



植物根内皮层的发育与功能研究进展

徐黎^{1,2,3†}, 胡海琳^{1,2,3†}, 王晨璨^{1,2,3}, 李晓旭^{1,2,3}, 丁文静^{1,2,3}, 梅曼^{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. 北京林业大学树木与基因编辑研究院, 北京 100083;

3. 北京林业大学林木育种与生态修复国家工程研究中心, 北京 100083

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: yyzhao@bjfu.edu.cn

2022-09-26 收稿, 2022-11-28 修回, 2022-11-30 接受, 2022-12-01 网络版发表

国家自然科学基金(31870571)和中日合作项目(G20221090007L)资助

摘要 根是植物进行水分和矿质营养吸收的重要器官. 水分和矿质离子进入根的表皮, 径向穿过外皮层、皮层、内皮层等结构到达中柱, 在木质部中通过蒸腾作用向上运输, 满足地上部分的需要. 其中, 内皮层结构是包围中央维管系统的最内层皮层细胞, 仅由单层细胞构成, 主要经历两个特殊的分化阶段, 分别形成凯氏带和木栓质片层两种屏障结构, 在控制植物水分吸收、营养摄取、抵御病原体入侵, 以及响应胁迫环境等过程中发挥重要作用. 本文就内皮层的发育、凯氏带和木栓质片层的结构与形成调控机制、内皮层在胁迫条件下的可塑性等方面进行综述, 对内皮层参与植物响应非生物胁迫的研究进展展开讨论, 并对未来的研究方向加以展望, 为培育抗逆新物种提供了新思路.

关键词 内皮层, 凯氏带, 木栓质片层, 离子稳态, 表型可塑性, 非生物胁迫

根是植物重要的地下营养器官, 在植物的生命周期中担负着固着支持、吸收输导、贮藏繁殖等多种功能. 在根尖的分生区, 顶端分生组织不断分裂产生新的细胞, 促进根尖的生长, 经过初生生长形成的成熟组织构成了植物根的初生结构(primary structure). 从横切面观察根的初生结构, 可以从外向内划分为表皮、皮层、维管柱三大部分^[1](图1(b)). 其中, 皮层(cortex)由基本分生组织发育而来, 由多层薄壁细胞组成, 在幼根中占据较大比例, 是根毛和表皮吸收水分和溶质进入中央维管柱的横向运输通道^[2]. 皮层的最内一层排列整齐紧密的细胞, 称作内皮层(endodermis). 内皮层是将中央维管组织与外部皮层分开的圆柱形边界, 是植物选择性营养吸收的质外体屏障^[3,4]. 内皮层的分化有两个阶段, 其独特的发育模式和结构特征在植物吸收

营养、维持离子稳态以及适应不利环境的过程中发挥着重要作用^[5]. 此外, 研究还发现, 内皮层屏障的形成能受到内部信号和外界因素的紧密调节, 从而保证了内皮层的完整性和植物营养的获取^[6-8].

本文综述了植物内皮层的一般发育模式, 对凯氏带和木栓质片层的结构、组成、形成调控机制等进行了总结, 并讨论了内皮层在响应非生物胁迫方面可塑性的变化规律以及对维持植物离子稳态的重要性.

1 内皮层的分化与溶质的运输途径

在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, 内皮层细胞的发生过程受到SHORT-ROOT(SHR)和SCARECROW(SCR)两个转录因子相互作用的调控, 进而触发皮层-内皮层原始细胞的平周分裂, 其向内分裂形成单层的

引用格式: 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. 科学通报, 2023, 68: 901–914

Xu L, Hu H L, Wang C C, et al. Advances in the development and function of plant root endodermis (in Chinese). Chin Sci Bull, 2023, 68: 901–914, doi: 10.1360/TB-2022-0971

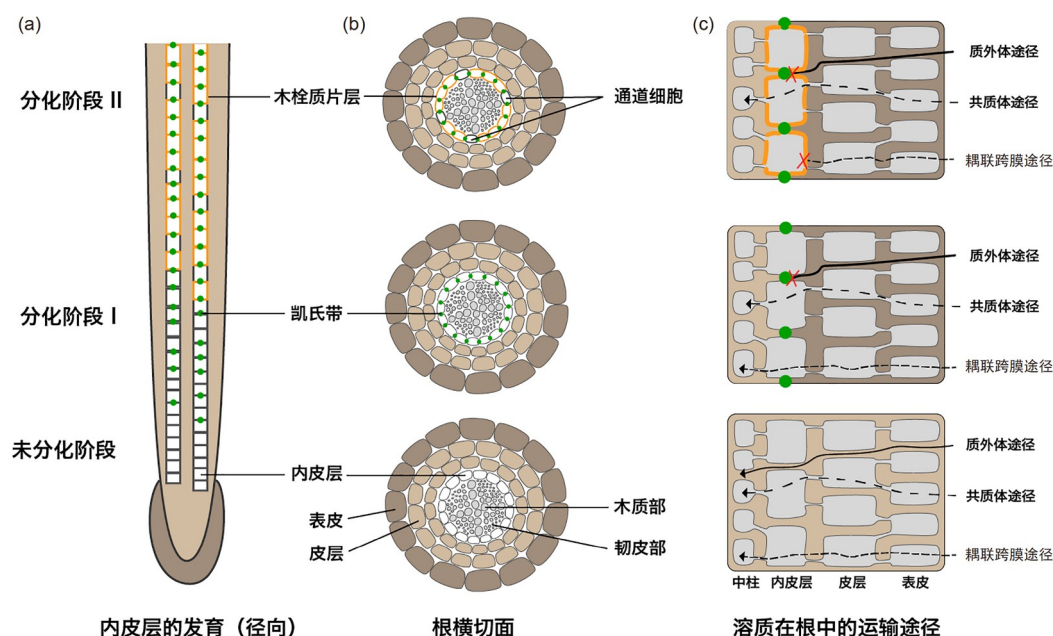


图1 (网络版彩色)内皮层的发育、结构以及溶质在根中的横向运输途径. 改自文献[13]

Figure 1 (Color online) The development and structure of the endodermis and the lateral transport pathway of solutes in roots. Adapted from Ref. [13]

内皮层细胞^[9,10]. 在内皮层的未分化阶段, 土壤中的水分和溶质从表皮进入中央维管柱的横向运输有3条途径: (1) 通过细胞壁和细胞间隙自由扩散的质外体途径(apoplast pathway); (2) 通过胞间连丝在两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-transcellular pathway)^[11](图1(c)). 随着植物根系的生长和内皮层的继续分化, 植物会部署不同的内皮层屏障系统来保护中央维管组织和维持长距离的运输能力^[12]. 在近年来的研究中, Niko Geldner团队^[12,13]将内皮层此后的分化分为两个大阶段: 在内皮层分化阶段I, 不断有木质素沉积在靠近根尖的内皮层细胞横向壁和径向壁上, 形成凯氏带(Casparian strip), 封闭了物质的质外体运输途径, 阻止溶质在细胞壁之间的扩散, 迫使溶质通过质膜进行运输; 在内皮层分化阶段II, 在凯氏带的基础上, 内皮层细胞的六面细胞壁上沉积疏水性的木栓质, 形成木栓质片层(suberin lamellae)结构, 抑制了物质的跨膜转运途径(图1(a)). 内皮层上的凯氏带和木栓质片层共同构成了植物根的质外体扩散屏障, 这种屏障具有双向作用, 不仅能控制水分和矿质离子进入中央维管柱, 还能防止溶质向外泄漏^[6,11,14]. 但有趣的是, 在一些靠近木质部极点处的内皮层细胞不发生第II阶段木栓质的沉积, 它们始终保持

着溶质跨膜运输的能力, 这些细胞称作通道细胞(passage cell), 通道细胞的存在为溶质向木质部的运输提供了一个低阻力的径向运输通道^[12].

