

· 实验室介绍 ·



高铁群, 2024年12月起任深圳大学生命与海洋科学学院特聘教授, 博士生导师, 课题组长。实验室以模式植物拟南芥、粮食作物水稻和玉米为研究对象, 围绕根系发育和环境适应性开展系统性研究。特别关注细胞壁中的疏水性扩散屏障(如木质化凯氏带和木栓质片层等)在植物水分和养分吸收、光合产物运输和环境适应性进化中的重要功能。相关研究发表在*Science*、*Nature Plants*、*Molecular Plant*、*PLoS Biology*、*Plant Journal*等期刊上, 并获得国家高层次青年人才引进计划、英国皇家学会牛顿国际学者基金(Newton International Fellowship)、博新计划、“超级博士后”等人才项目资助。2025年获*Journal of Plant Physiology*评选的Young Scientist Award。未来, 期望通过对扩散屏障的改造提升作物在全球气候变化背景下, 应对高温、干旱、洪涝等环境胁迫的能力, 保障我国农业生产安全。

植物细胞壁调控矿质营养稳态的研究进展

邱华鹏 朱美君 高铁群*
(深圳大学生命与海洋科学学院, 深圳 518060)

摘要 植物细胞壁(plant cell wall)是植物直接与外界环境接触的细胞结构, 包括初生壁、次生壁和胞间层等三种类型, 不同类型细胞壁的物质组成有所差异, 主要包括纤维素、半纤维素和果胶等多种多糖和细胞壁蛋白, 这些物质组成复杂有序的细胞壁结构, 使植物细胞壁在细胞支撑与保护、细胞与外界物质交换以及信号感知过程中均具有重要作用。细胞壁与植物矿质元素稳态之间存在深刻联系。一方面, 部分矿质元素, 如钙、镁等, 可以作为细胞壁组分合成酶辅因子、细胞壁网络的组成成分或信号分子, 在植物细胞壁的发生与发育过程中起调控作用。另一方面细胞壁也调控矿质元素的吸收与运输。果胶等细胞壁多糖能够螯合金属阳离子, 使细胞壁发挥离子“库”的作用。根系内皮层细胞壁中疏水性木质化和木栓质化修饰会形成扩散屏障, 调控水和养分在根中径向运输。扩散屏障是植物适应复杂环境, 应对多种胁迫的关键结构, 已成为植物发育生物学和逆境生物学的热点领域。该文旨在综述植物细胞壁组分和结构与离子间的互作关系, 重点总结细胞壁扩散屏障发育研究的最新进展及其在调控植物水分和养分稳态中的重要作用。

关键词 细胞壁; 矿质营养; 根系; 扩散屏障; 环境适应性

Research Progress on the Regulation of Mineral Nutrient Homeostasis by Plant Cell Wall

收稿日期: 2025-08-22

接受日期: 2025-09-16

国家自然科学基金优秀青年基金(海外)资助的课题

*通信作者。Tel: 0755-26958895, E-mail: yiqun.gao@szu.edu.cn

Received: August 22, 2025

Accepted: September 16, 2025

This work was supported by the National Natural Science Foundation for Excellent Young Scientists Fund Program (Overseas)

*Corresponding author. Tel: +86-755-26958895, E-mail: yiqun.gao@szu.edu.cn

QIU Huapeng, ZHU Meijun, GAO Yiqun*

(College of Life Sciences and Oceanography, Shenzhen University, Shenzhen 518060, China)

Abstract The plant cell wall is a cellular structure directly interfacing with the external environment, and comprises three main types: the primary wall, the secondary wall, and the middle lamella, which composed of varying types and proportions of cell wall polysaccharides—cellulose, hemicellulose, and pectin, etc—along with cell wall proteins. Those components form a complex and highly organized structure that enables the cell wall playing crucial roles in cell support and protection, material exchange, and signal perception. Plant cell wall has deep interaction with nutrient homeostasis. Certain mineral elements, such as Ca (calcium) and Mg (magnesium), act as co-factors for cell wall biosynthetic enzymes, structural components of the wall network, or signaling molecules, thereby regulating the initiation and development of the plant cell wall. Meanwhile, the movement of mineral elements is reciprocally constrained by the plant cell wall. Cell wall polysaccharides, such as pectin, can chelate metal cations, enabling the cell wall to function as an ion sink. The hydrophobic lignification and suberization of endodermal cell wall in root construct the diffusion barriers, which are key structures in regulating the radical transport of water and nutrient. The diffusion barriers play vital roles in plant environmental adaptation, especially in dealing with abiotic stress. Their key biological significances make the diffusion barriers an emerging hotspot in plant developmental biology and stress biology research. This article aims to review the interactions between the components and structure of plant cell wall and ions and summarize the recent advances in diffusion barrier development and the critical roles of cell wall diffusion barriers in regulating plant water and nutrient homeostasis.

Keywords cell wall; mineral nutrients; root; diffusion barriers; environmental adaptations

作为植物与环境直接接触的细胞结构, 植物细胞壁 (cell wall) 在植物适应陆地环境过程中发挥了重要作用。植物细胞壁包括初生壁 (primary cell wall)、次生壁 (secondary cell wall) 和胞间层 (middle lamella)^[1-3] 等三种类型, 它们相互协调, 在为植物细胞提供机械支撑和保护的同时, 还能保证细胞生长时体积扩大的需求^[4-5]。在微观层面, 植物细胞壁组成成分多样, 又能各自按照一定规律组成复杂有序的网状结构^[6], 这是细胞壁动态调控的结构基础, 同时也为植物细胞与外界环境进行的物质交流提供缓冲空间。木质素和木栓质等疏水性物质在次生细胞壁的特异沉积, 使植物调控水分和离子运输的能力大大增强。

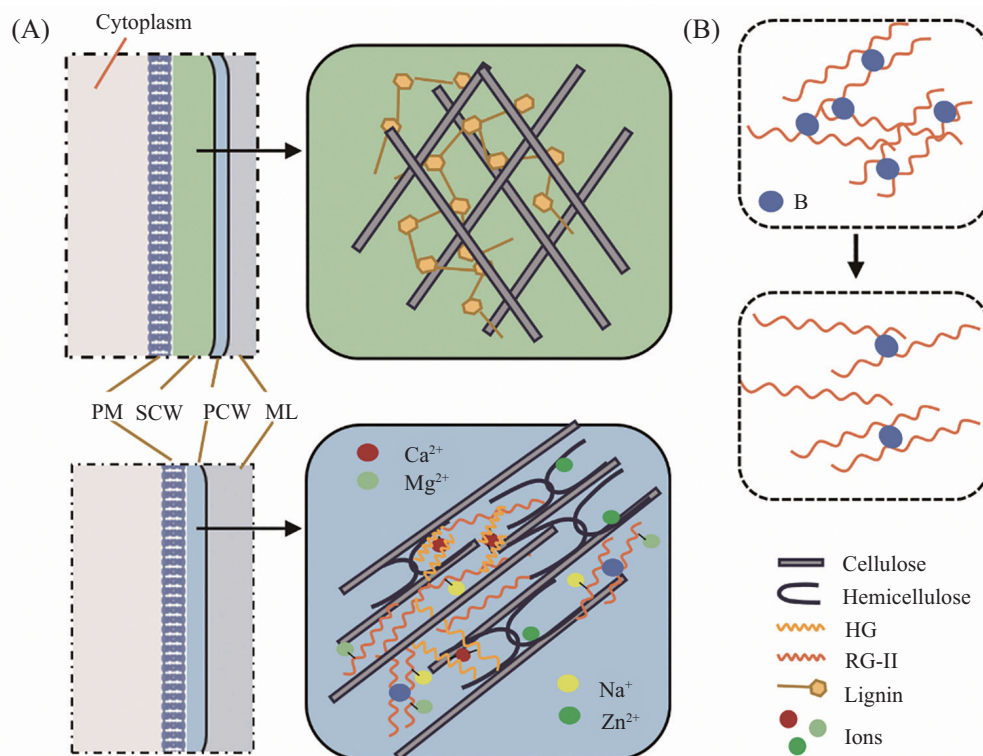
在植物细胞壁发生和发育过程中, 矿质元素发挥了重要作用^[7]。矿质元素既可以作为调节细胞壁发育状态的信号^[8], 又在细胞与环境的物质交换中受细胞壁制约^[9-10]。本文在细胞壁研究的经典框架基础上, 聚焦前沿进展, 总结矿质元素对植物细胞壁形成和发育的影响, 重点介绍植物细胞壁组分及扩散屏障在调控植物水分和离子稳态方面的作用, 探讨细胞壁在植物应对逆境胁迫中能够发挥的作

