对木栓质进行部分水解后,鉴定出的结构包括与 ω -羟基酸连接的甘油二聚体、与 α,ω -二羧酸连接的甘油、与 ω -羟基酸连接的阿魏酰酯以及连接2个 α,ω -二元酸的甘油酯和 ω -羟基脂肪酸-阿魏酰甘油酯,呈现出木栓质中甘油-酰基-阿魏酸的连接方式^[18]。但这种方法可能会引起结构的变化,导致不能准确反映木栓质的特定成分。目前,通过各种显微技术,包括质谱法、NMR和其他光谱分析方法,能够检测生物组织中木栓质成分的结构和组成^[3]。表1总结了不同植物物种或组织中木栓质组成差异比较及其对应的检测方法。

表1 不同植物中木栓质组成差异比较

Table 1 Comparison of suberin composition in different plants

物种	组织	木栓质组成	方法	文献
西红柿, 油桃, 苹果	表皮	C16~C22脂肪酸、 α,ω -二元酸、 ω -羟基酸、脂肪醇、环氧取代酸	MALDI-MS	[19]
栓皮栎	软木(树皮)	C22~C28 脂肪醇、C14~C26 脂肪酸、C7~C26 α,ω -二元酸、环氧酸、酚类、甘油	GC/MS, NMR	[20~22]
桦木	树皮	C16~C22 羟基脂肪酸、 α,ω -二元酸, 阿魏酸	GC/MS, NMR	[23]
根类蔬菜 (甜菜, 胡萝卜, 红薯等)	表皮	C14~C32脂肪酸、C15~C24 α,ω -二元酸、C16~C28 ω -羟基酸、C18~C30脂肪醇	GC/MS	[24]
云杉, 软木	树皮	C14~C26 脂肪酸、 α,ω -二元酸、羟基酸、脂肪醇、阿魏酸	GC/MS	[25]

1.3 木栓质成分检测与观察

木栓质是复杂的大分子,在植物中起着保护作用.为了解木栓质作为质外体屏障在多方面的特性,分析木栓质的组成尤为重要.由于其异质性、不规则性和多样性,从植物组织中分离和鉴定木栓质仍然是研究应用中的一个挑战.此外,木栓质及其衍生部分的性质使得详细的表征变得繁琐和费力,通常需要许多步骤,如色谱分离和复杂的检测技术,因此难以实现高通量和准确的分析.当前,一般利用各种显微镜技术、质谱(mass spectrometry, MS)、NMR和其他光谱表征方法来研究生物组织中木栓质的结构和组成^[3].

基于大量的光谱和显微观察,有研究提出了植物细胞中存在木栓质上层结构和高级结构域的假说.首先,利用透射电子显微镜(transmission electron microscopy, TEM)观察木栓化的植物细胞壁,图像显示其是具有重复暗带和亮带的多层片状结构,其中包含30~60个重复木栓层^[26].随后通过TEM和扫描电子显微镜(scanning electron microscopy, SEM)对从水中析出分离的木栓质进行分析,结果显示,木栓质呈细长的多边形结构,总长度为100~175 μm ^[20].此外,染色方法也常用于指示木栓质中存在的脂肪族和芳香族成分和结构域^[8].Lux等人^[27]介绍了一种利用徒手切片和全包埋样品观察拟南芥根内皮层中木栓质的染色方法.作者阐述了对不同植物类型中各种组织的染色程序的优化方法,并利用小檗碱和荧光黄对木栓质层进行观察,包括使用苯胺蓝、甲苯胺蓝等后染色程序,更好地指示外皮层、表皮和内皮层细胞^[27].

另外,有研究表明,木栓质和木质素是凯氏带的组成成分^[28-30].随着生物技术的发展,研究者们利用各种不同方法对凯氏带化学成分进行分析.如Robards等人^[31]利用酶解技术分离出内皮层细胞中的木栓质;Schreiber等人^[32]利用傅里叶变换红外光谱技术(Fourier transform infrared, FTIR)对君子兰(*Clivia miniata*)的凯氏带进行成分分析,发现其主要含有木质素,同时还发现豌豆(*Pisum sativum*)的凯氏带中木质素和木栓质含量旗鼓相当.另外,受激拉曼散射光谱技术(stimulated raman scattering, SRS)在检测分析凯氏带成分方面也具有重要作用.Man等人^[33]对玉米的凯氏带成分进行分析,研究表明,木质素和木栓质均存在于玉米根部凯氏带中,而且这两种成分基本同时发育沉积.同时,Song等人^[34]在杉木中也发现了类似的结果.这些都为今后

进一步研究木栓质和凯氏带的组成和结构功能奠定了良好的基础.

2 木栓质的生物合成

2.1 木栓质单体合成

虽然在各类植物中,对木栓质的单体组成的研究已有几十年,但是目前关于木栓质的生物合成的许多过程,如生物合成反应的顺序、单体的运输机制和聚合等仍不是很清楚,因为参与木栓质单体生物合成的酶可能与膜相关或是酶复合物的一部分.目前的研究表明,参与木栓质生物合成的酶主要包括3-磷酸甘油酰基转移酶(glycerol-3-phosphate acyltransferase, GPAT)家族、细胞色素P450单加氧酶(cytochrome P450 monooxygenase, CYP)家族、脂肪酰基还原酶(fatty acyl reductase, FAR)、羟基肉桂辅酶A转移酶(aliphatic suberin feruloyl transferase, ASFT)以及 β -酮脂酰-辅酶A合成酶(β -ketoacyl CoA synthase, KCS)等^[35].

通过在伤口愈合中的马铃薯片中掺入放射性标记的油酸或乙酸,研究脂肪酸 ω -羟基化和 ω -羟基酸氧化,初步确定了木栓质单体的合成起始于脂肪酸合成酶多酶复合物驱动的饱和C16和C18脂肪酸的质体合成^[36].木栓质脂肪族单体主要由16:0和18:1脂肪酰-CoA衍生而来,途径中涉及的反应主要包括脂肪酸的 ω -羟基化以及后续氧化为 α,ω -二元酸、脂肪酸活化后为脂肪酰-CoA硫酯、长链脂肪酸前体的延长、脂肪酰基链还原为脂肪醇等,各种酰化反应主要涉及甘油、酚类化合物的掺入和单体聚合^[4,14,15,37].木栓质生物合成中可能涉及的主要步骤如图1所示.一般来说,脂肪酸代谢反应的第一步是脂肪酸的活化,如脂肪酰-CoA硫酯^[38].接着一个多聚酶脂肪酸延伸酶复合体在内质网催化脂肪酰-CoA的延伸,其延伸程度由脂肪酸延伸酶复合体中的第一种酶KCS控制^[38].另外,脂肪酰-CoA的 ω -羟基化形成 ω -羟基酸则是由CYP家族中的CYP86亚家族催化的,同时脂肪酰基还原酶催化活性脂肪酰-CoA还原为伯醇^[39].这样为一个循环,大概经过6、7次循环后,可以使去饱和酶催化饱和脂肪酸形成不饱和脂肪酸.不饱和脂肪酸再生成不同脂肪酰-CoA类物质则是通过脂肪酰-CoA连接酶(fatty acid-CoA ligase, FACL)和长链酰基-CoA合成酶(long-chain acyl-CoA synthetase, LACS)进行的,后续还会被木栓质生物合成相关酶进行一系列的修饰^[40].