2 凯氏带

2.1 凯氏带的发育、结构与化学成分

凯氏带(Casparian strip)最初是由德国植物学家Robert Caspary发现的, 并将其描述为植物内部的一个扩散屏障, 后来人们将其命名为凯氏带^[15,16]. 凯氏带的本质是发生在内皮层初生壁上的一种局部修饰, 是由木质素聚合物“浸渍”初生壁而形成的, 完整的凯氏带表现为连续的带状增厚结构^[17]. 在电子显微镜下发现, 凯氏带填满了两个相邻内皮层细胞之间的整个空间, 此处的电子密度与初生壁的其他部分有着显著的区别, 呈现非纤维状、高度均匀的特征^[4,18-20]. 在凯氏带发育的初期, 木质素单体始于苯丙氨酸, 经过一系列的酶促反应, 木质素单体以“珍珠串状”的模式进行聚合, 形成不连续的片段; 后期逐渐发育成为完全连续的带状结构, 沉积在内皮层细胞的横向壁和径向壁上, 阻断了物质的质外体运输^[21,22]. 在一般双子叶植物的内皮层中, 凯氏带与细胞质膜紧密结合, 高渗条件下的质壁分离实验也不能将凯氏带与质膜分开, 这种独特的现象称

为带外质壁分离(band plasmolysis)^[15]。靠近凯氏带下方的质膜更厚、更平滑,有研究认为这是一种机械功能方面的适应性特征,能提供植物一部分支持作用^[23,24]。大多数的单子叶植物如玉米(*Zea mays*)等,凯氏带会进一步发育,呈现五面加厚的特征,仅内皮层的外切向壁保持薄壁状态;还有少数植物百合(*Lilium brownii* var. *viridulum*)等,其凯氏带表现出六面加厚的特征^[16,17]。除了初生根内皮层以外,在一些植物的外皮层、茎和白皮松(*Pinus bungeana*)的针叶细胞中同样发现了凯氏带的沉积^[25,26]。总之,凯氏带普遍存在于维管植物的根内皮层中,并由于物种的不同出现多样性的发育特征。

一直以来,凯氏带的化学成分问题饱受争议。最早Caspary指出,凯氏带中至少有两类聚合物——木质素(lignin)和木栓质(suberin),但鉴于当时技术手段,并不能将二者在成分上进行区分^[4]。20世纪90年代,Schreiber团队^[24,27,28]从不同植物中对凯氏带进行分离和直接的化学分析,结果证明,凯氏带存在少量木栓质,其主要成分仍是典型的木质素聚合物。直到2012年,Naseer等人^[29]在拟南芥多个突变体中,使用红色荧光染料碘化丙啶(propidium iodide, PI)作为植物外体扩散屏障的示踪剂,模拟凯氏带对物质运输的阻碍过程,并结合共聚焦荧光显微镜的观察结果,发现在拟南芥凯氏带发育的初期,既不存在也不需要木栓质,仅由木质素聚合物就能在幼根中建立起质外体扩散屏障。值得关注的是,凯氏带的化学成分在不同物种与组织器官中表现出多态性。如在玉米凯氏带的研究中,结合傅里叶变换红外光谱(Fourier transform infrared spectroscopy, FTIR)和受激拉曼散射显微镜(stimulated Raman scattering microscopy, SRS)等技术,观察到玉米初生根内皮层凯氏带形成过程中有木质素与木栓质同时沉积的现象^[30]。

2.2 凯氏带形成的调控机制与关键基因

随着研究的深入,凯氏带形成过程中的调控机制已在模式植物拟南芥中取得了长足的进展。

最初人们在做质壁分离实验时发现,凯氏带处的质膜与其他质膜有明显的区别,质膜较高的电子密度与凯氏带紧密地黏附在一起,表明质膜中存在某种特定的蛋白质,这种蛋白质能够介导这种细胞壁的附着^[31]。使用荧光亲脂性膜标记染料FM4-64对内皮层质膜进行染色,结果发现,在凯氏带处的质膜被排除在外,甚至在凯氏带形成之前,这一区域就不能被标记,

这一特殊的质膜区域称作凯氏带膜域(Casparian strip membrane domain, CSD)^[31]。CSD是一种高度折叠、富含蛋白质的膜结构域,它能够充当分子围栏,介导细胞壁附着,在凯氏带形成初期起到定位的关键作用^[32]。近年来,研究人员发现一类小跨膜蛋白家族强烈地聚集在凯氏带形成位点,这类蛋白称作凯氏带域蛋白家族(Casparian strip domain proteins 1–5, CASP1–5)。CASP是第一个定位到CSD上的蛋白质,能特异地聚集在内皮层细胞中,并迅速地从最初质膜上的随机分布合并成一个精确排列的纵向环。突变分析发现,CASP存在功能冗余,对凯氏带的正确形成非常重要^[33]。CASP是一个膜平台的组织者,能指导木质素生物合成酶的正确组装^[20]。CASP在CSD处特异性表达,为招募一些必需的过氧化物酶和其他辅助因子提供了一个支架平台。其中,过氧化物酶64(peroxidase 64, PER64)能够催化木质素单体与呼吸爆发氧化酶(respiratory burst oxidase homolog F, RBOHF)产生的H₂O₂反应,从而促进木质素的聚合^[34]。

此后,研究发现,enhanced suberin 1(*esb1*)突变体与*casp1 casp3*具有相同的凯氏带中断缺陷的表型,由此表明ESB1蛋白对凯氏带形成有重要作用^[35]。ESB1是一种分泌性蛋白质,能精确地定位在凯氏带形成的区域,并负责编码一种dirigent蛋白,这类蛋白主要影响木质素单体偶联过程中的立体特异性。在拟南芥*esb1*突变体中,凯氏带形成延迟、变宽,并且伴随着木质素的异位沉积和木栓质的异常过度积累^[35,36]。CSD可以通过与CASP的相互作用将ESB1定位到细胞壁的正确位置。然而,在*esb1*突变体中,CASP的定位会发生紊乱,表明CSD膜结构域的形成与细胞壁生物合成机制的组装之间存在相互依赖关系^[4]。

除此之外,研究还发现了调控凯氏带形成的关键转录因子。Kamiya等人^[37]发现,拟南芥中MYB36能直接调控下游大多数参与凯氏带形成基因的表达,包括*CASP1*、*PER64*、*ESB1*等。在*myb36*突变体中出现凯氏带定位混乱以及靠近内皮层细胞角的异位木质素沉积,表明MYB36是内皮层由未分化阶段过渡到分化阶段I过程中的关键调控因子^[38]。此外,在近年研究中发现,植物中存在另一条独立于MYB36的调控途径——SGN3-CIFs途径,富亮氨酸重复类受体激酶SCHENGEN3(GSO1/SGN3)在内皮层细胞中特异表达,集中在凯氏带形成区域的附近,与下游的凯氏带完整性因子CIF1、CIF2(Casparian strip integrity factor 1, 2)共同起

到监控凯氏带屏障完整性的作用^[7,8,39]。

2.3 凯氏带对非生物胁迫的响应

根系具有整合环境信息、调节植物生长发育、优化营养物质吸收的能力^[40]。植物的根系直接暴露于土壤中,生长和发育常受到土壤含水量、pH、重金属浓度等因素的影响。植物响应不同环境因子表型发生改变,这种可塑性使植物适应不同环境,在不利条件下获取更多的生存资源,增强自身对环境的适应能力。植物这种可塑性的强弱已成为衡量植物适应环境能力的重要指标之一^[41]。研究发现,凯氏带能参与植物对胁迫环境的反应。

干旱胁迫是植物最常见的非生物胁迫之一,干旱会直接阻碍植物根的生长与发育以及木质素合成等次生代谢过程^[42,43]。植物通过调控内皮层凯氏带的发育适应水分胁迫环境。杨树(*Populus*)凯氏带在干旱胁迫下会发育加速,趋近于根尖呈现出凯氏带加厚的表型^[44]。干旱胁迫减缓了棉花(*Gossypium herbaceum*)根系的生长速率,导致内皮层细胞壁发生加厚的木质化,封闭了更靠近根尖的维管系统,有效阻止了更多的水分流失^[45]。