用和潜力。

1 植物细胞壁的结构和物质组成

植物细胞壁组成和结构的动态性和复杂性使相关领域研究充满挑战。得益于现代生物学、物理学、化学和计算机科学等学科的理论和技术进步, 一系列与细胞壁生物合成和发育相关的基因及其功能被陆续解析^[11-18], 使人们能够从更微观的角度观察或解析植物细胞壁组成成分的生物合成过程、细胞壁网络的结构组成和动态变化特点^[19-23]。

胞间层位于相邻细胞之间, 主要由果胶质构成, 负责细胞间的黏连^[3] (图1)。初生壁存在于所有活的植物细胞中, 厚度约为1~3 μm , 主要由纤维素 (cellulose)、半纤维素 (hemicellulose) 和果胶 (pectin) 组成 (图1), 三者在初生壁中干物质量比例约为1:1:2^[24]。初生壁具有较大的可塑性, 能够随细胞生长而延展^[25-27]。次生壁则是在细胞停止生长后, 在初生壁内侧继续积累的细胞壁层, 厚度约为5~10 μm , 主要由纤维素和木质素构成 (图1), 赋予了细胞壁较大的机械强度^[2,27-28]。不同于初生细胞壁, 次生细胞壁主要存在于为植物提供支撑或输导作用的细胞中。



A: 左上为成熟细胞的细胞壁结构示意图, 右上为次生细胞壁组成成分示意图, 左下为发育中细胞的细胞壁结构示意图, 右下为初生细胞壁组成成分示意图。B: 硼与RG-II交联调控细胞壁基质孔径的示意图。PM: 细胞膜; SCW: 次生细胞壁; PCW: 初生细胞壁; ML: 胞间层。

A: schematic structure of the cell wall of a mature cell (top left); composition of the secondary cell wall (top right); schematic structure of the cell wall of a developing cell (bottom left); composition of the primary cell wall (bottom right). B: crosslinking of boron with RG-II. PM: plasma membrane; SCW: secondary cell wall; PCW: primary cell wall; ML: middle lamella.

图1 植物细胞壁的结构和组成成分示意图(根据参考文献[5,28,38,49]等绘制)

Fig.1 Schematic diagram of the structure and composition of the plant cell wall (adapted from references [5,28,38,49,etc])

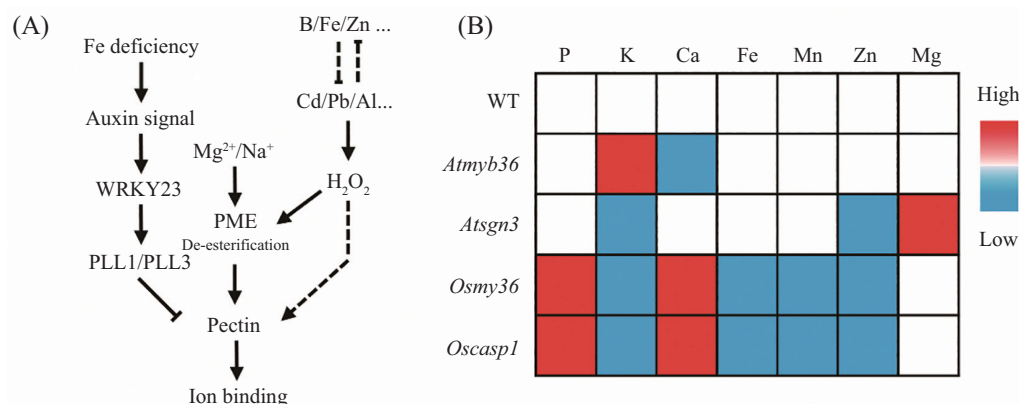
果胶是细胞壁中结构和功能最为复杂的多糖, 主要由共价连接的半乳糖醛酸组成^[29], 包括同半乳糖醛酸(homogalacturonan, HG)、半乳糖醛酸-鼠李糖聚糖-I(rhamnogalacturonan I, RG-I)、半乳糖醛酸-鼠李糖聚糖-II(rhamnogalacturonan II, RG-II)和木半乳糖醛酸(xylogalacturonic acid, XGA)等。果胶不仅是细胞间连接的关键物质, 其羧基上动态去甲酯化/甲酯化修饰还直接影响细胞壁的孔隙度与离子通透性^[29-31], 是细胞壁调控矿质元素稳态的关键组分之一。

初生细胞壁的核心组分——纤维素、半纤维素和果胶的生物合成在特定亚细胞区室中精密分工完成。纤维素是细胞壁中含量最多, 也是最稳定的结构单元, 由 β -1,4-葡萄糖链通过氢键形成结晶纤维, 并聚集成直径约5~30 nm的微纤丝^[11,32-33]。微纤丝通过定向排列形成细胞壁的骨架网络, 其结晶度与排列角度决定了细胞壁的机械强度与方向性^[5]。

半纤维素, 包括木聚糖、木葡聚糖、甘露聚糖、葡甘露聚糖等^[34], 其合成始于高尔基体。半纤维素主链通常被各种具有特定模式的糖基残基取代, 导致其结构和理化性质产生差别。这些侧链基团与纤维素微纤丝、果胶及木质素通过氢键、离子键及共价键广泛交联, 形成网络填充基质, 同时侧链基团上羧基和羟基位点赋予半纤维素阳离子结合特性。

2 细胞壁发生与矿质营养稳态存在相互作用

在细胞生长过程中, 细胞壁发生是动态可控的。半纤维素通过氢键与纤维素微纤丝形成的刚性骨架交联, 形成张力缓冲网络^[4], 细胞壁需要扩张时, 扩张蛋白(expansins)可逆打断纤维素-半纤维素氢键, 促进细胞壁延展^[35]; 果胶甲酯化程度影响细胞壁基质的机械强度和孔径^[36], 果胶裂解酶(pectate lyase, PL)和果胶甲酯酶(pectin methylesterase,



A: 矿质元素, 如Fe、Mg、Cd等, 对果胶含量和甲酯化水平的调控(根据参考文献[38,40-42]等绘制)。B: 扩散屏障突变体地上部(叶片)离子组的变化(根据参考文献[57,79-80,98]等绘制)。

A: regulation of pectin content and methylesterification levels by mineral elements such as Fe, Mg, Cd, etc (adapted from references [38,40-42,etc]). B: changes in the ionome of the shoot (leaves) of diffusion barrier mutants (adapted from references [57,79-80,98,etc]).