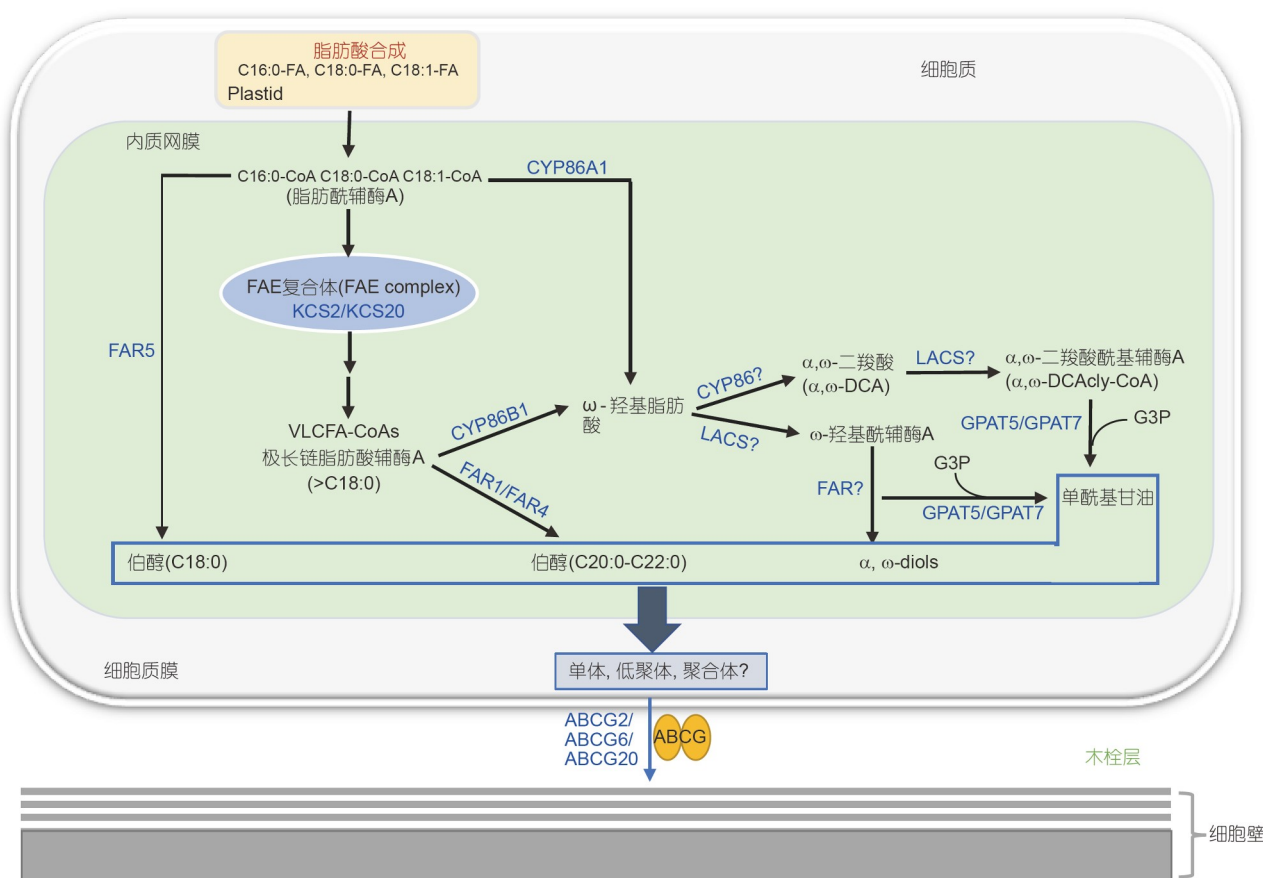


图1 (网络版彩色)木栓质合成路径概述(改自文献[1])

Figure 1 (Color online) Overview of the suberin biosynthetic pathway (Modified from Ref. [1])

此外, 苯丙烷代谢途径是木栓质芳香族单体合成的主要途径^[1]。研究表明, 苯丙氨酸是大多数植物中苯丙烷途径的主要前体, 经苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)催化后生成阿魏酸和香豆酸等芳香族单体, 进而生成木栓质单体中相应的酚类物质^[1]。Andersen等人^[41]发现, 调控苯丙烷途径的关键基因在内皮层表达, 且当苯丙烷途径受到抑制时会导致木栓质的异常沉积。这些结果表明苯丙烷代谢途径在木栓质单体合成过程中具有重要作用。

2.2 木栓质单体转运

目前的研究表明, 质体中合成C16:0、C18:0和C18:1脂肪酸后, 需要先转运到内质网, 进行一系列的组装和修饰后再被转运到细胞壁。而芳香族单体如阿魏酸和香豆酸则都是通过苯丙烷途径合成的, 再跨膜运输到细胞壁。最后这些单体聚合在细胞壁中形成木栓层^[10]。内质网与质膜的传递可能通过分泌途径发生。

最近, 有研究表明, 高尔基体和跨高尔基体网络介导的囊泡转运可能与木栓质单体的运输有关, 因其参与了角质层蜡向胞质的输出, 因此同样的情况可能也适用于木栓质^[42]。另外, 由于ABC转运蛋白中的G亚家族参与角质层和孢粉素前体的转运, 因此也可能与木栓质单体的运输密切相关^[2]。

最新研究显示, 非特异性脂类转移蛋白AtLtpI-4对拟南芥冠瘿瘤中木栓质的形成发育起到重要作用, 分析了冠瘿的木栓质成分后发现AtLtpI-4突变体的长链脂肪酸C18:0含量显著降低。这些结果充分显示ABCG转运蛋白和LTPs与木栓质单体组分的跨膜运输有密切联系^[43]。

2.3 木栓质单体组装

木栓质片层的规律性表明聚合物组装是一个受控的过程, 但是这是由随机聚合过程中的空间或其他限制因素决定的, 还是由蛋白质介导的过程决定仍然未

知^[14]. 与木质化的氧化交联模型类似, 已有假说认为木栓化细胞壁的酚类成分通过过氧化物酶/ H_2O_2 介导聚合. 马铃薯的一种阴离子过氧化物酶同工酶参与了伤口诱导木栓化过程中酚类成分的聚合, 优先选择了阿魏酰(邻甲氧基苯酚)取代的底物, 这与伤口愈合过程中积累在块茎中的底物持平^[44].