许多研究表明,胁迫环境可以促进植物凯氏带的形成,加强根系的屏障功能。在高盐胁迫下,根系会遇到两大困难:一是由于高渗导致的土壤水势降低引起水分吸收困难;二是 Na^+ 和 Cl^- 以及其他有毒离子大量涌入,最终在叶片中过度积累,导致离子毒害^[46]。应对盐胁迫环境,凯氏带的屏障功能尤为重要。经过盐处理的红瑞木(*Cornus alba*)和玉米内皮层凯氏带的发育更趋近于根尖,且随着盐浓度的增加,凯氏带的发育速度逐渐加快,径向宽度也有所增加,减少了在盐胁迫下植物更多的水分流失^[47,48]。高盐诱导甜高粱(*Sorghum bicolor*)中*SbCASP4*表达,提高了相关木质素聚合基因的转录水平,增强了凯氏带屏障,从而减少了 Na^+ 在中柱和茎部的流动,降低了盐胁迫引起的氧化损伤,提高了甜高粱的耐盐性^[49]。

此外,在重金属镉(Cd)胁迫下,凯氏带出现一些特异性的发育特征,如发育位置降低、增厚^[50]。这种敏感的特异性变化是一种重要的防御机制,增强的木质素可以将过量的Cd限制在内皮层外,减少了Cd向地上部分的径向运输,同时为Cd在细胞壁中的吸附提供了更多的结合位点,降低了Cd对中央维管系统的伤害程度^[51,52]。Qi等人^[53]研究发现,凯氏带发育位置较低的形成

熟水稻(*Oryza sativa*),其地上部分积累的Cd含量较低。在Cd胁迫下,景天(*Sedum alfredii*)根系中木质素关键合成酶PAL以及凯氏带定位基因*CASP1*的表达量显著上调^[54,55]。

为了实现营养物质的高效分选,几乎所有维管植物的内皮层都存在质外体扩散屏障,使分子通过内皮层细胞成为到达中柱的必要步骤^[16]。因此,形成功能完整的凯氏带对植物非常重要,这标志着根内皮层第一阶段的分化完成,植物建立起质外体运输屏障,意味着根在控制吸收水分和矿质方面的生理屏障功能更加完善,在抵御病原微生物和应对非生物胁迫时能发挥更重要的作用。

3 木栓质片层

3.1 木栓质的单体组分与结构

木栓质是一种疏水性聚合物,包括多聚脂肪族和多聚芳香族两个结构域。典型的脂肪族单体包括一些超长链脂肪酸、 ω -羟基脂肪酸、 α,ω -二羧酸、中链含氧酸、伯醇等;芳香族单体主要由苯丙素途径产生,包括羟基肉桂酸、阿魏酸、香豆酸等^[56-58]。在拟南芥根中,木栓质主要由C16、18:1和C22三种单体组成^[56]。通过透射电子显微镜观察木栓化的细胞壁切片发现,木栓质的沉积呈现层状超微结构,具有明显的电子半透明-不透明的交替光带。半透明的电子光区域由脂肪酸衍生物(脂肪烃)组成,而深色的富电子区域由酯化阿魏酸等酚类物质组成^[59]。

3.2 木栓质片层沉积的调控机制与关键基因

木栓质的片层的沉积需要经过脂肪族、酚类等单体的生物合成,再转运至细胞壁上进行生物大分子的组装。

对具有改变木栓质结构或含量的植物突变体进行表征,是识别绝大部分编码木栓质生物合成酶的关键。木栓质单体的合成起始于质体中脂肪酸合酶复合体(fatty acid synthase complex, FAS)驱动的C16、C18饱和脂肪酸的合成,经过CoA基团的修饰形成C16-CoA、C18-CoA,转运至内质网后,在脂肪酸延伸复合物(fatty acid elongation complex, FAE)的作用下,延伸成为超长链脂肪酸^[60]。超长链脂肪酸在 β -酮酯酰CoA合酶(β -ketoacyl-CoA synthase; KCS)作用下完成碳单元的缩合^[61]。研究发现, KCS2/DAISY和KCS20是编码拟南芥

中木栓质脂肪族单体生物合成必需的延长缩合酶^[62,63]。拟南芥*kcs2/daisy*突变体根系生长缓慢,与野生型相比,其木栓质单体C22、C24超长链脂肪酸含量显著减少;在*kcs2 kcs20*双突变体中发现内皮层木栓质片层的沉积发生异常^[63]。木栓质相关的超长链脂肪酸会继续被细胞色素P450氧化酶蛋白家族(cytochrome P450 oxidase protein family, CYP)氧化。Schreiber团队^[64]利用反向遗传学的方法分离并鉴定到CYP86A1/HORST,其是拟南芥根中的关键木栓质生物合成酶,在*cyp86a1/horst*突变体根中, ω -羟基脂肪酸的合成水平显著降低,尤其是C20以下短链脂肪酸的含量明显减少。同样,使用类似的方法鉴定出拟南芥根和种子中合成木栓质 ω -羟基脂肪酸和 α,ω -二羧酸的关键氧化酶CYP86B1/RALPH^[65]。拟南芥*cyp86B1/ralph*突变体根和种子的化学分析表明,RALPH主要影响C22和C24脂肪酸的合成^[65,66]。除拟南芥外,在水稻中发现CYP94B1能促进根中木栓质的合成,并由此提高了水稻的耐盐性^[67]。

木栓质中另一类典型的单体主要由伯醇组成。这些伯醇通过脂肪酸酰基辅酶A还原酶(fatty acyl-CoA reductase, FAR)还原羧基完成。Domergue等人^[68]通过 β -葡萄糖醛酸苷酶报告转基因株系发现,*FAR1*、*FAR4*、*FAR5*在拟南芥内皮层木栓质形成的位点特异性表达,且在*far*三重突变体中,木栓质伯醇C22、C20和C18单体类型含量显著降低70%~80%。

甘油被认为是木栓质生物合成的基本骨架。Beisson等人^[69]发现,拟南芥甘油-3-磷酸酰基转移酶(glycerol-3-phosphate acyltransferase 5, GPAT5)参与甘油与 ω -羟酰基-CoA和 α,ω -二羧基-CoA的结合,产生单酰基甘油酯。这一反应对木栓质的形成非常重要,在拟南芥*gpap5*突变体根中,木栓质的含量显著减少了50%^[69]。另一个木栓质关键合成酶ESB1,除了参与凯氏带的调控机制外,还对木栓质的合成进行负向调控,在*esb1*突变体中,根本栓质含量提高了两倍^[14]。

木栓质中酚类单体的形成主要来自苯丙素途径形成的前体供应,其中发挥主要功能的是BAHD乙酰转移酶家族的木栓质阿魏酰基转移酶(aliphatic suberin feruloyl transferase, ASFT),在拟南芥*asft*突变体中几乎没有酚类阿魏酸的合成^[70]。

在质体中合成的木栓质单体需要运至内质网进行单体的组装,ATP结合蛋白ABCG积极参与了木栓质单体的转运,拟南芥ABCG11是第一个被认为参与木栓质输出的转运蛋白^[71]。除此之外,ABCG2、ABCG6、

ABCG20也负责根中木栓质的代谢与转运。在拟南芥*abcg2 abcg6 abcg20*三重突变体中,木栓质含量减少,并伴有木栓质片层结构的异常与根系通透性的增加^[72]。除此之外,在水稻中发现,由高尔基体分泌出的囊泡也含有木栓质成分^[73]。综上所述,木栓质单体的合成是一个复杂的过程,不同类型的单体由不同的基因和转录因子进行调控(表1)。

3.3 木栓质形成通路的调控

木栓质的单体在质体中进行合成,经过内质网的修饰进行单体的组装。然后,经过转运蛋白或高尔基体的囊泡运输,到达细胞壁,完成木栓质的沉积。这个过程受到细胞核中各种转录因子的调控作用(图2)。大部分的转录因子能与木栓质合成关键基因的启动子相互作用,调控这些基因的表达,进而调控木栓质的合成与沉积^[77]。