图2 细胞壁调控矿质元素稳态的分子机制

Fig.2 Molecular mechanisms of cell wall-mediated regulation of mineral element homeostasis

PME)等能够动态修饰果胶网络, 共同协调细胞壁的塑性^[30,37]。

2.1 矿质元素能够通过结构交联、酶活调控和信号转导等方式参与细胞壁动态组装

Ca²⁺作为核心结构因子, 与去甲酯化的HG羧基形成刚性的“蛋盒”交联网络(图1A), 赋予初生壁机械强度^[36]。缺Ca²⁺诱导植物提高果胶甲酯化水平并增强扩张蛋白活性补偿机械损失。硼(B)则以硼酸二酯键交联RG-II的两侧链, 稳定果胶的三维结构^[38](图1B)。缺B会导致RG-II单体化, 造成壁层孔隙增大和渗透性失衡^[39]。Mg²⁺作为果胶甲酯酶的辅因子, 通过调控果胶甲酯化程度来平衡细胞壁的可塑性与刚性^[40](图2A)。Mg²⁺还能竞争性结合果胶羧基位点, 拮抗Ca²⁺交联, 防止细胞壁过早硬化。缺铁(Fe)使拟南芥 *WRKY23* 在根中转录活性增加, 降低根细胞壁果胶含量和酯化水平, 促进质外体Fe³⁺的释放^[41](图2A); 重金属镉(Cd)则可能通过诱导内源性H₂O₂调控水稻根中果胶合成和果胶甲酯酶活性, 提高细胞壁果胶含量和酯化程度, 促进根细胞壁对Cd的吸附^[42](图2B), 这种细胞壁反应可能同样存在于铅(Pb)、铝(Al)、铜(Cu)等重金属胁迫条件。

2.2 细胞壁活动对矿质元素稳态也有调控作用

作为最大的胞外Ca²⁺库, 细胞壁能够缓冲胞质Ca²⁺浓度的波动。细胞壁释放的Ca²⁺还能充当信号分子, 激活钙调蛋白(calmodulin, CaM)和Ca依赖性蛋白激酶(calcium-dependent protein kinase, CDPK)^[43], 参与

调控气孔关闭、逆境响应等过程。例如, 干旱条件下ABA诱导的Ca²⁺内流可通过CDPK磷酸化质膜K⁺/Cl⁻通道, 降低膨压以关闭气孔^[44]。B过量时, 植物通过促进木质素沉积来提高细胞壁层密封性, 限制B内流^[45]。根质外体中的Fe³⁺常通过细胞壁果胶螯合储存。在Fe³⁺过量时, 果胶能够螯合Fe³⁺, 减轻氧化损伤^[46]。缺Fe时糖基转移酶CDI催化RG-II半乳糖基化修饰壁结构释放螯合Fe, *cdi*突变体因细胞壁结合Fe增加从而阻碍了Fe的再动员^[47]。半纤维素能通过其羟基/羧基络合锌(Zn²⁺), 降低Zn²⁺向地上部的转运效率^[48], 这在水稻等半纤维素含量高的植物中尤为显著, 其根部滞留Zn²⁺的能力远强于叶菜类植物。

当植物面临如盐胁迫时, 根细胞壁中果胶甲酯酶活性升高, 促进去甲酯化果胶生成, 从而促进Ca²⁺交联以阻隔Na⁺渗透, 维持离子平衡^[49]。此过程受β-1,4-半乳聚糖动态调控——其过量积累增大壁孔隙加剧Na⁺内流, 而转录因子BPC1/BPC2通过抑制半乳聚糖合成酶GALS1表达限制Na⁺积累以提升耐盐性^[50]。在重金属胁迫下, 水稻根去除果胶后Zn²⁺吸附量增加53.7%, 而去除半纤维素后吸附量骤降^[51], 证实细胞壁能够通过果胶降解与半纤维素增加等重构调节金属滞留能力。

3 细胞壁扩散屏障调控植物水分和矿质元素平衡

植物依靠根系固着在土壤中, 根系是植物获取

水分和矿质营养的最主要器官,也是植物适应复杂环境的重要节点。根系在适应环境的漫长过程中演化出了多种机制以实现水和养分的高效利用和精准调控,其中一项关键的结构创新是扩散屏障的出现,包括维管植物根中出现的木质化凯氏带(Casparian strip, CS)^[52]以及种子植物演化出的木栓质片层(suberin lamellae, SL)^[53](图3A)。疏水性木质素在内皮层细胞径向和横向壁上特异沉积,并与细胞膜紧密粘连,形成的环状凯氏带结构,阻断了水分和矿质元素在皮层和内皮层细胞间的质外体扩散途径^[54](图3B);同样高度疏水的木栓质片层则覆盖整个内皮层细胞,阻止物质跨膜运输,但这不影响质外体途径^[54](图3B)。扩散屏障的形成使内皮层成为根系吸收水分和矿质元素的“检查点”^[55],确保植物对矿质元素的吸收具有高度选择性,在维持植物水分和养分稳态中具有重要意义。我们将对此部分进行重点介绍。

3.1 凯氏带的建成

虽然早在1856年,Robert CASPARY^[52]就发现植物根系中存在凯氏带这一特殊结构,但直到本世纪初人们才确定凯氏带的物质组成主要是木质素^[56]。木质素在很多分化与发育完成的植物细胞壁中都有沉积,但只有在内皮层细胞壁中央区域特异沉积并与细胞膜粘连的木质素才能形成连续有功能的屏障结构。在过去十年中,通过全面的遗传和离子组学筛选,人们在理解凯氏带的形成方面取得了显著进展。

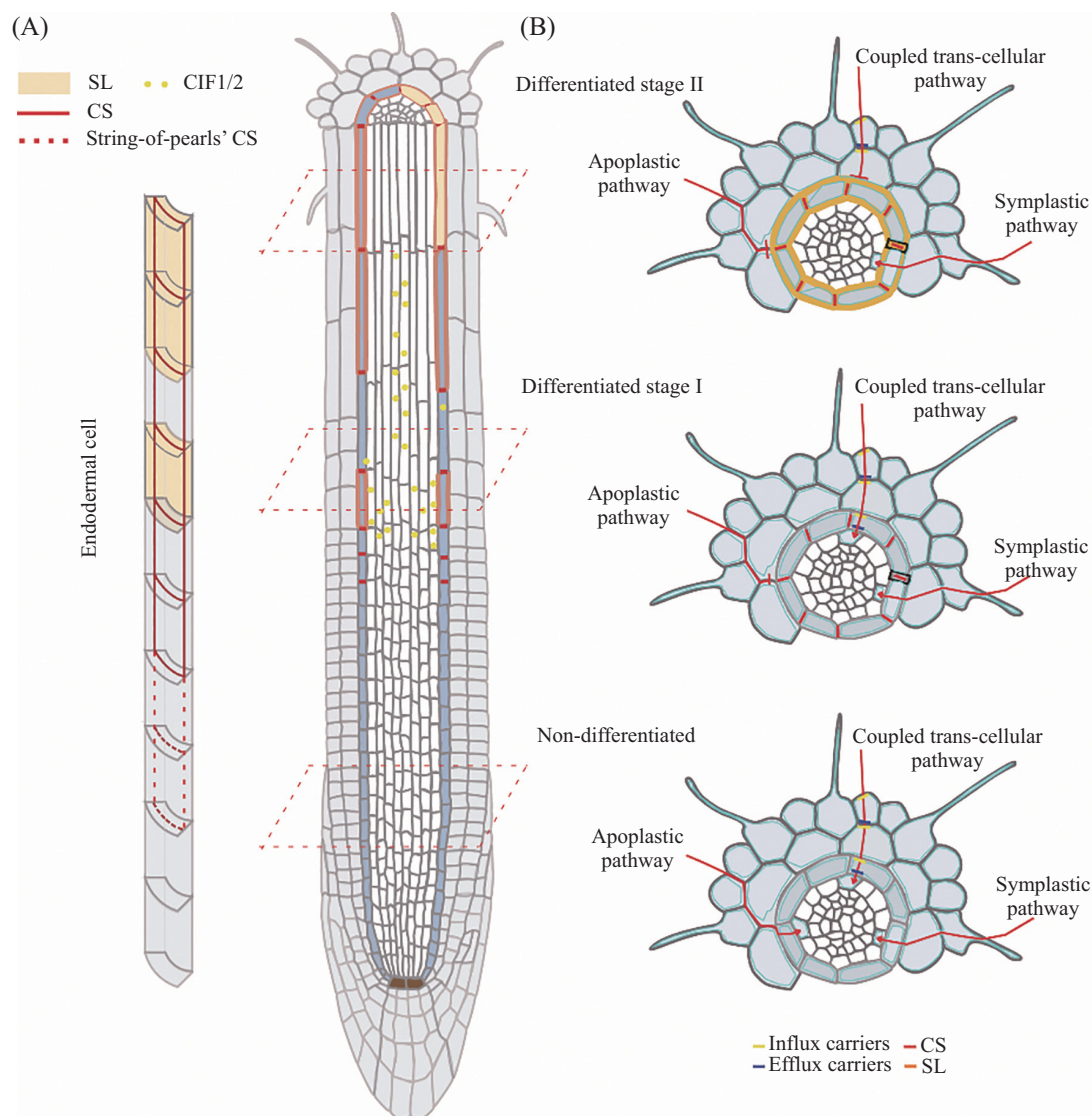
3.1.1 凯氏带木质化的分子机制 拟南芥中凯氏带的起始受MYB36调控^[9,57]。MYB36在内皮层细胞特异表达,能够调控大多数参与凯氏带形成基因的表达^[9],如与木质素单体活化相关的NADPH氧化酶RBOHF和过氧化物酶(oxidase, PER)^[58-59],影响木质素聚合与精确定位的凯氏带结构域蛋白(Casparian strip membrane domain proteins, CASPs)^[60]和引导蛋白(dirigent proteins, DPs)^[61-62]等的表达。