此外, 虽然角质单体与木栓质单体的化学成分和结构具有相似性, 但参与木栓质生物合成的GPATs (GPAT5和GPAT7)缺乏磷酸酶活性位点残基, 并在体外产生了主要产物sn-2(10,16-二羟基十六烷基)酰基溶血磷脂酸, 而参与角质生物合成的GPAT4、GPAT6和GPAT8在甘油与脂肪酰-CoA的缩合过程中能够催化去磷酸化反应^[35]. 这些结果表明角质和木栓质的单体成分和组装仍存在一定差异, 其聚合过程可能也存在差异^[17].

2.4 木栓质合成相关调控

如上所述, 木栓质的沉积仅限于非常特殊的细胞类型, 它是由各种非生物和生物胁迫诱导的. 木栓质合成基因的表达模式与木栓质沉积的位点和条件密切相关, 说明木栓质的生物合成在转录水平上受到严格控制^[1].

在拟南芥中, 报告基因融合到木栓质合成相关基因的启动子后, 木栓质和报告基因共定位^[45]. 这些研究表明, GPAT5、CYP86A1、CYP86B1、ASFT/AtHHT、FAR1、FAR4、FAR5、KCS20和DAISY/KCS2在内皮层中优先表达^[15,46,47]. 已证实GPAT5和ASFT在根周皮和外种皮中具有启动子活性; GPAT5、DAISY/KCS2、ASFT、FAR1和FAR4在种子种脐区域表现出启动子活性^[48]; DAISY/KCS2、FAR1、FAR4和FAR5在受伤后显现出启动子活性^[49]. 同时, 芳香族木栓质的沉积开始于脂肪族木栓质沉积之前, 表明木栓质生物合成机制中芳香族和脂肪族分支的协调控制. 考虑到表达的空间分布与木栓质发生的相关性, 推测的调控因子包括植物特有的WRKY、NAC和MYB结构域. 其中, WRKY通过调控CYP94B1和植物激素脱落酸(ABA)促进木栓质的合成进而影响植物根部质外体屏障的形成^[50,51]; MYBs参与苯丙酸的生物合成^[44,52]以及脂肪酸延伸^[53]; NAC家族的成员参与二次细胞壁修饰^[54,55]. 有研究显示, MYB41诱导木栓质合成的同时, 过表达组织中已知的木栓质生物合成基因水平平均显著增加^[56]; 拟南芥根SHR作为调控木栓化的起始转录因

子, 能够通过其下游的MYB36转录因子等特异性诱导根部内皮层的木栓化, 而MYB39作为SHR/MYB36通路的下游转录因子, 在SHR/MYB36通路中起着枢纽作用, 且MYB39的过表达根系中木栓化程度显著增加, 表明SHR介导了一个多级调控网络进而调控拟南芥根部木栓质的合成^[57]. 同时, 木质素在MYB41过表达的叶片中被诱导, 苯丙烷类生物合成基因水平相应增加, 揭示了脂肪族木栓质和木质素的沉积之间的调控关系^[58].

另外, AtERF38是一种APETALA2/乙烯反应因子(AP2/ERF)型转录因子, 在二级细胞壁修饰中也有作用. AtERF38的空间表达模式与内胚层和种子外皮层中木栓质的组织分布高度重叠^[59]. Cohen等人^[60]发现, 拟南芥SUBERMAN(SUB)转录因子能够控制根部内皮层木栓质片层的形成. SUB通过启动木栓质合成相关基因的启动子发挥其调节作用, 进而影响木栓质的沉积, 对拟南芥根部内皮层的发育过程有重要作用. 表2中重点总结了不同物种中鉴定出的木栓质生物合成相关基因及其潜在的调控功能. 这些都为今后研究木栓化过程提供了一定思路.

近几年来, 木栓质合成的相关调控研究有许多进展. 除了参与调控的基因, 研究发现木栓质的合成同时还受到ABA、乙烯和生长素等激素的调控. Wang等人^[57]发现, 在拟南芥根中, 与转录因子SHR和MYB36诱导的木栓化相比, ABA诱导的木栓化更为迅速. 同时, SHR通路可以通过提高根系ABA水平强化植物根系对逆境的响应, 这些结果表明木栓化由内源和外源信号通路之间的相互作用协调. 另一方面, 乙烯对木栓质生物合成调控也具有重要影响. 乙烯是植物适应重金属胁迫的重要激素, 高浓度的乙烯能够通过抑制苯丙氨酸解氨酶活性及木栓质生物合成相关的基因表达, 进而延迟根中质外体屏障的形成, 促进镉在根系质外体中的积累^[77]. 此外, Ursache等人^[78]发现木栓化过程是可逆的, 生长素调控的GDGL脂肪酶在木栓质的聚合和解聚过程中起到关键作用. 内皮层生长素能够诱导许多木栓质合成相关基因的表达, 进而影响植物的侧根形成, 促进植物从土壤中吸收更多的水分和养分.