木栓质片层的形成受到自身发育、转录因子、植物激素等信号的调控。MYB41是第一个在拟南芥中被证明正向调控木栓质合成的转录因子。Kosma等人^[74]发现,MYB41基因的过表达提高了木栓质合成基因转录本的丰度,并且诱导拟南芥和烟草(*Nicotiana benthamiana*)叶片表面发生木栓质片层的异位沉积。同时,MYB41还具有独特的表达模式,在正常条件下,任何植物组织中其表达量几乎为零,只有在高盐胁迫或处理后才能特异性地在内皮层检测到其大量表达^[74]。除此之外,MYB家族中的许多成员都参与调节木栓质片层的发育与沉积。Lashbrooke等人^[78]发现,MYB107和MYB9能诱导拟南芥中脂肪族和芳香族木栓质的合成与聚合。Cohen等人^[76]发现,SUBERMAN(MYB39)是拟南芥根中木栓质合成的关键调控因子,可以启动内皮层木栓质的合成与片层状沉积过程。同时,GPAT5、CYP86A1、CYP86B1等关键基因在MYB39过表达植株中的表达量有所升高,表明MYB39具有激活这些基因表达的功能。最近,Barberon团队^[75]发现,MYB41、MYB53、MYB92、MYB93均能促进拟南芥内皮层的木栓化,在*myb41 myb53 myb92 myb93*四重突变体的内皮层中表现出木栓质完全缺失的表型。最近发现的MYB70是一个木栓质负向调控因子,在拟南芥MYB70过表达株系的转录组分析中发现,几乎所有木栓质相关基因表达量降低,木栓质的生物总量显著减少^[60]。

WRKY和ANAC转录因子中也有许多调控木栓质沉积的成员。如拟南芥中WRKY33是CYP94B1的上游

表1 拟南芥中参与木栓质合成与运输的相关基因

Table 1 Genes involved in suberin biosynthesis and transport in *Arabidopsis thaliana*

基因名称	AGI编号	功能注释	过表达或突变体对木栓质的影响	文献
<i>GPAT5</i>	At3g11430	甘油-3-磷酸酰基转移酶	突变体根系脂肪族木栓质总体含量下降50%, ω -羟基酸和 α,ω -二羧酸单体数量降低; 幼苗的耐盐性减弱	[69]
<i>CYP86A1//HORST</i>	At5g58860	脂肪酸 ω -羟化酶	突变体根系中C16和C18 ω -羟基酸以及 α,ω -二羧酸 含量下降. 根中木栓质总体含量降低60%	[64]
<i>CYP86B1//RALPH</i>	At5g23190		突变体中主要降低C22和C24 ω -羟基酸 和 α,ω -二羧酸单体的数量	[65,66]
<i>FAR1</i>	At3g22500		突变体根中22:0单醇含量降低	
<i>FAR4</i>	At3g44540	脂肪酰- CoA还原酶	突变体根中20:0单醇含量下降50%	[68]
<i>FAR5</i>	At3g44550		突变体根中18:0单醇含量下降80%	
<i>ASFT/HHT</i>	At5g41040	阿魏酰- CoA转移酶	突变体根中阿魏酸含量降低; 突变体对盐的透性和敏感度增加	[70]
<i>KCS2/DAISY</i>	At1g04220	β -酮酯酰 CoA合酶	<i>kcs2 kcs20</i> 双突变体脂肪族木栓质含量降低, C22和C24超长链脂肪酸衍生物减少; 根系生长受到抑制, 木栓质片层结构异常	[62,63]
<i>KCS20</i>	At5g43760			
<i>ABCG2</i>	At2g37360	ABC型 转运蛋白	<i>abcg2 abcg6 abcg20</i> 三重突变体种皮中木栓质含量装载量降低	[72]
<i>ABCG6</i>	At5g13580			
<i>ABCG20</i>	At3g53510			
<i>ESB1</i>	At2g28670	Dirigent- domain结构域蛋白质	突变体根中凯氏带发生缺陷, 产生增强的异位化的木栓质沉积	[14]
<i>MYB41</i>	At4g28110	MYB家族转录因子	过表达导致木栓质合成基因表达量提高, 叶片中木栓质单体含量提高22倍; 过表达根系中木栓质异位沉积	[74]
<i>MYB53</i>	At5g65230		任一过表达可导致根中增强木栓质异位沉积; <i>myb41 myb53 myb92 myb93</i> 四重突变体根内皮层木栓质完全缺失	[75]
<i>MYB92</i>	At5g10280			
<i>MYB93</i>	At1g34670			
<i>MYB39</i>	At4g17785		过表达株系木栓质合成基因表达量提高, 导致内皮层木栓质增加; 突变体中木栓质减少	[76]

调控因子, 共同调控木栓质的合成, 在*wrky33*突变体中, 根中木栓质总含量减少, 并且对盐更敏感^[67]. WRKY9是*CYP94B3*和*CYP86B1*的上游调控因子. 在拟南芥*wrky9*突变根中, *CYP94B3*和*CYP86B1*基因的表达被抑制, 导致木栓质含量大幅下降^[79]. ANAC046是拟南芥中激活木栓质形成的重要调控因子, 其过表达转基因株系根中木栓质总含量增加了两倍^[80]. ANAC058基因在拟南芥根内皮层中特异性表达, 并参与内皮层的木栓化, *anac058*突变体中根木栓化延迟, 而ANAC058的过表达导致根中木栓质过度合成, 并发生异位沉积^[60].

植物激素是一种信号化合物, 在调节植物内皮层木栓化方面也发挥着关键作用. 比如, 脱落酸(ABA)在调控内皮层木栓质片层形成方面的作用得到了遗传学证据的支持. Barberon团队^[75]发现, 在拟南芥ABA缺陷

突变体*aba2*以及信号传递突变体*abi3*、*abi4*、*abi5*中, 内皮层中的ABA信号通路受到抑制, 木栓质含量大幅减少. 研究发现, 转录因子MYB41、MYB53、MYB92、MYB93能受ABA的刺激和诱导, 但在拟南芥*myb41 myb53 myb92 myb93*木栓质完全缺失的株系中, 外施ABA不能改善这种情况^[75]. 这项研究表明ABA在调控内皮层木栓化过程中必不可少的作用, 同时建立起ABA与下游转录因子之间的重要联系. 除ABA以外, 研究还发现, 乙烯在调控木栓质形成过程中存在特殊作用. 使用乙烯前体物质ACC处理拟南芥内皮层, 发现木栓质含量显著减少, 并能使已经沉积的木栓质发生降解^[6,75]. 在乙烯不敏感突变体*etr1*中发现木栓质沉积增多, 而与之相反的是, 重构乙烯三重反应突变体*ctr1*中木栓质大幅减少, 且外源施加ABA后可以恢复部分

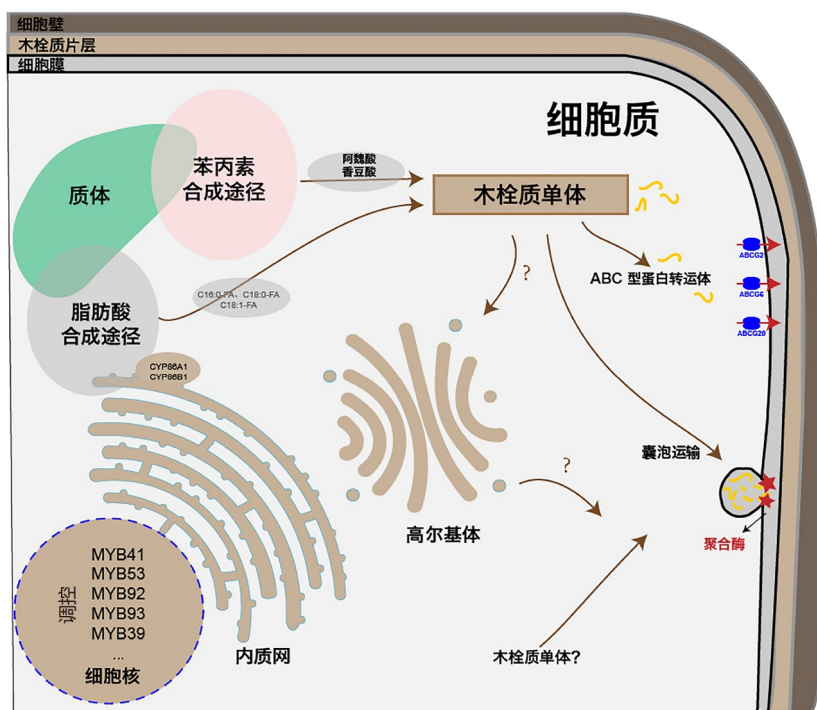


图2 (网络版彩色)木栓质单体的合成与运输通路示意图. 改自文献[77]