作为凯氏带的组成物质,木质素单体可以在内皮层细胞通过苯丙烷途径自主合成^[63]。细胞内合成的木质素单体经由未知的转运途径被运输到质外体中。质外体中的木质素单体被细胞壁中局部存在的氧化系统中激活^[58-59],随后通过自由基偶联形成最终的木质素聚合物。拟南芥中木质素单体氧化激活系统主要由精确定位在凯氏带处的NADPH氧化

酶RBOHF^[58]和过氧化物酶PER3、PER9、PER39、PER72和PER64等组成^[59]。RBOHF主要负责生成H₂O₂,随后PERs以H₂O₂为底物催化产生自由基,进而激活木质素单体并启动后续聚合反应。活化后的木质素单体在DPs的参与下发生聚合。DPs在木质素单体二聚化过程中发挥立体选择性控制作用^[64-66],它们本身不能催化反应生成酚氧自由基,但能借助其他氧化酶生成的自由基,使两个手性相同的木质素单体耦合。定位于细胞壁的富含甘氨酸结构的DPs成员之一——ESB1(enhanced suberin 1),是首个被报道在凯氏带处沉积木质素所必需的DP^[61]。ESB1的定位模式与凯氏带形态高度吻合,ESB1突变会导致拟南芥中凯氏带形成缺陷。我们最近的发现表明,拟南芥中ESB1、DIR25、DIR9、DIR24、DIR16和DIR18等DPs亚家族成员,可以形成异源三聚体并直接参与木质素单体的二聚化^[62]。由DP蛋白参与的木质素合成和沉积过程贡献了凯氏带早期约75%的木质素来源,并且这一阶段的凯氏带木质素沉积呈现不连续的“珍珠串(string-of-pearls)”状。

随着凯氏带的成熟,“珍珠串”状的不连续木质素区域之间的空隙逐渐被由“Schengen”途径参与的木质化途径所填补。该途径中发挥最主要功能的是两个小肽——凯氏带完整性因子1和2(Casparian strip integrity factor 1 and 2, CIF1/2)(图3A)及其凯氏带处细胞膜上的受体SGN3(Schengen 3)^[67]。在早期未形成连续木质素沉积的根中,中柱分泌的CIF1/2,通过质外体自由扩散到达内皮层后,在凯氏带处与其受体SGN3结合^[67-68],激活下游多个PER和另外一组DPs蛋白的表达,从而催化木质素的合成并填充了“珍珠串”状木质素区域间的空隙,形成结构完整的凯氏带。一旦凯氏带成熟并封闭了内皮层,CIF肽的扩散即被阻断,导致Schengen途径失活^[69]。两项独立研究表明,在非内皮层细胞中构建功能性凯氏带,既需要通过MYB36上游转录因子SHR激活MYB36,也需要添加CIF肽以诱导Schengen途径^[70-71],进一步表明凯氏带木质化需要MYB36途径和Schengen途径的协同作用。

MYB36和Schengen途径协同实现凯氏带完整性,但二者激活木质素合成的机制可能不同。通过CIF2处理激活Schengen通路可促进MYB36靶基因(如CASPs、PERs和ESB1)的表达^[72-73],但一些不受MYB36调控的DPs也被诱导表达^[62]。在一些凯氏带



A: 内皮层中凯氏带和木栓质片层的发育结构(改编自参考文献[54])。内皮层凯氏带和木栓质片层的发育均经历从无到有、从不连续到连续的过程。其中凯氏带的建成代表内皮层细胞分化的第一阶段, MYB36起始凯氏带建成, 造成“珍珠串”状的木质素沉积, 随后中柱分泌的小肽CIF1/2移动到内皮层, 激活Schengen途径, 补全MYB36途径沉积木质素的缝隙。木栓质片层的形成晚于有功能的凯氏带, 代表内皮层细胞分化的第二阶段。B: 内皮层不同分化阶段, 扩散屏障对物质运输方式的调控。内皮层细胞未分化时, 营养物质可通过质外体途径、共质体途径和转运蛋白依赖的跨膜运输途径进出植物根系; 内皮层细胞分化的第一阶段, 凯氏带阻断了营养物质在皮层和中柱细胞间的质外体自由扩散, 使根系能够对吸收的矿质元素进行选择, 同时在一定程度上限制了水分和矿质元素从中柱向外泄露, 增强根系对营养物质的吸收能力; 内皮层细胞分化的第二阶段, 木栓质片层均匀覆盖内皮层细胞, 阻断内皮层细胞物质的跨膜运输, 进一步封闭内皮层, 这几乎完全限制水分和矿质元素的泄露, 促进营养物质向地上部移动。

A: developmental structure of the Casparian strip and suberin lamellae in the endodermis (adapted from reference [54]). Both the Casparian strip and suberin lamellae develop progressively from absent to present and from discontinuous to continuous. The establishment of the Casparian strip represents the first stage of endodermal cell differentiation. MYB36 initiates Casparian strip formation, resulting in a “bead-on-a-string” pattern of lignin deposition. Subsequently, the small peptides CIF1/2 secreted from the stele move to the endodermis and activate the Schengen pathway, filling the gaps in lignin deposition left by the MYB36 pathway. Suberin lamellae formation occurs later than functional Casparian strip development and represents the second stage of endodermal cell differentiation. B: regulation of material transport by diffusion barriers at different stages of endodermal differentiation. When endodermal cells are undifferentiated, nutrients can enter and exit the plant root via the apoplastic pathway, symplastic pathway, and transporter-dependent transmembrane transport. During the first stage of endodermal differentiation, the Casparian strip blocks the free apoplastic diffusion of nutrients between the cortex and stele, enabling selective absorption of mineral elements by the root. It also partially restricts the leakage of water and minerals from the stele, enhancing the root's nutrient uptake capacity. In the second stage of endodermal differentiation, suberin lamellae uniformly cover the endodermal cells, blocking transmembrane transport and further sealing the endodermis. This almost completely restricts the leakage of water and mineral elements, promoting the upward movement of nutrients to the shoot.

图3 凯氏带和木栓质片层的结构及调控物质运输的功能

Fig.3 Structure and transport-regulatory functions of the Casparian strip and suberin lamellae

功能受损的突变体中,如*esb1*、*casp1 casp3*、*myb36*以及DP突变体,Schengen途径持续激活引起内皮层细胞中木质素异位沉积^[74-75]。与正常凯氏带沉积的木质素相比,由Schengen途径产生的异位木质素表现出不同的拉曼光谱特征^[75],暗示Schengen途径可能通过一套不同的DPs来控制木质化过程。

3.1.2 凯氏带处细胞壁与细胞膜实现紧密连接的分子机制 凯氏带处木质素在细胞壁的沉积可以阻断相邻内皮层细胞壁之间的质外体扩散。然而细胞壁与细胞膜之间仍然存在缝隙,凯氏带如何实现对细胞壁与细胞膜之间缝隙的密封呢?