3 木栓质的生物学功能

作为一种疏水性的保护屏障, 木栓质在控制根系水分流动及物质运输中发挥重要作用. 木栓质可以控

表 2 参与植物中木栓质生物合成相关基因

Table 2 Genes involved in suberin biosynthesis in plants

基因名	物种	编码蛋白	对木栓质/植物表型的影响	文献
<i>MdMYB93</i>	苹果	MYB型转录因子	在烟草叶片进行异源表达时, 调控木栓质及木栓质和角质前体细胞的积累	[61]
<i>AtMYB107, AtMYB9</i>	拟南芥	MYB型转录因子	在种皮中调控木栓质合成	[3,62]
<i>AtMYB41</i>	拟南芥	MYB型转录因子	调控木栓质脂肪族的合成且影响片层结构	[3,63]
<i>AtMYB92</i>	拟南芥	MYB型转录因子	在烟草实验中调节脂肪酸和木栓质生物合成基因以及木栓质单体的产生	[64]
<i>CYP86A1</i>	拟南芥	脂肪酸 ω -羟化酶	根部木栓质脂肪族合成酶	[46]
<i>CYP86B1</i>	拟南芥	脂肪酸 ω -羟化酶	木栓质脂肪族单体合成酶	[48]
<i>FAR1, FAR4, FAR5</i>	拟南芥	脂肪酰-CoA还原酶	影响根和种皮木栓质的组成(突变体 <i>far5-1</i> 中C18:0-OH, <i>far4-1</i> 中C20:0-OH, <i>far1-1</i> 中C22:0-OH)	[49]
<i>DAISY/KCS2, KCS20</i>	拟南芥	3-酮脂酰-CoA合酶	角质层蜡质和根木栓质的生物合成. 基因潜在的冗余功能	[65,66]
<i>KCSI</i>	拟南芥	3-酮脂酰-CoA合酶	在多种蜡生物合成途径中合成超长链脂肪酸(VLCFA)	[67]
<i>GPAT5</i>	拟南芥	甘油-3磷酸酰基转移酶	对根脂肪族木栓质含量和种皮中极长链二羧酸和 ω -羟基脂肪含量的影响	[3,45]
<i>ABCG2, ABCG6, ABCG20</i>	拟南芥	ATP-结合盒(ABC转运蛋白)	影响根、种皮和花粉壁有效木栓质的合成/生产	[68]
<i>ASFT (BAHD family)</i>	拟南芥	阿魏酰-CoA转移酶	阿魏酰转移酶影响与木栓质相关的阿魏酸丰度	[69]
<i>StNAC103</i>	拟南芥	NAC-型转录因子	调节木栓质和蜡质沉积以及块茎质外体屏障的形成	[70,71]
<i>CYP86A33</i>	马铃薯	脂肪酸 ω -羟化酶	周皮中 ω -末端C端木栓质脂肪族化合物的酶功能化	[72]
<i>FHT</i>	马铃薯	阿魏酰-CoA转移酶	影响阿魏酸酯水平, 改变发育和透水性	[3,73]
<i>PtFHT1</i>	毛果杨	羟基酸/脂肪醇羟基肉桂酰转移酶	在拟南芥中异源表达导致根中阿魏酸含量增高, 但不影响香豆酸	[74]
<i>AchnABF2, AchnMYB4, AchnMYB41, AchnMYB107</i>	中华猕猴桃(奇异果)	与AchnFHT启动子相互作用的转录因子	调控木栓质生物合成基因和木栓质单体积累	[75]
<i>ShMYB78</i>	甘蔗	MYB型转录因子	异源分析显示为木栓质产生的激活剂	[76]

制水分的运输, 并调节水分、溶质和气体在整个植物中的运动, 同时也能够有效抵御病原体的入侵, 在植物响应各种胁迫的过程中发挥关键作用^[3].

3.1 控制水分和溶质运输

木栓质的一个重要功能是控制水分和溶质运输, 其运输能力主要与木栓质的成分和含量有关, 会随着皮层木栓质的积累而变化^[70]. 在正常发育过程中, 植物通过合成木栓质来建立一个疏水屏障, 以抵御不可控制的水分和溶质通过细胞壁扩散^[79]. 根内皮层和外皮层中的木栓层能够阻止水和溶质不受控地从土壤向中柱移动. 例如, 一个拟南芥木栓质突变体*cyp86a1/horst*的脂肪族木栓质减少60%, 使得影响根中水和NaCl径向流动的质外体屏障减少^[14]. 质外体中的这种非选择性屏障有助于特定的膜转运蛋白或通道调节细胞间的

水和溶质运输. 然而, 不能简单地将根部看作不可渗透的屏障, 因为木栓质必须让足够的水流入根部并限制水从根部回流到外部介质, 从而防止水分流失, 提高根系的保水能力^[3].

在过去的10年中, 木栓化的根细胞壁的化学分析以及根系水分和溶质电导率的测定为定量讨论木栓质的屏障作用提供了途径^[14]. 当前, 根压力探头和压力室等技术普遍用于检测离体根和整个根系的水和溶质渗透率. 同时, 许多实验表明, 木栓化的屏障和导水率之间存在负相关. 例如, 在气培培养中, 幼嫩玉米根中形成具有凯氏带的外皮层, 使导水率降低了4倍^[80]. 与小麦、豌豆和蚕豆等无外皮物种相比, 玉米、洋葱、向日葵和高粱外皮中凯氏带的形成大大提高了根系的保水能力, 最大限度地减少了水分回流到干燥土壤中^[81].

3.2 离子屏障

研究显示,作为离子屏障的一种,木栓质通过充当溶质的扩散屏障,影响植物矿物质的吸收和运输^[82]。比如,鸢尾和芦苇根部外皮组织中的木栓质阻碍了原生质体外 Fe^{2+} 的运输,镁的缺乏会导致玉米根部内皮层出现更为严重的木栓化,而铁的匮乏会导致菜豆根中木栓质的沉积急剧减少^[83];耐盐品种*Pokkali*根部木栓化水平较高,其 Na^+ 的通透性很低,而水稻品种IR20对盐敏感,其根部木栓化程度较低,但对 Na^+ 的通透性却是较高的。这个实验结果表明, Na^+ 的通透性与根系木栓化程度呈负相关,植物木栓化程度会影响根部对离子的吸收^[84]。

此外,在NaCl处理和渗透胁迫诱导下,编码木栓质生物合成关键酶的*DAISY/KCS2*基因表达量明显上升^[46];同样,NaCl也会引起*FAR1*、*FAR4*和*FAR5*的表达量上升,进而调控木栓质的单体合成^[85]。另外,适度的NaCl还能够诱导*CYP86A1*基因的表达量上升,进而加强了根系木栓化;且拟南芥*cyp86a1*突变体在盐胁迫诱导下,植株地上部分中的 Na^+ 含量上升、 K^+ 含量下降。这些结果表明,受盐胁迫诱导的CYP86A1的表达能够调控木栓质的合成,进而影响植株运输水分和离子的能力^[86]。

3.3 阻隔气体

大多数湿地物种生长在易受洪水侵袭的环境中,为了克服水中氧气扩散缓慢、土壤微生物消耗氧气过快等问题,湿地植物出现的最重要的适应性结构之一就是根系通气组织外部形成的木栓化屏障,限制了淹水土壤中从根系到厌氧环境的径向氧损失(radial oxygen loss, ROL)。此外,这些木栓化屏障可能会阻止有毒气体的扩散,以及减少土壤和微生物释放的毒素进入淹水土壤的根部^[14]。

近年来,许多研究表明,ROL与沉水植物根系外层屏障的形成呈负相关,这与沉水植物根系表面的木栓质或木质素的沉积有关。在沉水亚马逊树种中,当用微电极测量根轴周围和内部的氧浓度时,发现通过沉积在外皮细胞层的木栓质,ROL可以有效地受到限制,其中脂肪族木栓质的含量是其他常绿植物的3~4倍^[87]。同样,组织化学、质外体示踪剂和氧微电极研究表明,在芦苇、水甜茅和水稻中,对ROL的主要屏障是皮下真皮层^[88,89]。当在固体培养基中生长时,大麦根对ROL形成了强烈的屏障,而在通气的溶液中生长的植物根则