Figure 2 (Color online) Schematic diagram of the synthesis and transport pathways of suberin monomers. Adapted from Ref. [77]

*ctrl1*缺失的木栓质^[6]。以上结果表明,植物激素乙烯负向调节内皮层的木栓化,并且与ABA拮抗,两者独立地调控内皮层在不利环境中木栓质片层的发育。

3.4 木栓质片层的双向屏障功能

研究已经证实木栓质片层的沉积代表植物完成了根内皮层第二阶段的分化,阻断了物质的跨膜运输途径,是一种保护性的屏障结构^[5]。使用细胞膜渗透性的示踪剂二乙酸荧光素(fluorescein diacetate, FDA)可以明确观察到木栓质片层的阻断作用,在根内皮层木栓化的区域或木栓质增强型突变体中发现, FDA从表皮渗透进入内皮层的时间明显拉长,表明FDA的渗透受到木栓质的阻滞^[6]。同时,研究者还观察到韧皮部中FDA的卸载被内皮层所阻止,表明木栓质片层具有双向屏障功能^[6,81]。由于木栓质合成基因存在功能冗余,无法通过敲除单个或几个基因得到木栓质缺失型突变体,因而以往的研究常通过在内皮层中特异性过量表达角质层破坏因子(cuticle destruction factor 1, CDEF1)获得转基因植株,在阳性株系中几乎没有发现木栓质的沉积,却伴随着钙、镁、钠等离子含量的显著增加,钾离子含量降低,表明木栓质能阻断离子的跨细胞运

输途径,并作为双向屏障限制钠离子的内流和钾离子的外排^[6,82]。

3.5 木栓质片层对非生物胁迫的响应

有研究证实,内皮层分化的第二阶段,即木栓质片层的形成,受到外界非生物胁迫的调节^[11]。早期研究发现,热带附生植物仙人掌(*Opuntia dillenii*)在干旱胁迫后,根内皮层木栓质增加,导致根系水分传导率明显降低,从而防止内部中柱系统因渗透作用造成的过度失水^[83]。干旱胁迫下,大麦(*Hordeum vulgare*)根系中参与木栓质生物合成途径的基因显著上调,木栓质含量增加,导致整体水分传导率降低^[84]。拟南芥在长期干旱胁迫下,根中木栓质合成速度显著加快,木栓质整体含量明显增加,表明缺水环境能有效诱导植物根中木栓质的合成^[85]。与上述研究类似,葡萄(*Vitis vinifera*)在水分亏缺条件下,细根中木栓质的生物合成整体上调,木栓质特异性单体数量增加,从而有效提高了葡萄的耐旱性^[86,87]。此外,增强植物内皮层屏障功能可以有效防止水分流失,并在预防木质部导管空穴化的过程中发挥重要作用^[85]。

在多种植物类群中,营养诱导后内皮层木栓质的

发育均出现可塑性的结构变化。拟南芥在缺钾或缺硫条件下培养,木栓质片层加厚且靠近根尖沉积;在缺铁、缺锌或缺锰条件下,木栓质片层沉积位置明显上移,且整体含量显著变少^[6]。大麦根系在轻度缺锰条件下,木栓质片层发育位置上移,含量减少,由此导致锰离子在距离根尖更远的部位进行径向运输,同时保证了钠离子和钙离子的正常向内运输;然而,在高度缺锰条件下,木栓质的沉积更趋近于根尖,能够防止植物体内的锰离子外渗,并保证了钾离子的运输^[88]。这些结果表明,调节木栓质的合成,调控植物对铁、锰和锌的吸收,并在不利条件下保留必需的钾和硫,体现了内皮层的双向屏障作用,提高了植物的环境适应能力^[13]。

在水稻中,盐胁迫30 min后,木栓质合成酶的mRNA水平显著提高,几天内木栓质大量合成,内皮层屏障作用增强,过量的钠离子流入大幅减少,因此增强了水稻的抗盐性,提高了植物在盐胁迫环境的存活率^[89]。应用X射线显微分析技术发现,相比中柱,过量的钠离子和氯离子总是优先集中在水稻的皮层区域,表明内皮层是植物排盐的主要部位^[90]。此外,Krishnamurthy等人^[91]对不同品种水稻的耐盐性进行研究,发现由于在内皮层沉积了额外的脂肪族木栓质,耐盐水稻的疏水性屏障明显强于盐敏感品种水稻。此外,适当的盐度能加快棉花幼苗根系木栓质靠近根尖发育,而且在外皮层上也发育出木栓质片层,以响应盐胁迫^[45]。除响应过量钠离子以外,水稻在缺少磷酸盐的条件下,内皮层的木栓质沉积发生了显著延迟;相反,在高浓度磷酸盐的处理下,木栓质提前合成并靠近根尖异位沉积^[92]。

除此之外,在植物对重金属的吸收和积累过程中,木栓质片层也发挥着重要作用。在低钙胁迫下,东南景天通过降低木栓质合成关键基因*SaGPAT5*、*SaASFT1*、*SaABCG20*的转录水平表达量来延缓内皮层木栓质的形成与积累,从而降低了对Cd的屏障作用,造成Cd毒害,表明环境中的钙浓度与东南景天木栓质片层的发育呈正相关^[93]。玉米幼苗根系经过低浓度Cd处理后,内皮层木栓质片层靠近根尖开始发育,限制了Cd的径向运输和Cd在木质部的装载,减缓了重金属对玉米的毒害作用^[94,95]。其他金属元素对木栓质发育的调控作用在许多植物类群中也有诸多研究。在红树(*Rhizophora apiculata*)的研究中发现,铅、铜、锌等金属处理能显著增加内、外皮层木栓质程度,且红树的耐金属程度与木栓化程度成正比^[96]。木栓化的内皮层直接

延迟了金属进入红树根木质部的时间,从而提高了红树对其他重金属的耐受性,表明加厚的木栓质对重金属的屏障特性^[96]。萝卜(*Raphanus sativus*)在金属铜胁迫下,根系生长受到抑制,木质部导管的分化更趋近于根尖,内皮层木栓质片层沉积增厚,有助于萝卜在胁迫下减轻金属铜的毒害影响^[97]。

4 内皮层的可塑性有助于维持植物内部的离子稳态

在胁迫环境下,内皮层所表现出的表型可塑性已在多种植物类型中进行了研究。植物暴露在缺水、高盐、缺氧、重金属等非生物胁迫下,内皮层呈现凯氏带加厚和木栓质片层的异位化沉积,内皮层屏障作用增强,从而减少了不利环境中的病原体、有机酸等进入根部,同时还能防止植物中的水分和溶质不受控制地回流到外界的土壤或环境中^[14,98-100]。植物正常的生理代谢活动需要保持一定的离子稳态,内皮层的完整性和可塑性在维持植物离子稳态的过程中发挥极为重要的作用。研究发现,在拟南芥凯氏带缺陷突变体*myb36*、*esb1*、*casp1* *casp3*以及*sgn3*中,叶片中离子的积累量与正常情况相比发生了显著的变化^[6,20,35,39,101],*sgn3*叶片中钾离子含量降低,镁离子积累量增加^[39]。值得一提的是,以上突变体中,*myb36*、*esb1*、*casp1* *casp3*都表现出代偿性的异位木栓质沉积^[39]。由于木栓质片层的增强,植物体内离子的积累进一步被打乱,铁离子和锰离子含量都显著降低,可能是由于增强的木栓质阻碍了转运蛋白介导的铁/锰转运进入内皮层中,说明过度的木栓质沉积干扰了离子从根到地上部分的正常运输,影响了植物正常生长与代谢活动^[102]。拟南芥中木栓质合成突变体*gpat5*、*horst*以及*abcg2* *abcg6* *abcg20*三重突变体,都表现出内皮层木栓质总体含量的减少,由此导致根系具有更高的导水率和对离子更强的渗透率^[69,72,103]。在这些拟南芥株系中,缺少木栓质沉积导致植物叶片中积累了较多的锂离子、砷离子、钠离子,以及明显减少的钾离子^[6,29],而在*esb1*木栓质增强型株系中,主要表现为对钙离子更强的阻碍作用^[104]。这些结果突出了内皮层作为双向离子屏障的基本特性,不仅能防止溶质从土壤进入中央系统的路径,同时还阻止了植物内部离子向土壤的回流。这种特性在钾离子与钙离子的运输中体现得尤为明显,这两种离子以相反的方式在内皮层中进行积累,完整的木栓质片层屏障能阻碍钙离子流入以及钾离子渗出,维持