早在1926年,人们就发现质膜(plasma membrane, PM)靠近凯氏带的部分紧密附着在细胞壁上^[76]。这种紧密黏附被认为是阻断质外体扩散的关键步骤。多项研究表明,这种植物特有的质膜-细胞壁黏附与木质素沉积无关,而是由CASP和DPs介导的^[62,74-75]。在拟南芥中,CASP1~5的五突变体(*caspQ*)以及内皮层DP的三组双突变体(*esb1 dir25*、*dir9 dir24*和*dir16 dir18*)中质膜-细胞壁黏附均缺失^[62,74],表明质膜-细胞壁黏附需要定位于质膜的CASP和定位于细胞壁的DP共同作用。同时,*caspQ*突变体在凯氏带缺陷和木栓质片层过度积累方面表现出的表型几乎与DP双突变体一致,说明在凯氏带形成过程中,这些蛋白在同一途径发挥作用。此外,在*dir16 dir18*突变体背景下,CASP1不能在凯氏带结构域富集,而是在细胞膜上均匀分布,进一步说明CASP在凯氏带结构域的特异性定位是由DPs决定的^[62]。

有假说认为,CASP和DPs不仅在遗传上相互作用,而且在物理上能够形成复合物。最近在水稻中发现的GAPLESS蛋白验证了这一假设^[77]。GAPLESS1、2和3是水稻中一组C-端富含甘氨酸/丙氨酸/脯氨酸的蛋白,位于细胞壁凯氏带处,能与定位于质膜的OsCASP1形成紧密复合物,介导质膜与细胞壁在凯氏带结构域的黏连^[77]。拟南芥DPs蛋白中ESB1和DIR25的N-端也有一段富含甘氨酸的序列^[77],这种特征序列能帮助蛋白在细胞壁定位,暗示拟南芥ESB1和DIR25可能是具有介导质膜-细胞壁黏附和凯氏带结构域处局部木质素生物合成双重功能的新DPs蛋白。此外,利用基于人工智能的蛋白复合体预测,我们发现拟南芥中的CASP1~4可能与DPs异源三聚体形成一个七聚蛋白复合物^[62],说明CASP与DPs的互作机制可能是物种间保守的,但这一复

合物预测结果仍需实验验证。

通过反向或正向遗传学方法,在玉米、水稻等植物中也已鉴定出拟南芥凯氏带调控基因的同源基因,如*OsMYB36*^[78]、*OsCASP1*^[79]、*OsCIF1/2*^[80]、*OsSGN3*^[80]、*OsDIR55*^[81]、*ZmESBIL*^[82]和*BrSGN3*^[83]等。功能特征分析表明,这些同源基因在各自物种中的功能与拟南芥同源蛋白相似,均能调控凯氏带的形成。这说明凯氏带建成机制在不同物种中是保守的。

3.2 木栓质片层的建成

木栓质是一种由长链羟基脂肪酸、 α,ω -二羧酸、脂肪醇与酚类单体通过甘油桥连接组成的生物高分子化合物,具有疏水性^[84]。木栓质片层广泛存在于裸子植物和被子植物的内皮层细胞中,在整个细胞的次生细胞壁处呈连续的片层状沉积,封闭整个细胞以阻断物质跨膜运输^[85](图3A)。与木质素类似,木栓质的合成也涉及三个主要步骤:细胞内单体前体的生物合成、单体向质外体的运输以及单体在细胞壁中的聚合^[84]。

木栓质单体在细胞内合成后,需要跨过细胞膜并释放到细胞外基质中进行聚合。这一过程可能有两种实现方式,即G型ATP结合盒转运蛋白(ATP-binding cassette group G, ABCGs)介导的单体转运和囊泡运输参与的单体转运^[86]。

拟南芥AtABCG1、2、6和20在进化上属于同一分支,均表现出在内皮层表达的模式^[87]。AtABCG2、6和20的功能缺失会影响木栓质生物合成基因的表达,导致根部木栓质单体的积累^[87]。对AtABCG1的功能研究发现,*Atabcg1*突变体中长链脂肪酸和脂肪醇的水平发生改变^[88]。水稻或马铃薯中*AtABCG1*同源基因突变均会导致植物出现不同程度的木栓质合成缺陷^[89-90],影响外皮层屏障功能。这些研究说明ABCG1、2、6和20可能是运输木栓质单体的关键候选基因。但至今没有直接证据证明它们对木栓质单体具有转运活性。

另一种长期存在的假说认为,木栓质单体的运输是由分泌囊泡介导的^[91]。最近一项研究发现,胞外囊泡管状结构(extracellular vesicular-tubular structures, EVs)与内皮层的木栓质化密切相关。在*lotr2/exo70a1*、*esb1*、*casp1_casp3*等CS缺陷突变体中,内皮层木栓质化增强,细胞外囊泡积累,形成囊泡聚合体^[91]。用脱落酸诱导根的木栓质化时,出现相似表

型。这说明囊泡运输可能参与木栓质单体向体外转运。但该过程的具体机制及功能蛋白仍需进一步鉴定。

与已深入研究的单体合成及近期在单体运输方面取得的进展相比,人们对木栓质聚合和降解的了解甚少。直到最近才发现两组GDSL型酯酶/脂肪酶蛋白(GDSL-type esterase/lipase proteins, GELPs),在侧根发生时参与内皮层木栓质降解和聚合^[92]。*GELP12/55/72/73/81*受生长素信号诱导表达,而*GELP22/38/49/51/96*在生长素处理时的表达水平则降低。在内皮层中过表达*GELP12/55/73*可显著降低根的木栓质化水平。而在*gelp22/38/49/51/96*五突变体根中几乎检测不到木栓质,说明在侧根发育过程中,*GELP22*、*38*、*49*、*51*和*96*作为木栓质聚合酶发挥作用,而*GELP12*、*55*、*72*、*73*和*81*则在整个根发育过程中均作为木栓质降解酶发挥作用^[92]。此外,最近的一项报道表明,GELPs也参与拟南芥根周皮的木栓质化,该过程受MYB36亚分支转录因子MYB68和MYB84的调控。

3.3 扩散屏障调控植物水分和离子稳态

内皮层扩散屏障的主要作用就是调控水分和矿质元素的移动和稳态,扩散屏障缺陷突变体常表现出水分和养分稳态失衡。

在*esb1*和*myb36*突变体中,根系水传导率以及质膜水通道蛋白(plasma membrane intrinsic proteins, PIPs)和液泡膜水通道蛋白(tonoplast intrinsic proteins, TIPs)的表达水平均显著降低,说明凯氏带完整性可能影响水通道蛋白活性^[75],进而调控植物对水分的吸收。但在*esb1 sgn3*和*myb36 sgn3*双突变体中,水通道蛋白活性的降低得以恢复^[75],表明当凯氏带受损时,Schengen途径可能抑制共质体水分运输。近期,结合重水(D₂O)的高分辨率拉曼共聚焦显微镜技术,实现了对活体根系水动力学的非侵入性监测^[93]。利用这一技术,研究发现在表达*pCASPI::CDEF*使内皮层木栓质片层被降解,但保持凯氏带完整的植物中,水分能更快地进入根系维管系统^[93-94]。而在*myb36 sgn3*这一凯氏带完全缺失突变体中表达*pCASPI::CDEF*,皮层、表皮及根际中检测到更多的D₂O。这表明功能性凯氏带对于防止维管系统向外渗漏水分至关重要,而正常条件木栓质片层不利于水分进入维管束。然而,当暴露于渗透胁迫时,木栓质片层也能阻止维管束渗漏水分,并促进水分从根向地上部的运输。尤其在蒸腾压差大于1.5 MPa时,木

栓质片层能减少根系径向水分回流,提升30%~50%的水分利用效率^[95]。木栓质片层促进水分利用可能为种子植物的成功进化作出了巨大贡献^[94]。通过分析一组涵盖维管植物所有主要进化谱系的代表性植物物种,研究人员发现参与木栓质单体合成与运输、聚合以及木栓质转录调控相关的基因在种子植物的最近共同祖先中扩张^[94],推测这些基因在陆生植物最近共同祖先中的存在促进了木栓质的代谢,帮助种子植物更好地适应了石炭纪末期地球气候由湿变干的转变,并取得了巨大的进化优势。