没有这种屏障,表明这种屏障的形成与皮下真皮层的木栓化有关^[90]。

3.4 抵抗病原菌

作为植物与外界环境之间的重要屏障,木栓质不仅能在影响植物根部水分及溶质的运输和响应非生物胁迫等方面发挥作用,而且能够帮助植物抵御病原菌入侵,减少病原体对植物的侵害^[91]。不仅早前沉积的木栓质起着屏障的作用,许多报道还表明真菌或病毒的攻击也会造成木栓质在细胞壁上的沉积,从而限制了感染^[8]。木栓质具有芳香结构域,这种化学性质使其具有一些抗菌特性,这是酚类化合物的典型特征,再加上木栓质沉积使得细胞壁结构进一步被强化,这些都是木栓质能够参与病原体防御的重要原因^[14]。例如,研究发现,马铃薯周皮创伤反应中木栓质的酚和脂肪族结构域在对特定细菌和真菌病原体的抗病性中起重要作用^[3,92]。根部木栓质的脂肪族成分也与大豆植物对真菌病原体大豆疫霉的死亡率呈负相关。木栓化能够减少大豆根部和茎部的腐烂,从而提高大豆的抗病性^[93]。Thangavel等人^[94]通过对马铃薯体细胞克隆与其易感亲本的周皮组织细胞进行基因表达模式分析,发现木栓质合成相关基因的表达量上升了,而其他先天性防御反应相关信号基因在基因表达上没有出现明显变化,并且抗性克隆的周皮中产生了更多的木栓质来应对病原体感染,这些结果表明木栓质在马铃薯抵御病原体入侵时发挥了显著作用。另外,在一些其他植物中也发现了木栓质抵御病原体入侵反应的证据^[2,11,95]。

此外,木栓质的产生也受到环境压力的影响,它的积累与防止根系的ROL有关^[96]。有研究表明,环境条件的变化,特别是二氧化碳和温度的升高,会导致根系的组分发生改变^[97]。最近一项研究阐述了根内皮层扩散屏障木栓质和微生物群之间的相互作用,表明了根部微生物群是如何影响木栓质沉积,而木栓质的扩散屏障的功能作用又反过来决定了微生物群的组成^[9]。

4 展望

综上,木栓质作为一种疏水性的生物大分子,为植物提供了重要的保护屏障。近几年来,对木栓质的关注和研究越来越多,尤其是木栓质单体转运和聚合机制、木栓质合成相关调控及其重要的生物功能等方面的研究成果,如在木栓质单体聚合过程中发现木栓化过程具有可逆性,除了参与调控的基因,木栓质的合成

同时还受到ABA、乙烯和生长素等激素的调控等,都极大地丰富了人们对木栓质的认识。然而,木栓质的单体聚合过程、表征手段、逆境响应以及更多的生物学意义都需要进一步探索,扩大研究的广度和深度,特别是与生物能源有关的作物。同时,木栓质的分析技术也有待进一步提高。虽然许多化学、显微镜和光谱技术已经成功应用于木栓质成分的分离和分析,但是目前还没有一种统一的、标准化的、有效的方法来表征和确定生物质中木栓质的含量、结构和组成。作为土壤中的生物标志物,木栓质可能具有物种特异性,这就对

能够分析特定类型和特定来源木栓质的技术提出了更高的要求,以发掘木栓质对各种可持续性指标的影响。且在过去的大部分研究中,关于木本植物中根部木栓质形成、化学组分及其作用的研究鲜有报道,需要进一步研究如杨树等木本植物中木栓质与其响应逆境间的关系,加大对木栓质单体的合成、转运、装配机制以及木栓质生物合成相关调控的研究力度,了解这些不同的途径是如何协调控制营养稳态和微生物的相互作用的,进而揭示植物响应逆境胁迫机制,为今后培育新品种提供理论依据。

参考文献

- 1 Vishwanath S J, Delude C, Domergue F, et al. Suberin: Biosynthesis, regulation, and polymer assembly of a protective extracellular barrier. *Plant Cell Rep*, 2015, 34: 573–586
- 2 Gao L, Yang H L, Wang P, et al. Suberin and its physiological function (in Chinese). *Pratacult Sci*, 2018, 35: 1218–1231 [高丽, 杨海莉, 王沛, 等. 木栓质及其生理功能. *草业科学*, 2018, 35: 1218–1231]
- 3 Harman-Ware A E, Sparks S, Addison B, et al. Importance of suberin biopolymer in plant function, contributions to soil organic carbon and in the production of bio-derived energy and materials. *Biotechnol Biofuels*, 2021, 14: 75
- 4 Franke R, Schreiber L. Suberin — A biopolyester forming apoplastic plant interfaces. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10: 252–259
- 5 Kolattukudy P E. Polyesters in higher plants. *Adv Biochem Eng Biotechnol*, 2001, 71: 1–49
- 6 Han X Y, Mao L C. Research progress on composition, histochemistry and biosynthesis of suberin (in Chinese). *Chin Bull Bot*, 2017, 52: 358–374 [韩雪源, 茅林春. 木栓质组成成分、组织化学特性及其生物合成研究进展. *植物学报*, 2017, 52: 358–374]
- 7 Bernards M A. Demystifying suberin. *Can J Bot*, 2002, 80: 227–240
- 8 Kolattukudy P E. Structure, biosynthesis, and biodegradation of cutin and suberin. *Annu Rev Plant Physiol*, 1981, 32: 539–567
- 9 Salas-González I, Rey G, Flis P, et al. Coordination between microbiota and root endodermis supports plant mineral nutrient homeostasis. *Science*, 2020, 371: eabd0695
- 10 Shukla V, Barberon M. Building and breaking of a barrier: Suberin plasticity and function in the endodermis. *Curr Opin Plant Biol*, 2021, 64: 102153
- 11 Franke R, Briesen I, Wojciechowski T, et al. Apoplastic polyesters in *Arabidopsis* surface tissues—A typical suberin and a particular cutin. *Phytochemistry*, 2005, 66: 2643–2658
- 12 Li-Beisson Y, Shorrosh B, Beisson F, et al. Acyl-lipid metabolism. *Arabidopsis Book*, 2010, 8: e0133
- 13 Molina I, Bonaventure G, Ohlrogge J, et al. The lipid polyester composition of *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* seeds. *Phytochemistry*, 2006, 67: 2597–2610
- 14 Ranathunge K, Schreiber L, Franke R. Suberin research in the genomics era—New interest for an old polymer. *Plant Sci*, 2011, 180: 399–413
- 15 Pollard M, Beisson F, Li Y, et al. Building lipid barriers: Biosynthesis of cutin and suberin. *Trends Plant*, 2008, 13: 236–246
- 16 Schreiber L, Franke R, Hartmann K. Wax and suberin development of native and wound periderm of potato (*Solanum tuberosum* L.) and its relation to peridermal transpiration. *Planta*, 2005, 220: 520–530
- 17 Kreszies T, Eggels S, Kreszies V, et al. Seminal roots of wild and cultivated barley differentially respond to osmotic stress in gene expression, suberization, and hydraulic conductivity. *Plant Cell Environ*, 2020, 43: 344–357
- 18 Graça J, Santos S. Suberin: A biopolyester of plants' skin. *Macromol Biosci*, 2007, 7: 128–135
- 19 Sturtevant D, Lee Y J, Chapman K D. Matrix assisted laser desorption/ionization-mass spectrometry imaging (MALDI-MSI) for direct visualization of plant metabolites *in situ*. *Curr Opin Biotechnol*, 2016, 37: 53–60
- 20 Correia V G, Bento A, Pais J, et al. The molecular structure and multifunctionality of the cryptic plant polymer suberin. *Mater Today Bio*, 2019, 5: 100039
- 21 Marques A, Pereira H. On the determination of suberin and other structural components in cork from *Quercus suber* L. *An Inst Super Agron*, 1987, 42: 321–335
- 22 Marques A V, Pereira H. A methodological approach for the simultaneous quantification of glycerol and fatty acids from cork suberin in a single