植物体内钙/钾离子的平衡,有助于进行钙信号系统的调节、促进植物的光合作用、提高作物的抗逆性等^[4,6]。这与Geldner^[4]的发现一致,认为木栓质沉积作为次生细胞壁的一种修饰形式,能限制营养物质进入内皮层中。因此,木栓质片层是内皮层上阻碍离子运输的一个特殊的“转运体”,是地上部分离子积累的“检查点”,是在维持植物离子稳态的过程中必不可少的重要结构。

5 展望

凯氏带形成后,木栓质尚未完全沉积完成的这段窗口期是内皮层积极参与营养吸收的“黄金时期”。了解木栓质合成与沉积的机制,通过调控木栓质的合成,延长或缩短这段窗口期,是植物适应胁迫环境的重要手段。

内皮层结构能响应胁迫环境,并且在缺乏必要的矿质元素条件下,如钾、铁或硫等,都可能导致内皮层凯氏带和木栓质片层成分与结构的改变。这种改变称

作植物的表型可塑性,最显著的功能在于帮助植物适应环境,整合环境信息,优化营养吸收,维持植物内部的离子稳态,以此提高逆境下的存活率。许多研究在多种植物类型中建立了ABA和增强的木栓化之间的联系,发现ABA不仅能诱导内皮层的木栓化,而且ABA也是非生物胁迫下建立木栓化所必需的因素。同时乙烯在其中发挥的重要功能也值得关注,缺铁、缺锰引起的木栓质减少在很大程度上依赖于一个完整的乙烯信号通路。除此以外,木栓质合成过程中关键基因、调控信号通路的研究不在少数,但大多比较浅显,尚未深入挖掘上游影响因素与下游关键调控因子之间的联系桥梁。此外,关于内皮层发育的研究大多集中在模式植物拟南芥和一些常见的农作物中,对木本植物中的研究比较少见。因此,需要进一步研究其他植物类型中内皮层与响应逆境胁迫的关系,加深对凯氏带和木栓质片层成分、运输、组装的系统理解,深入探索更多的调控机制,为破解植物响应逆境胁迫提供新的思路与方法,为培育耐胁迫等新品种提供理论依据。

参考文献

- 1 Dolan L, Janmaat K, Willemsen V, et al. Cellular organisation of the *Arabidopsis thaliana* root. *Development*, 1993, 119: 71–84
- 2 Ortiz-Ramírez C, Guillotin B, Xu X, et al. Ground tissue circuitry regulates organ complexity in maize and *Setaria*. *Science*, 2021, 374: 1247–1252
- 3 Miyashima S, Nakajima K. The root endodermis: A hub of developmental signals and nutrient flow. *Plant Signal Behav*, 2011, 6: 1954–1958
- 4 Geldner N. The endodermis. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64: 531–558
- 5 Andersen T G, Barberon M, Geldner N. Suberization—The second life of an endodermal cell. *Curr Opin Plant Biol*, 2015, 28: 9–15
- 6 Barberon M, Vermeer J E M, De Bellis D, et al. Adaptation of root function by nutrient-induced plasticity of endodermal differentiation. *Cell*, 2016, 164: 447–459
- 7 Doblas V G, Smakowska-Luzan E, Fujita S, et al. Root diffusion barrier control by a vasculature-derived peptide binding to the SGN3 receptor. *Science*, 2017, 355: 280–284
- 8 Nakayama T, Shinohara H, Tanaka M, et al. A peptide hormone required for Casparian strip diffusion barrier formation in *Arabidopsis* roots. *Science*, 2017, 355: 284–286
- 9 Helariutta Y, Fukaki H, Wysocka-Diller J, et al. The *SHORT-ROOT* gene controls radial patterning of the *Arabidopsis* root through radial signaling. *Cell*, 2000, 101: 555–567
- 10 Koizumi K, Hayashi T, Gallagher K L. SCARECROW reinforces SHORT-ROOT signaling and inhibits periclinal cell divisions in the ground tissue by maintaining SHR at high levels in the endodermis. *Plant Signal Behav*, 2012, 7: 1573–1577
- 11 Barberon M. The endodermis as a checkpoint for nutrients. *New Phytol*, 2017, 213: 1604–1610
- 12 Holbein J, Shen D, Andersen T G. The endodermal passage cell—Just another brick in the wall? *New Phytol*, 2021, 230: 1321–1328
- 13 Doblas V G, Geldner N, Barberon M. The endodermis, a tightly controlled barrier for nutrients. *Curr Opin Plant Biol*, 2017, 39: 136–143
- 14 Baxter I, Hosmani P S, Rus A, et al. Root suberin forms an extracellular barrier that affects water relations and mineral nutrition in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2009, 5: e1000492
- 15 Wu X Q, Zhu J M, Wang Q L, et al. Advances in studies on Casparian strips (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]
- 16 Alassimone J, Roppolo D, Geldner N, et al. The endodermis—Development and differentiation of the plant's inner skin. *Protoplasma*, 2012, 249: 433–443