水分流动的变化常常改变矿质元素在植物体内的移动和积累。在拟南芥中,与MYB36通路相关的突变体(如*myb36*^[91]、*esb1*、*casp1 casp3*和DPs多突变体^[62,96])叶片离子组表现出K含量增加,Ca含量减少等特征,Schengen途径中*sgn3*突变体叶片中的K和Zn含量降低,Mg含量增加^[97](图2B),而*myb36 sgn3*双突变体中凯氏带的完全缺失导致更为严重的离子组波动^[75],如K含量降低、锰(Mn)含量降低以及锂(Li)、Na和S含量升高。水稻凯氏带缺陷也会造成植物离子组紊乱。对已知的凯氏带突变体*Osmyb36*^[78]、*Oscasp1*^[79]和*Oscif1/2*^[80]进行离子组分析,发现它们均存在叶片P、Ca和锶(Sr)含量升高,而K、Fe、Mn和Zn含量降低的相似变化(图2B)。玉米ZmESBL是拟南芥ESB1的同源蛋白,能调节玉米叶片中的Na/K平衡^[82],其自然变异还能赋予不同玉米种质蒸腾依赖性的盐耐受性。这些现象表明功能性凯氏带在维持植物营养稳态中起着至关重要的作用。与凯氏带在营养稳态中的显著影响相比,木栓质片层对营养调节的影响更为温和。在野生型拟南芥的内皮层中表达*pCASPI::CDEF*和*pELTP::CDEF*降解木栓质片层后,拟南芥地上部K含量降低,Li、Mg和Na含量升高^[98]。此外,消除内皮层的木栓质片层降低了植物的耐盐性,并导致了植物对干旱胁迫的敏感性增加^[98]。

根系扩散屏障还能感知和响应环境信号,调整扩散屏障发育状态,参与植物对生物或非生物胁迫的响应。在根部K感知中,Schengen途径对于通过磷酸化RBOHD诱导ROS/Ca²⁺信号通路至关重要^[99],该通路可激活下游的K缺乏响应。此外,低K信号的传递可以加速功能性凯氏带的形成。多种非生物胁迫条件,如养分供应不足、盐分、干旱和重金属毒性,会不同程度地影响内皮层的木栓质化。Fe、Mn和Zn的缺乏会降低木栓质的水平,而K和S的缺乏则会

促进木栓质的沉积^[54]。消除内皮层的木栓质片层会降低植物对盐胁迫的耐受性,凸显了木栓质片层的可塑性响应在植物环境适应性中的关键作用^[98,100]。

4 讨论和展望

全球气候变化造成的高温、干旱、洪涝等极端天气对植物维持水分和矿质营养稳态提出更高要求,土壤中必需矿质元素的低可用性和工业活动造成的重金属暴露日益威胁作物生产安全,因此理解植物响应干旱和盐碱等关键逆境胁迫,提高植物特别是重要农作物对水分和矿质元素稳态调控能力至关重要。植物细胞壁结构和组成特性使其成为质外体重要的离子库,也是细胞与外界环境离子交换的缓冲池,在调节植物矿质营养稳态中发挥重要作用。现有研究对植物细胞壁与矿质元素间的互作关系已有一定了解,但仍有一些问题亟待解决。

虽然部分矿质元素,如氮^[101-102]、磷^[103]等感受与信号转导的机制有了突破性进展,但仍有部分矿质元素,如铁、锌等的感受机制尚不清楚,我们也不清楚细胞壁是否能够直接感知特定矿质元素的水平,并将相关信号跨越细胞壁-质膜界面转化为细胞内生理响应,以及这些信号如何进一步反馈调控细胞壁状态。通过离子组学和生物信息学筛选寻找可能的细胞壁表面受体可能为我们提供部分答案。

此外我们对细胞壁修饰的精准调控机制知之甚少。虽然众多研究表明营养胁迫会引发细胞壁修饰(如果胶甲基酯化程度、木质素沉积),但对这些修饰的精准调控机制仍了解甚少。多数研究聚焦在果胶甲酯酶、引导蛋白等下游作用元件,而对上游信号转导机制的解析不足,不同矿质元素可能引起相同或相反的细胞壁成分变化,它们是共用同样的信号转导途径,还是通过不同途径调控细胞壁组分变化的,至今没有清楚答案。有研究发现施加B可以促进细胞壁对Al的螯合从而解毒^[104],硅(Si)和Fe共同作用可以调节细胞壁组分变化和Cd积累^[105]。但这些研究同样没有回答矿质元素之于细胞壁组分的调控是由哪种分子机制实现的。鉴定细胞壁组分变化下游作用元件的上游作用因子,可能部分解释这些问题。

现有研究方法和技术的局限性也对细胞壁调控矿质元素稳态的研究造成限制。目前常用的远红外光谱、拉曼光谱、X-Ray、矿质元素荧光染料等

技术难以对活体细胞壁中矿质元素的原位动态分布、化学形态及其与细胞壁组分的互作进行实时、高分辨率观测。因此开发更多特异性强、灵敏度高、无生物毒性的矿质元素标记方法和细胞壁组分鉴定方法是需要重点突破的领域。

植物根系内皮层通过形成疏水性扩散屏障,调控水分和矿质元素在根系移动的方向和效率。针对扩散屏障的研究方兴未艾,也有一些问题值得人们关注。

在凯氏带建成过程中,定位在细胞膜上的蛋白(如CASP1)和细胞壁上的蛋白(如DPs等)是否能形成复合物是长期悬而未决的问题,受限于这些蛋白质的亚细胞定位特点(大多定位在细胞膜或质外体),使用传统分析生物学手段研究这些蛋白质间的相互作用十分困难。

使用异源蛋白质表达系统(如植物或昆虫)与蛋白质互作检测技术结合,我们已经确定OsCASP1-GAPLESS和DPs异三聚体等蛋白复合物的存在^[62,77]。此外,人工智能(AI)技术的进步,使蛋白质三维结构预测与蛋白质-小分子物质复合体结构预测的精确程度大幅提高,使用DMfold平台预测CASP1和DPs蛋白间的互作,发现拟南芥CASP1~4均可能和DPs形成异多聚体^[62]。尽管这些预测结果仍需要实验证据进行验证,但有理由相信基于AI的蛋白质-小分子复合物预测可用于研究扩散屏障建成复合物的组成。

另一个重要问题是细胞质合成的木质素单体如何跨过质膜并释放到细胞外区域,这同时也是整个木质素生物合成领域的关键问题。现有研究只发现少数几个ABCG蛋白和囊泡运输机制参与木质素单体的转运^[87,91],但木质素单体跨膜前后是否存在修饰,以及具体的转运形式仍不能确定。转运机制存在冗余的可能性也为功能蛋白筛选增加了难度。更加巧妙有效的筛选系统可能为解答这一问题提供强有力的支持^[106],研究人员利用Multi-Knock系统创制了一个多突变体种质资源库,用于鉴定参与木质素单体运输的转运蛋白,并从中发现部分多突变体表现出与凯氏带缺陷型突变体(如*casp1 casp3*、*esb1*和*sgn3*)相似的离子组表型,预示这一筛选系统为快速鉴定木质素单体转运蛋白提供了可能。

随着人们对扩散屏障研究的重视,越来越多的扩散屏障正在被发现,如角质层^[107]和孢粉素^[108]组

成的屏障等。一项有意思的发现是黄瓜腺毛中也存在木质化的屏障^[109], 被命名为“茎带(neck strip)”, 值得关注的是CsMYB36调控了腺毛发育, 其靶基因CsCASPI, 与茎带上木质素共定位。这些新型扩散屏障的发现和功能解析, 拓宽了我们对扩散屏障调控植物物质稳态作用的理解, 同时暗示了不同类型扩散屏障可能调控植物体内不同物质稳态。

将基础研究的发现应用于农业生产, 创制水分和养分高效利用、抗逆性强的作物品种, 是基础研究的最终目的。尽管我们已经对植物细胞壁成分和结构在调控水分和矿质元素平衡的作用有了一定了解, 但如何在农业生产中应用这些机制, 仍然是一项巨大挑战。使用基因工程技术, 精确控制植物细胞壁组分和扩散屏障结构在特定组织或细胞中的表达, 如增加植物非食用部位果胶含量以吸收和螯合重金属, 或通过设计扩散屏障实现水分和养分高效递送, 提高植物的碳固定能力或光合效率; 通过遗传诱变筛选和筛选优良生态型等手段, 结合分子标记辅助筛选和杂交育种方法, 将能够促进植物水分和养分高效利用的相关等位基因导入作物品种, 进行品种改良。