- GC run. *PhytoChem Anal*, 2019, 30: 687–699
- 23 Kumaniaev I, Navare K, Crespo Mendes N, et al. Conversion of birch bark to biofuels. *Green Chem*, 2020, 22: 2255–2263
- 24 Kolattukudy P E, Kronman K, Poulouse A J. Determination of structure and composition of suberin from the roots of carrot, parsnip, rutabaga, turnip, red beet, and sweet potato by combined gas-liquid chromatography and mass spectrometry. *Plant Physiol*, 1975, 55: 567–573
- 25 Garrett M D, Bennett S C, Hardacre C, et al. New methods in biomass depolymerisation: Catalytic hydrogenolysis of barks. *RSC Adv*, 2013, 3: 21552
- 26 Sitte P. Zum feinbau der suberinschichten im flaschenkork. *Protoplasma*, 1962, 54: 555–559
- 27 Lux A, Morita S, Abe J, et al. An improved method for clearing and staining free-hand sections and whole-mount samples. *Ann Bot*, 2005, 96: 989–996
- 28 Wu X Q, Zhu J M, Wang Q L, et al. Research progress of casparin strip (in Chinese). *Chin Bull Bot*, 2002, 19: 302–309 [吴小琴, 朱锦懋, 王钦丽, 等. 植物凯氏带的研究进展. *植物学通报*, 2002, 19: 302–309]
- 29 Grünhofer P, Guo Y, Li R, et al. Hydroponic cultivation conditions allowing the reproducible investigation of poplar root suberization and water transport. *Plant Methods*, 2021, 17: 129
- 30 Naseer S, Lee Y, Lapierre C, et al. Casparian strip diffusion barrier in *Arabidopsis* is made of a lignin polymer without suberin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 10101–10106
- 31 Robards A W, Clarkson D T. The role of plasmodesmata in the transport of water and nutrients across roots. In: Gunning B E S, Robards A W, eds. *Intercellular Communication in Plants: Studies on Plasmodesmata*. Berlin: Springer, 1976. 181–201
- 32 Schreiber L, Breiner H W, Riederer M, et al. The Casparian strip of *Clivia miniata* reg. Roots: Isolation, fine structure and chemical nature. *Bot Acta*, 1994, 107: 353–361
- 33 Man Y, Zhao Y, Ye R, et al. *In vivo* cytological and chemical analysis of Casparian strips using stimulated raman scattering microscopy. *J Plant Physiol*, 2017, 220: 136–144
- 34 Song C, Shen W, Du L, et al. Development and chemical characterization of Casparian strips in the roots of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*). *Trees*, 2019, 33: 827–836
- 35 Philippe G, Sørensen I, Jiao C, et al. Cutin and suberin: Assembly and origins of specialized lipidic cell wall scaffolds. *Curr Opin Plant Biol*, 2020, 55: 11–20
- 36 Wang J, Singh S K, Geng S, et al. Genome-wide analysis of glycerol-3-phosphate O-acyltransferase gene family and functional characterization of two cutin group GPATs in *Brassica napus*. *Planta*, 2020, 251: 93
- 37 Xin A, Herburger K. Precursor biosynthesis regulation of lignin, suberin and cutin. *Protoplasma*, 2021, 258: 1171–1178
- 38 Graça J, Pereira H. Methanolysis of bark suberins: Analysis of glycerol and acid monomers. *Phytochem Anal*, 2000, 11: 45–51
- 39 Kreszies T, Shellakkutti N, Osthoff A, et al. Osmotic stress enhances suberization of apoplastic barriers in barley seminal roots: Analysis of chemical, transcriptomic and physiological responses. *New Phytol*, 2019, 221: 180–194
- 40 Gou M, Hou G, Yang H, et al. The MYB107 transcription factor positively regulates suberin biosynthesis. *Plant Physiol*, 2017, 173: 1045–1058
- 41 Andersen T G, Molina D, Kilian J, et al. Tissue-autonomous phenylpropanoid production is essential for establishment of root barriers. *Curr Biol*, 2021, 31: 965–977
- 42 McFarlane H E, Watanabe Y, Yang W, et al. Golgi- and trans-Golgi network-mediated vesicle trafficking is required for wax secretion from epidermal cells. *Plant Physiol*, 2014, 164: 1250–1260
- 43 Deeken R, Saupe S, Klinkenberg J, et al. The nonspecific lipid transfer protein AtLtpI-4 is involved in suberin formation of *Arabidopsis thaliana* crown galls. *Plant Physiol*, 2016, 172: 1911–1927
- 44 Bomal C, Bedon F, Caron S, et al. Involvement of *Pinus taeda* MYB1 and MYB8 in phenylpropanoid metabolism and secondary cell wall biogenesis: A comparative in planta analysis. *J Exp Bot*, 2008, 59: 3925–3939
- 45 Beisson F, Li Y, Bonaventure G, et al. The acyltransferase GPAT5 is required for the synthesis of suberin in seed coat and root of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19: 351–368
- 46 Höfer R, Briesen I, Beck M, et al. The *Arabidopsis* cytochrome P450 CYP86A1 encodes a fatty acid ω -hydroxylase involved in suberin monomer biosynthesis. *J Exp Bot*, 2008, 59: 2347–2360
- 47 Soler M, Serra O, Molinas M, et al. A genomic approach to suberin biosynthesis and cork differentiation. *Plant Physiol*, 2007, 144: 419–431
- 48 Compagnon V, Diehl P, Benveniste I, et al. CYP86B1 is required for very long chain ω -hydroxyacid and α,ω -dicarboxylic acid synthesis in root and seed suberin polyester. *Plant Physiol*, 2009, 150: 1831–1843
- 49 Domergue F, Vishwanath S J, Joubès J, et al. Three *Arabidopsis* fatty acyl-coenzyme A reductases, FAR1, FAR4, and FAR5, generate primary fatty alcohols associated with suberin deposition. *Plant Physiol*, 2010, 153: 1539–1554
- 50 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. *Plant Physiol*, 2020, 184: 2199–2215