- 17 Cui Y N, Man Y, Song C W, et al. Chemical components, physiological functions and regulation mechanism of plant Casparian strips (in Chinese). *Sci Sin-Vitae*, 2020, 50: 102–110 [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. 中国科学: 生命科学, 2020, 50: 102–110]
- 18 Haas D L, Carothers Z B. Some ultrastructural observations on endodermal cell development in *Zea mays* roots. *Am J Bot*, 1975, 62: 336–348
- 19 Karahara I, Shibaoka H. Isolation of Casparian strips from pea roots. *Plant Cell Physiol*, 1992, 33: 555–561
- 20 Roppolo D, De Rybel B, Tendon V D, et al. A novel protein family mediates Casparian strip formation in the endodermis. *Nature*, 2011, 473: 380–383
- 21 Bonawitz N D, Chapple C. The genetics of lignin biosynthesis: Connecting genotype to phenotype. *Annu Rev Genet*, 2010, 44: 337–363
- 22 Wang P, Zhou Q P, Wang P. Research progress on endodermis differentiation and barrier function in plants (in Chinese). *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2019, 39: 752–762 [王平, 周青平, 王沛. 植物内皮层的分化及其屏障功能研究进展. 西北植物学报, 2019, 39: 752–762]
- 23 Wong Q Q, Zheng X J, Jie H F, et al. Molecular mechanism of formation and function characteristics of Casparian strips (in Chinese). *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2017, 37: 1450–1456 [翁群清, 郑秀娟, 解慧芳, 等. 植物凯氏带形成分子机制及功能特点的研究进展. 西北植物学报, 2017, 37: 1450–1456]
- 24 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
- 25 Meyer C J, Peterson C A. Casparian bands occur in the periderm of *Pelargonium hortorum* stem and root. *Ann Bot*, 2011, 107: 591–598
- 26 Tang X, Wu X Q, Hu Y X, et al. Comparative study of Casparian strips in the roots and needles of *Pinus armandi* (in Chinese). *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2004, 24: 1378–1383 [唐熙, 吴小琴, 胡玉熹, 等. 华山松根与针叶凯氏带的比较研究. 西北植物学报, 2004, 24: 1378–1383]
- 27 Schreiber L, Hartmann K, Skrabbs M, et al. Apoplastic barriers in roots: Chemical composition of endodermal and hypodermal cell walls. *J Exp Bot*, 1999, 50: 1267–1280
- 28 Zeier J, Ruel K, Ryser U, et al. Chemical analysis and immunolocalisation of lignin and suberin in endodermal and hypodermal/rhizodermal cell walls of developing maize (*Zea mays* L.) primary roots. *Planta*, 1999, 209: 1–12
- 29 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
- 30 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*, 2018, 220: 136–144
- 31 Alassimone J, Naseer S, Geldner N. A developmental framework for endodermal differentiation and polarity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 5214–5219
- 32 Zhuang Y, Zuo D, Tao Y, et al. Laccase3-based extracellular domain provides possible positional information for directing Casparian strip formation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 15400–15402
- 33 Roppolo D, Boeckmann B, Pfister A, et al. Functional and evolutionary analysis of the CASPARIAN STRIP MEMBRANE DOMAIN PROTEIN family. *Plant Physiol*, 2014, 165: 1709–1722
- 34 Lee Y, Rubio M C, Alassimone J, et al. A mechanism for localized lignin deposition in the endodermis. *Cell*, 2013, 153: 402–412
- 35 Hosmani P S, Kamiya T, Danku J, et al. Dirigent domain-containing protein is part of the machinery required for formation of the lignin-based Casparian strip in the root. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 14498–14503
- 36 Davin L B, Lewis N G. Lignin primary structures and dirigent sites. *Curr Opin Biotechnol*, 2005, 16: 407–415
- 37 Kamiya T, Borghi M, Wang P, et al. The MYB36 transcription factor orchestrates Casparian strip formation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 10533–10538
- 38 Liberman L M, Sparks E E, Moreno-Risueno M A, et al. MYB36 regulates the transition from proliferation to differentiation in the *Arabidopsis* root. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 12099–12104
- 39 Pfister A, Barberon M, Alassimone J, et al. A receptor-like kinase mutant with absent endodermal diffusion barrier displays selective nutrient homeostasis defects. *eLife*, 2014, 3: e03115
- 40 Robbins N E, Trontin C, Duan L, et al. Beyond the barrier: Communication in the root through the endodermis. *Plant Physiol*, 2014, 166: 551–559
- 41 Zhu R J, Yang Q, Li S J, et al. Advances at phenotypic plasticity in plant responses to environmental factors (in Chinese). *J Southwest For Univ (Nat Sci)*, 2021, 41: 183–187 [朱润军, 杨巧, 李仕杰, 等. 植物表型可塑性对环境因子的响应研究进展. 西南林业大学学报(自然科学), 2021, 41: 183–187]
- 42 Liu W, Jiang Y, Wang C, et al. Lignin synthesized by *CmCAD2* and *CmCAD3* in oriental melon (*Cucumis melo* L.) seedlings contributes to drought tolerance. *Plant Mol Biol*, 2020, 103: 689–704
- 43 Karlova R, Boer D, Hayes S, et al. Root plasticity under abiotic stress. *Plant Physiol*, 2021, 187: 1057–1070
- 44 Yu Y, Liu C H, Fan S J, et al. Effects of drought stress and ABA on the development of endodermis in poplar root (in Chinese). *J Chin Electr*

- Microsc Soc, 2020, 39: 300–306 [于洋, 刘春浩, 樊守金, 等. 干旱胁迫和脱落酸对杨树根内皮层发育的影响. 电子显微学报, 2020, 39: 300–306]
- 45 Reinhardt D. Salinity accelerates endodermal development and induces an exodermis in cotton seedling roots. *Environ Exp Bot*, 1995, 35: 563–574
 - 46 Karahara I, Horie T. Functions and structure of roots and their contributions to salinity tolerance in plants. *Breed Sci*, 2021, 71: 89–108
 - 47 Davis L, Sumner M, Stasolla C, et al. Salinity-induced changes in the root development of a northern woody species, *Cornus sericea*. *Botany*, 2014, 92: 597–606
 - 48 Karahara I, Ikeda A, Kondo T, et al. Development of the Casparian strip in primary roots of maize under salt stress. *Planta*, 2004, 219: 41–47
 - 49 Wei X, Liu L, Lu C, et al. *SbCASP4* improves salt exclusion by enhancing the root apoplastic barrier. *Planta*, 2021, 254: 81–96
 - 50 Liška D, Martinka M, Kohanová J, et al. Asymmetrical development of root endodermis and exodermis in reaction to abiotic stresses. *Ann Bot*, 2016, 118: 667–674
 - 51 Loix C, Huybrechts M, Vangronsveld J, et al. Reciprocal interactions between cadmium-induced cell wall responses and oxidative stress in plants. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1867
 - 52 Tao Q, Li M, Xu Q, et al. Radial transport difference mediated by root endodermal barriers contributes to differential cadmium accumulation between *japonica* and *indica* subspecies of rice (*Oryza sativa* L.). *J Hazard Mater*, 2022, 425: 128008
 - 53 Qi X, Tam N F, Li W C, et al. The role of root apoplastic barriers in cadmium translocation and accumulation in cultivars of rice (*Oryza sativa* L.) with different Cd-accumulating characteristics. *Environ Pollut*, 2020, 264: 114736
 - 54 Tao Q, Jupa R, Liu Y, et al. Absciscic acid-mediated modifications of radial apoplastic transport pathway play a key role in cadmium uptake in hyperaccumulator *Sedum alfredii*. *Plant Cell Environ*, 2019, 42: 1425–1440
 - 55 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
 - 56 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
 - 57 Beisson F, Li-Beisson Y, Pollard M. Solving the puzzles of cutin and suberin polymer biosynthesis. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15: 329–337
 - 58 Kolattukudy P E. Polyesters in higher plants. *Adv Biochem Eng Biotechnol*, 2001, 71: 1–49
 - 59 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
 - 60 Nomberg G, Marinov O, Arya G C, et al. The key enzymes in the suberin biosynthetic pathway in plants: An update. *Plants*, 2022, 11: 392
 - 61 Yang Z, Yang X, Dong S, et al. Overexpression of β -ketoacyl-CoA synthase from *Vitis vinifera* L. improves salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 564385
 - 62 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
 - 63 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
 - 64 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
 - 65 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
 - 66 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
 - 67 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
 - 68 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
 - 69 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
 - 70 Gou J Y, Yu X H, Liu C J. A hydroxycinnamoyltransferase responsible for synthesizing suberin aromatics in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 18855–18860
 - 71 Panikashvili D, Shi J X, Bocobza S, et al. The *Arabidopsis* DSO/ABCG11 transporter affects cutin metabolism in reproductive organs and suberin in roots. *Mol Plant*, 2010, 3: 563–575
 - 72 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
- 73 Oparka K J, Gates P J. Ultrastructure of the developing pigment strand of rice (*Oryza sativa* L.) in relation to its role in solute transport. *Protoplasma*, 1982, 113: 33–43
- 74 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
- 75 Shukla V, Han J P, Cléard F, et al. Suberin plasticity to developmental and exogenous cues is regulated by a set of MYB transcription factors. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118: e2101730118
- 76 Cohen H, Fedruk V, Wang C, et al. SUBERMAN regulates developmental suberization of the *Arabidopsis* root endodermis. *Plant J*, 2020, 102: 431–447
- 77 Shukla V, Barberon M. Building and breaking of a barrier: Suberin plasticity and function in the endodermis. *Curr Opin Plant Biol*, 2021, 64: 102153
- 78 Lashbrooke J, Cohen H, Levy-Samocha D, et al. MYB107 and MYB9 homologs regulate suberin deposition in angiosperms. *Plant Cell*, 2016, 28: 2097–2116
- 79 Krishnamurthy P, Vishal B, Bhal A, et al. WRKY9 transcription factor regulates cytochrome P450 genes *CYP94B3* and *CYP86B1*, leading to increased root suberin and salt tolerance in *Arabidopsis*. *Physiol Plantar*, 2021, 172: 1673–1687
- 80 Mahmood K, Zeisler-Diehl V V, Schreiber L, et al. Overexpression of ANAC046 promotes suberin biosynthesis in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Int J Mol Sci*, 2019, 20: 6117
- 81 Oparka K J, Duckett C M, Prior D A M, et al. Real-time imaging of phloem unloading in the root tip of *Arabidopsis*. *Plant J*, 1994, 6: 759–766
- 82 Takahashi K, Shimada T, Kondo M, et al. Ectopic expression of an esterase, which is a candidate for the unidentified plant cutinase, causes cuticular defects in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51: 123–131
- 83 North G B, Nobel P S. Changes in root hydraulic conductivity for two tropical epiphytic cacti as soil moisture varies. *Am J Bot*, 1994, 81: 46–53
- 84 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
- 85 de Silva N D G, Murmu J, Chabot D, et al. Root suberin plays important roles in reducing water loss and sodium uptake in *Arabidopsis thaliana*. *Metabolites*, 2021, 11: 735
- 86 Yıldırım K, Yağcı A, Sucu S, et al. Responses of grapevine rootstocks to drought through altered root system architecture and root transcriptomic regulations. *Plant Physiol Biochem*, 2018, 127: 256–268
- 87 Zhang L, Merlin I, Pascal S, et al. Drought activates MYB41 orthologs and induces suberization of grapevine fine roots. *Plant Direct*, 2020, 4: e00278
- 88 Chen A, Husted S, Salt D E, et al. The intensity of manganese deficiency strongly affects root endodermal suberization and ion homeostasis. *Plant Physiol*, 2019, 181: 729–742
- 89 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
- 90 Krishnamurthy P, Jyothi-prakash P A, Qin L, et al. Role of root hydrophobic barriers in salt exclusion of a mangrove plant *Avicennia officinalis*. *Plant Cell Environ*, 2014, 37: 1656–1671
- 91 Krishnamurthy P, Ranathunge K, Nayak S, et al. Root apoplastic barriers block Na⁺ transport to shoots in rice (*Oryza sativa* L.). *J Exp Bot*, 2011, 62: 4215–4228
- 92 Ranathunge K, Schreiber L, Bi Y M, et al. Ammonium-induced architectural and anatomical changes with altered suberin and lignin levels significantly change water and solute permeabilities of rice (*Oryza sativa* L.) roots. *Planta*, 2016, 243: 231–249
- 93 Liu Y, Tao Q, Guo X, et al. Low calcium-induced delay in development of root apoplastic barriers enhances Cd uptake and accumulation in *Sedum alfredii*. *Sci Total Environ*, 2020, 723: 137810
- 94 Vaculík M, Landberg T, Greger M, et al. Silicon modifies root anatomy, and uptake and subcellular distribution of cadmium in young maize plants. *Ann Bot*, 2012, 110: 433–443
- 95 Lux A, Martinka M, Vaculik M, et al. Root responses to cadmium in the rhizosphere: A review. *J Exp Bot*, 2011, 62: 21–37
- 96 Cheng H, Jiang Z Y, Liu Y, et al. Metal (Pb, Zn and Cu) uptake and tolerance by mangroves in relation to root anatomy and lignification/suberization. *Tree Physiol*, 2014, 34: 646–656
- 97 Kováč J, Lux A, Vaculik M. Formation of a subero-lignified apical deposit in root tip of radish (*Raphanus sativus*) as a response to copper stress. *Ann Bot*, 2018, 122: 823–831
- 98 Tylová E, Pecková E, Blascheová Z, et al. Casparian bands and suberin lamellae in exodermis of lateral roots: An important trait of roots system response to abiotic stress factors. *Ann Bot*, 2017, 120: 71–85