参考文献 (References)

- [1] DOBLIN M S, PETTOLINO F, BACIC A. Plant cell walls: the skeleton of the plant world [J]. *Funct Plant Biol*, 2010, 37(5): 357-81.
- [2] KUMAR M, CAMPBELL L, TURNER S. Secondary cell walls: biosynthesis and manipulation [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(2): 515-31.
- [3] ZAMIL M S, GEITMANN A. The middle lamella: more than a glue [J]. *Phys Biol*, 2017, 14(1): 015004.
- [4] GU Y, RASMUSSEN C G. Cell biology of primary cell wall synthesis in plants [J]. *Plant Cell*, 2022, 34(1): 103-28.
- [5] COSGROVE D J. Structure and growth of plant cell walls [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2023, 25(5): 340-58.
- [6] LAMPUGNANI E R, KHAN G A, SOMSSICH M, et al. Building a plant cell wall at a glance [J]. *J Cell Sci*, 2018, 131(2): jcs207373.
- [7] MOUSTACAS A M, NARI J, BOREL M, et al. Pectin methylesterase, metal-ions and plant cell-wall extension-the role of metal-ions in plant cell-wall extension [J]. *Biochem J*, 1991, 279: 351-4.
- [8] DEMARTY M, MORVAN C, THELLIER M. Calcium and the cell wall [J]. *Plant Cell Environ*, 1984, 7(6): 441-8.
- [9] KAMIYA T, BORGHI M, WANG P, et al. The MYB36 transcription factor orchestrates Casparian strip formation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(33): 10533-8.
- [10] CHENG Z, WANG C, TANG F, et al. The cell wall functions in plant heavy metal response [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2025, 299.
- [11] ARIOLI T, PENG L, BETZNER A S, et al. Molecular analysis of cellulose biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 1998, 279(5351): 717-20.
- [12] JONES L, ENNOS A R, TURNER S R. Cloning and characterization of irregular xylem4 (irx4): a severely lignin-deficient mutant of *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2001, 26(2): 205-16.
- [13] TAYLOR N G, HOWELLS R M, HUTTLY A K, et al. Interactions among three distinct CesA proteins essential for cellulose synthesis [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(3): 1450-5.
- [14] MADSON M, DUNAND C, LI X M, et al. The MUR3 gene of *Arabidopsis* encodes a xyloglucan galactosyltransferase that is evolutionarily related to animal exostosins [J]. *Plant Cell*, 2003, 15(7): 1662-70.
- [15] BROWN D M, GOUBET F, VICKY W W A, et al. Comparison of five xylan synthesis mutants reveals new insight into the mechanisms of xylan synthesis [J]. *Plant J*, 2007, 52(6): 1154-68.
- [16] BROWN D M, ZHANG Z, STEPHENS E, et al. Characterization of IRX10 and IRX10-like reveals an essential role in glucuronoxylan biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2009, 57(4): 732-46.
- [17] LEI L, LI S, DU J, et al. Cellulose synthase INTERACTIVE3 regulates cellulose biosynthesis in both a microtubule-dependent and microtubule-independent manner in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2013, 25(12): 4912-23.
- [18] GRANTHAM N J, WURMAN-RODRICH J, TERRETT O M, et al. An even pattern of xylan substitution is critical for interaction with cellulose in plant cell walls [J]. *Nat Plants*, 2017, 3(11): 859-65.
- [19] NIXON B T, MANSOURI K, SINGH A, et al. Comparative structural and computational analysis supports eighteen cellulose synthases in the plant cellulose synthesis complex [J]. *Sci Rep*, 2016, 6(1): 28696.
- [20] ZHANG T, ZHENG Y, COSGROVE D J. Spatial organization of cellulose microfibrils and matrix polysaccharides in primary plant cell walls as imaged by multichannel atomic force microscopy [J]. *Plant J*, 2016, 85(2): 179-92.
- [21] PURUSHOTHAM P, HO R, ZIMMER J. Architecture of a catalytically active homotrimeric plant cellulose synthase complex [J]. *Science*, 2020, 369(6507): 1089-94.
- [22] SONG B, ZHAO S, SHEN W, et al. Direct measurement of plant cellulose microfibril and bundles in native cell walls [J]. *Front Plant Sci*, 2020, doi: 10.3389/fpls.2020.00479.
- [23] NICOLAS W J, FÄSSLER F, DUTKA P, et al. Cryo-electron tomography of the onion cell wall shows bimodally oriented cellulose fibers and reticulated homogalacturonan networks [J]. *Curr Biol*, 2022, 32(11): 2375-89.e6.
- [24] BURTON R A, GIDLEY M J, FINCHER G B. Heterogeneity in the chemistry, structure and function of plant cell walls [J]. *Nat Chem Biol*, 2010, 6(10): 724-32.
- [25] MCNEIL M, DARVILL A G, FRY S C, et al. Structure and function of the primary-cell walls of plants [J]. *Annu Rev Biochem*, 1984, 53: 625-63.
- [26] CARPITA N C, GIBEAUT D M. Structural models of primary cell walls in flowering plants: consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth [J]. *Plant J*, 2008, 3(1): 1-30.