- 51 Rushton D L, Tripathi P, Rabara R C, et al. WRKY transcription factors: Key components in abscisic acid signalling. *Plant Biotechnol J*, 2012, 10: 2–11
- 52 Tamagnone L, Merida A, Parr A, et al. The AmMYB308 and AmMYB330 transcription factors from antirrhinum regulate phenylpropanoid and lignin biosynthesis in transgenic tobacco. *Plant Cell*, 1998, 10: 135–154
- 53 Raffaele S, Vailleau F, Leger A, et al. A MYB transcription factor regulates very-long-chain fatty acid biosynthesis for activation of the hypersensitive cell death response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2008, 20: 752–767
- 54 Mitsuda N, Seki M, Shinozaki K, et al. The NAC transcription factors NST1 and NST2 of *Arabidopsis* regulate secondary wall thickenings and are required for anther dehiscence. *Plant Cell*, 2005, 17: 2993–3006
- 55 Zhong R, Lee C, Ye Z H. Functional characterization of poplar wood-associated NAC domain transcription factors. *Plant Physiol*, 2009, 152: 1044–1055
- 56 Kilian J, Whitehead D, Horak J, et al. The AtGenExpress global stress expression data set: Protocols, evaluation and model data analysis of UV-B light, drought and cold stress responses. *Plant J*, 2010, 50: 347–363
- 57 Wang C, Wang H, Li P, et al. Developmental programs interact with abscisic acid to coordinate root suberization in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2020, 104: 241–251
- 58 Obayashi T, Hayashi S, Saeki M, et al. ATTED-II provides coexpressed gene networks for *Arabidopsis*. *Nucleic Acids Res*, 2009, 37: D987–D991
- 59 Lasserre E, Jobet E, Llauro C, et al. AtERF38 (At2g35700), an AP2/ERF family transcription factor gene from *Arabidopsis thaliana*, is expressed in specific cell types of roots, stems and seeds that undergo suberization. *Plant Physiol Biochem*, 2008, 46: 1051–1061
- 60 Cohen H, Fedyuk V, Wang C, et al. SUBERMAN regulates developmental suberization of the *Arabidopsis* root endodermis. *Plant J*, 2020, 102: 431–447
- 61 Legay S, Guerriero G, André C, et al. MdMyb93 is a regulator of suberin deposition in russeted apple fruit skins. *New Phytol*, 2016, 212: 977–991
- 62 Lashbrooke J, Cohen H, Levy-Samocha D, et al. MYB107 and MYB9 homologs regulate suberin deposition in angiosperms. *Plant Cell*, 2016, 28: 2097–2116
- 63 Kosma D K, Murmu J, Razeq F M, et al. AtMYB41 activates ectopic suberin synthesis and assembly in multiple plant species and cell types. *Plant J*, 2014, 80: 216–229
- 64 To A, Joubès J, Thueux J, et al. AtMYB92 enhances fatty acid synthesis and suberin deposition in leaves of *Nicotiana benthamiana*. *Plant J*, 2020, 103: 660–676
- 65 Franke R, Höfer R, Briesen I, et al. The *DAISY* gene from *Arabidopsis* encodes a fatty acid elongase condensing enzyme involved in the biosynthesis of aliphatic suberin in roots and the chalaza-micropyle region of seeds. *Plant J*, 2009, 57: 80–95
- 66 Lee S B, Jung S J, Go Y S, et al. Two *Arabidopsis* 3-ketoacyl CoA synthase genes, *KCS20* and *KCS2/DAISY*, are functionally redundant in cuticular wax and root suberin biosynthesis, but differentially controlled by osmotic stress. *Plant J*, 2009, 60: 462–475
- 67 Todd J, Post-Beittenmiller D, Jaworski J G. KCS1 encodes a fatty acid elongase 3-ketoacyl-CoA synthase affecting wax biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 1999, 17: 119–130
- 68 Yadav V, Molina I, Ranathunge K, et al. ABCG transporters are required for suberin and pollen wall extracellular barriers in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2014, 26: 3569–3588
- 69 Molina I, Li-Beisson Y, Beisson F, et al. Identification of an *Arabidopsis* feruloyl-coenzyme A transferase required for suberin synthesis. *Plant Physiol*, 2009, 151: 1317–1328
- 70 Figueiredo R, Araújo P, Llerena J P P, et al. Suberin and hemicellulose in sugarcane cell wall architecture and crop digestibility: A biotechnological perspective. *Food Energy Secur*, 2019, 8: e00163
- 71 Verdaguer R, Soler M, Serra O, et al. Silencing of the potato *StNAC103* gene enhances the accumulation of suberin polyester and associated wax in tuber skin. *J Exp Bot*, 2016, 67: 5415–5427
- 72 Serra O, Soler M, Hohn C, et al. *CYP86A33*-targeted gene silencing in potato tuber alters suberin composition, distorts suberin lamellae, and impairs the periderm's water barrier function. *Plant Physiol*, 2008, 149: 1050–1060
- 73 Serra O, Hohn C, Franke R, et al. A feruloyl transferase involved in the biosynthesis of suberin and suberin-associated wax is required for maturation and sealing properties of potato periderm. *Plant J*, 2010, 62: 277–290
- 74 Cheng A X, Gou J Y, Yu X H, et al. Characterization and ectopic expression of a *Populus* hydroxyacid hydroxycinnamoyltransferase. *Mol Plant*, 2013, 6: 1889–1903
- 75 Wei X, Lu W, Mao L, et al. ABF2 and MYB transcription factors regulate feruloyl transferase FHT involved in ABA-mediated wound suberization of kiwifruit. *J Exp Bot*, 2019, 71: 305–317
- 76 Figueiredo R, Portilla Llerena J P, Kiyota E, et al. The sugarcane ShMYB78 transcription factor activates suberin biosynthesis in *Nicotiana benthamiana*. *Plant Mol Biol*, 2020, 104: 411–427
- 77 Liu Y, Tao Q, Li J, et al. Ethylene-mediated apoplastic barriers development involved in cadmium accumulation in root of hyperaccumulator