- 99 Ranathunge K, Thomas R H, Fang X, et al. Soybean root suberin and partial resistance to root rot caused by *Phytophthora sojae*. [Phytopathology](#), 2008, 98: 1179–1189
- 100 Kreszies T, Schreiber L, Ranathunge K. Suberized transport barriers in *Arabidopsis*, barley and rice roots: From the model plant to crop species. [J Plant Physiol](#), 2018, 227: 75–83
- 101 Bao Z, Bai J, Cui H, et al. A missing link in radial ion transport: Ion transporters in the endodermis. [Front Plant Sci](#), 2019, 10: 713
- 102 Ranathunge K, Schreiber L. Water and solute permeabilities of *Arabidopsis* roots in relation to the amount and composition of aliphatic suberin. [J Exp Bot](#), 2011, 62: 1961–1974
- 103 Li B, Kamiya T, Kalmbach L, et al. Role of LOTR1 in nutrient transport through organization of spatial distribution of root endodermal barriers. [Curr Biol](#), 2017, 27: 758–765
- 104 Moore C A, Bowen H C, Scrase-Field S, et al. The deposition of suberin lamellae determines the magnitude of cytosolic Ca^{2+} elevations in root endodermal cells subjected to cooling. [Plant J](#), 2002, 30: 457–465

Summary for “植物根内皮层的发育与功能研究进展”

Advances in the development and function of plant root endodermis

Li Xu^{1,2,3†}, Hailin Hu^{1,2,3†}, Chencan Wang^{1,2,3}, Xiaoxu Li^{1,2,3}, Wenjing Ding^{1,2,3},
Man Mei^{1,2,3} & Yuanyuan Zhao^{1,2,3*}

¹ College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

² Institute of Tree and Genome Editing, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

³ National Engineering Research Center of Tree Breeding and Ecological Restoration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

† Equally contributed to this work

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

Root, an important underground vegetative organ of plants, plays diversified roles in plant lifecycle, including fixation and support, absorption and transportation, storage and reproduction. In meristem zone of root tip, the apical meristem is continuously divided to produce new cells, promoting the growth of root tip. Mature tissues formed through primary growth constituted the primary structure of plant roots. Water and mineral ions entered the epidermis of root, passed through the outer cortex, cortex, and endodermis in a radial direction, and reached the middle column, and were transported upward in xylem through transpiration, so as to meet the needs of aboveground part. The endodermis lies the innermost cortex surrounding the central vascular tissue system, as is constructed by only monolayer cells. Endodermis is a cylindrical boundary separating the central vascular tissue from the outer cortex, and is an extracellular barrier for plant selective nutrient absorption. There were mainly two stages in differentiation of endodermis, of which in differentiation stage I, lignin was continuously deposited on lateral and radial walls of endodermis cells near the root tip, forming Casparian strips. The nature of Casparian strips was a local modification on the primary wall of endodermal layer, which was formed by the lignin polymer “impregnate” the primary wall. The complete Casparian strips show a continuous belt thickening structure, which blocked the apoplast transport pathway, prevented the diffusion of solutes between cell walls, and forced solutes to transport through the plasma membrane. In differentiation stage II, and based on the Casparian strips, hydrophobic suberin was deposited on six cell walls of endodermal cells, forming suberin lamellae structure, which inhibited the transmembrane transport of substances and was a protective barrier structure.

Development of Casparian strips and suberin lamellae structure are regulated by their own growth and development mechanism and closely regulated by external environmental factors. The structure of endodermis could respond to the stress environment, and the lack of necessary mineral elements, including potassium, iron or sulfur, may cause changes in composition and structure of the Casparian strips and suberin lamellae. The above change was called plant phenotypic plasticity, whose most significant function was to support plants to adapt to the environment, integrate environmental information, optimize nutrient absorption, and maintain ion homeostasis in plants, so as to improve their survival under stressful environment. A complete suberin lamellae barrier was capable of preventing calcium ions from flowing in and potassium ions from seeping out, maintaining the balance of calcium/potassium ions in plants, supporting to regulate calcium signaling system, promoting plants photosynthesis, and improving stress resistance of crops. The paper comprehensively introduced the general development mode of plant endodermis, and the structure, concluded the composition and formation regulation mechanism of Casparian strips and suberin lamellae, and discussed the changing law of endodermis plasticity responding to abiotic stress and its importance for maintaining plant ion homeostasis, as well as prospected the future research direction, providing a new idea for cultivating new stress-resistant species.

endodermis, Casparian strip, suberin lamellae, ion homeostasis, phenotypic plasticity, abiotic stress

doi: [10.1360/TB-2022-0971](https://doi.org/10.1360/TB-2022-0971)