- Sedum alfredii*. *J Hazard Mater*, 2021, 403: 123729
- 78 Ursache R, De Jesus Vieira Teixeira C, Dénervaud Tendon V, et al. GDSL-domain proteins have key roles in suberin polymerization and degradation. *Nat Plants*, 2021, 7: 353–364
 - 79 Vishwanath S J, Kosma D K, Pulsifer I P, et al. Suberin-associated fatty alcohols in *Arabidopsis*: Distributions in roots and contributions to seed coat barrier properties. *Plant Physiol*, 2013, 163: 1118–1132
 - 80 Zimmermann H M, Hartmann K, Schreiber L, et al. Chemical composition of apoplastic transport barriers in relation to radial hydraulic conductivity of corn roots (*Zea mays* L.). *Planta*, 2000, 210: 302–311
 - 81 Ranathunge K, Kim Y X, Wassmann F, et al. The composite water and solute transport of barley (*Hordeum vulgare*) roots: Effect of suberized barriers. *Ann Bot*, 2017, 119: 629–643
 - 82 Barrowclough D E, Peterson C A, Steudle E. Radial hydraulic conductivity along developing onion roots. *J Exp Bot*, 2000, 51: 547–557
 - 83 Wang P, Wang C M, Gao L, et al. Aliphatic suberin confers salt tolerance to *Arabidopsis* by limiting Na⁺ influx, K⁺ efflux and water backflow. *Plant Soil*, 2020, 448: 603–620
 - 84 Krishnamurthy P, Ranathunge K, Franke R, et al. The role of root apoplastic transport barriers in salt tolerance of rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, 2009, 230: 119–134
 - 85 Yang W, Simpson J P, Li-Beisson Y, et al. A land-plant-specific glycerol-3-phosphate acyltransferase family in *Arabidopsis*: Substrate specificity, *sn*-2 preference, and evolution. *Plant Physiol*, 2012, 160: 638–652
 - 86 Cui B, Liu R, Flowers T J, et al. Casparian bands and suberin lamellae: Key targets for breeding salt tolerant crops? *Environ Exp Bot*, 2021, 191: 104600
 - 87 De Simone O, Haase K, Muller E, et al. Apoplastic barriers and oxygen transport properties of hypodermal cell walls in roots from four amazonian tree species. *Plant Physiol*, 2003, 132: 206–217
 - 88 Soukup A, Armstrong W, Schreiber L, et al. Apoplastic barriers to radial oxygen loss and solute penetration: A chemical and functional comparison of the exodermis of two wetland species, *Phragmites australis* and *Glyceria maxima*. *New Phytol*, 2007, 173: 264–278
 - 89 Soukup A, Votruba O, Cizkova H. Development of anatomical structure of roots of *Phragmites australis*. *New Phytol*, 2002, 153: 277–287
 - 90 Garthwaite A J, Steudle E, Colmer T D. Water uptake by roots of *Hordeum marinum*: Formation of a barrier to radial O₂ loss does not affect root hydraulic conductivity. *J Exp Bot*, 2006, 57: 655–664
 - 91 Machado A, Pereira H, Teixeira R T. Anatomy and development of the endodermis and phellem of *Quercus suber* L. roots. *Microsc Microanal*, 2013, 19: 525–534
 - 92 Lulai E C, Corsini D L. Differential deposition of suberin phenolic and aliphatic domains and their roles in resistance to infection during potato tuber (*Solanum tuberosum* L.) wound-healing. *Physiol Mol Plant Pathol*, 1998, 53: 209–222
 - 93 Thomas R, Fang X, Ranathunge K, et al. Soybean root suberin: Anatomical distribution, chemical composition, and relationship to partial resistance to *Phytophthora sojae*. *Plant Physiol*, 2007, 144: 299–311
 - 94 Thangavel T, Tegg R S, Wilson C R. Toughing it out—Disease-resistant potato mutants have enhanced tuber skin defenses. *Phytopathology*, 2016, 106: 474–483
 - 95 Southerton S G, Deverall B J. Histochemical and chemical evidence for lignin accumulation during the expression of resistance to leaf rust fungi in wheat. *Physiol Mol Plant Pathol*, 1990, 36: 483–494
 - 96 Kotula L, Ranathunge K, Schreiber L, et al. Functional and chemical comparison of apoplastic barriers to radial oxygen loss in roots of rice (*Oryza sativa* L.) grown in aerated or deoxygenated solution. *J Exp Bot*, 2009, 60: 2155–2167
 - 97 Suseela V, Tharayil N, Pendall E, et al. Warming and elevated CO₂ alter the suberin chemistry in roots of photosynthetically divergent grass species. *AoB Plants*, 2017, 9: plx041

Summary for “木栓质的结构组分、生物合成及其功能的研究进展”

Progress on the structural components, biosynthesis and functions of suberin

Yan Zhang^{1,2,3}, Yanrui Ge^{1,2,3}, Ran Zhao^{1,2,3}, Yuntao Hu^{1,2,3}, Yu Chen^{1,2,3}, Yayu Guo^{1,2,3}, Jinxing Lin^{1,2,3} & Ruili Li^{1,2,3*}

¹ National Engineering Laboratory for Tree Breeding, College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

² Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education, College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

³ The Tree and Ornamental Plant Breeding and Biotechnology Laboratory of National Forestry and Grassland Administration, College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

* Corresponding author, E-mail: liruili@bjfu.edu.cn

Through the long process of evolution, plants have dealt with complex and diverse external environmental conditions not only by regulating their physiological metabolism but also by adapting in structural ways. One of these structures is the hydrophobic barrier located on the inner side of the cell wall, which is made of suberin. Suberin is an oxygenated fatty acid and an aromatic compound found in the lipophilic biopolymer. It is heavily deposited on the aboveground and underground tissues of plants. In particular, the deposition of suberin is limited by tissue type and induced by various abiotic and biological stresses. During the primary growth stage of root endodermis, suberin mainly accumulates on its inner surface. During the secondary growth of mature tissues, suberin is usually present in the periderm, including wound periderm and other marginal tissues. In addition to the formation during the normal development of plants, the biosynthesis of suberin may also be stimulated under such environmental stresses as injury, pathogen invasion, and low temperature.

Suberin is a polymer consisting of aliphatics (fatty acid derivatives), phenolics, and glycerol. The aliphatic parts of suberin mainly include ω -hydroxy fatty acids, α , ω -dicarboxylic acids, and primary fatty alcohols, often with a significant proportion of very-long-chain saturates. Phenolic components are mainly composed of hydroxycinnamic acids, usually ferulic acid, coumaric acid, and similar substances. The biosynthesis of suberin polymer begins with any of several fatty acids with a C16–C24 chain length. It forms suberin monomers through the process of fatty acid elongation and functionalization. Then suberin lamellae are deposited on the inner side of the cell wall after the transportation of the endoplasmic reticulum and plasma membrane. Suberin may control the transportation of water and nutrients in the roots and then prevent the invasion of pathogens and the diffusion of toxic gases as mechanical barriers after accumulating on the endodermis and exodermis of the root. Therefore, more and more attention and research have been devoted to suberin in recent years, especially into the mechanisms underlying monomer transportation and polymerization, the regulation of suberin biosynthesis, and its functions, which have greatly expanded our understanding of suberin. An in-depth study of suberin will help to better understand the stress resistance mechanism of plants and improve stress resistance, thus laying a good foundation for the development of crops in the future. In this review, we systematically used tissue localization, chemical composition analysis, and detection, biosynthesis, and regulation of suberin, with special emphasis on its biological functions. We believe this work provides valuable information for the in-depth research and utilization of suberin.

suberin, chemical composition, biosynthesis, metabolic regulation

doi: [10.1360/TB-2021-1189](https://doi.org/10.1360/TB-2021-1189)