- [27] COSGROVE D J, JARVIS M C. Comparative structure and bio-mechanics of plant primary and secondary cell walls [J]. *Front Plant Sci*, 2012, doi: 10.3389/fpls.2012.00204.
- [28] ZHONG R, CUI D, YE Z H. Secondary cell wall biosynthesis [J]. *New Phytol*, 2018, 221(4): 1703-23.
- [29] MOHNEN D. Pectin structure and biosynthesis [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11(3): 266-77.
- [30] ATMODJO M A, HAO Z, MOHNEN D. Evolving views of pectin biosynthesis [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64(1): 747-79.
- [31] JARVIS M C. Structure and properties of pectin gels in plant cell walls [J]. *Plant Cell Environ*, 1984, 7(3): 153-64.
- [32] MUELLER S C, BROWN R M. Evidence for an intramembrane component associated with a cellulose microfibril-synthesizing complex in higher plants [J]. *J Cell Biol*, 1980, 84(2): 315-26.
- [33] MORGAN J L W, MCNAMARA J T, FISCHER M, et al. Observing cellulose biosynthesis and membrane translocation in crystallo [J]. *Nature*, 2016, 531(7594): 329-34.
- [34] SCHELLER H V, ULVSKOV P. Hemicelluloses [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61(1): 263-89.
- [35] COSGROVE D J. Plant cell wall loosening by expansins [J]. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2024, 40(1): 329-52.
- [36] WILLATS W G, ORFILA C, LIMBERG G, et al. Modulation of the degree and pattern of methyl-esterification of pectic homogalacturonan in plant cell walls. Implications for pectin methyl esterase action, matrix properties, and cell adhesion [J]. *J Biol Chem*, 2001, 276(22): 19404-13.
- [37] WU H C, BULGAKOV V P, JINN T L. Pectin methylesterases: cell wall remodeling proteins are required for plant response to heat stress [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1612.
- [38] SHI D C, WANG J, HU R B, et al. Boron-bridged RG-II and calcium are required to maintain the pectin network of the *Arabidopsis* seed mucilage ultrastructure [J]. *Plant Mol Biol*, 2017, 94(3): 267-80.
- [39] O'NEILL M A, ISHII T, ALBERSHEIM P, et al. Rhamnogalacturonan II: structure and function of a borate cross-linked cell wall pectic polysaccharide [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2004, 55: 109-39.
- [40] WOLF S, HÉMATY K, HÖFTE H. Growth control and cell wall signaling in plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2012, 63(1): 381-407.
- [41] 黄如男. 转录因子WRKY23通过调控细胞壁果胶代谢以响应拟南芥的缺铁胁迫[D]. 杭州: 杭州师范大学, 2024.
- [42] 陈瑞捷. 镉诱导水稻根细胞壁果胶合成及去甲基化机制的研究[D]. 杭州: 浙江理工大学, 2016.
- [43] YIP DELORMEL T, BOUDSOCQ M. Properties and functions of calcium-dependent protein kinases and their relatives in *Arabidopsis thaliana* [J]. *New Phytol*, 2019, 224(2): 585-604.
- [44] ZOU J J, WEI F J, WANG C, et al. *Arabidopsis* calcium-dependent protein kinase CPK10 functions in abscisic acid- and Ca^{2+} -mediated stomatal regulation in response to drought stress [J]. *Plant Physiol*, 2010, 154(3): 1232-43.
- [45] GHANATI F, MORITA A, YOKOTA H. Induction of suberin and increase of lignin content by excess boron in tobacco cells [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 2002, 48(3): 357-64.
- [46] BRUMBAROVA T, BAUER P, IVANOV R. Molecular mechanisms governing *Arabidopsis* iron uptake [J]. *Trends Plant Sci*, 2015, 20(2): 124-33.
- [47] PENG J S, ZHANG B C, CHEN H, et al. Galactosylation of rhamnogalacturonan-II for cell wall pectin biosynthesis is critical for root apoplastic iron reallocation in *Arabidopsis* [J]. *Mol Plant*, 2021, 14(10): 1640-51.
- [48] MA J, ZHANG X, WANG L. Synergistic effects between [Si-hemicellulose matrix] ligands and Zn ions in inhibiting Cd ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells [J]. *Planta*, 2017, 245(5): 965-76.
- [49] COLIN L, RUHNOW F, ZHU J K, et al. The cell biology of primary cell walls during salt stress [J]. *Plant Cell*, 2023, 35(1): 201-17.
- [50] YAN J, LIU Y, YANG L, et al. Cell wall beta-1,4-galactan regulated by the BPC1/BPC2-GALS1 module aggravates salt sensitivity in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Mol Plant*, 2021, 14(3): 411-25.
- [51] 陈世宝, 孙聪, 魏威, 等. 根细胞壁及其组分差异对植物吸附、转运Zn的影响[J]. 中国环境科学(CHEN S B, SUN C, WEI W, et al. Difference in cell wall components of roots and its effect on the transfer factor of Zn by plant species [J]. *China Environmental Science*), 2012, 32(9): 1670-6.
- [52] CASPARY R. Remarks on the protective sheath and the formation of stem and root (translated from German) [J]. *Jahrb Wiss Bot*, 1865, 4.
- [53] ANDERSEN T G, BARBERON M, GELDNER N. Suberization: the second life of an endodermal cell [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2015, 28: 9-15.
- [54] GAO Y Q, SU Y, CHAO D Y. Exploring the function of plant root diffusion barriers in sealing and shielding for environmental adaptation [J]. *Nat Plants*, 2024, 10(12): 1865-74.
- [55] BARBERON M. The endodermis as a checkpoint for nutrients [J]. *New Phytol*, 2017, 213(4): 1604-10.
- [56] NASEER S, LEE Y, LAPIERRE C, et al. Casparian strip diffusion barrier in *Arabidopsis* is made of a lignin polymer without suberin [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(25): 10101-6.
- [57] 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]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(39): 12099-104.
- [58] LEE Y, RUBIO M C, ALASSIMONE J, et al. A mechanism for localized lignin deposition in the endodermis [J]. *Cell*, 2013, 153(2): 402-12.
- [59] ROJAS-MURCIA N, HEMATY K, LEE Y, et al. High-order mutants reveal an essential requirement for peroxidases but not laccases in Casparian strip lignification [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117(46): 29166-77.
- [60] ROPPOLO D, DE RYBEL B, DENERVAUD TENDON V, et al. A novel protein family mediates Casparian strip formation in the endodermis [J]. *Nature*, 2011, 473(7347): 380-3.
- [61] 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 [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(35): 14498-503.
- [62] 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): 464-71.
- [63] ANDERSEN T G, MOLINA D, KILIAN J, et al. Tissue-autonomous phenylpropanoid production is essential for establishment

- of root barriers [J]. *Curr Biol*, 2021, 31(5): 965-77, e5.
- [64] KIM K W, MOINUDDIN S G, ATWELL K M, et al. Opposite stereoselectivities of dirigent proteins in *Arabidopsis* and *Schizandra* species [J]. *J Biol Chem*, 2012, 287(41): 33957-72.
- [65] DAVIN L B, WANG H B, CROWELL A L, et al. Stereoselective bimolecular phenoxy radical coupling by an auxiliary (dirigent) protein without an active center [J]. *Science*, 1997, 275(5298): 362-6.
- [66] PICKEL B, CONSTANTIN M A, PFANNSTIEL J, et al. An enantiocomplementary dirigent protein for the enantioselective laccase-catalyzed oxidative coupling of phenols [J]. *Angew Chem Int Ed Engl*, 2010, 49(1): 202-4.
- [67] 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): 284-6.
- [68] OKUDA S, FUJITA S, MORETTI A, et al. Molecular mechanism for the recognition of sequence-divergent CIF peptides by the plant receptor kinases GSO1/SGN3 and GSO2 [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117(5): 2693-703.
- [69] 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): 280-4.
- [70] DRAPEK C, SPARKS E E, MARHAVY P, et al. Minimum requirements for changing and maintaining endodermis cell identity in the *Arabidopsis* root [J]. *Nat Plants*, 2018, 4(8): 586-95.
- [71] LI P, YU Q, GU X, et al. Construction of a functional casparian strip in non-endodermal lineages is orchestrated by two parallel signaling systems in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Curr Biol*, 2018, 28(17): 2777-86, e2.
- [72] FUJITA S, DE BELLIS D, EDEL K H, et al. SCHENGEN receptor module drives localized ROS production and lignification in plant roots [J]. *EMBO J*, 2020, 39(9): e103894.
- [73] MA Y, FLÜCKIGER I, NICOLET J, et al. Comparisons of two receptor-MAPK pathways in a single cell-type reveal mechanisms of signalling specificity [J]. *Nat Plants*, 2024, 10(9): 1343-62.
- [74] 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]. *Nat Commun*, 2023, 14(1): 1626.
- [75] REYT G, RAMAKRISHNA P, SALAS-GONZALEZ I, et al. Two chemically distinct root lignin barriers control solute and water balance [J]. *Nat Commun*, 2021, 12(1): 2320.
- [76] BEHRISCH R. Zur kenntnis der endodermiszelle [J]. *Ber Dtsch Bot Ges*, 1926, 44: 162-4.
- [77] 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]. *Nat Plants*, 2023, 9(10): 1749-59.
- [78] WANG Z, ZHANG B, CHEN Z, et al. Three OsMYB36 members redundantly regulate Casparian strip formation at the root endodermis [J]. *Plant Cell*, 2022, 34(8): 2948-68.
- [79] WANG Z, 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]. *Plant Cell*, 2019, 31(11): 2636-48.
- [80] ZHANG B, XIN B, SUN X, et al. Small peptide signaling via OsCIF1/2 mediates Casparian strip formation at the root endodermal and nonendodermal cell layers in rice [J]. *Plant Cell*, 2024, 36(2): 383-403.
- [81] XUE B, DUAN W, GONG L, et al. The OsDIR55 gene increases salt tolerance by altering the root diffusion barrier [J]. *Plant J*, 2024, 118(5): 1550-68.
- [82] WANG Y, CAO Y, LIANG X, et al. A dirigent family protein confers variation of Casparian strip thickness and salt tolerance in maize [J]. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 2222.
- [83] ALCOCK T D, THOMAS C L, S O L, et al. Magnesium and calcium overaccumulate in the leaves of a schengen3 mutant of *Brassica rapa* [J]. *Plant Physiol*, 2021, 186(3): 1616-31.
- [84] SERRA O, GELDNER N. The making of suberin [J]. *New Phytol*, 2022, 235(3): 848-66.
- [85] SCHMUTZ A, BUCHALA A J, RYSER U. Changing the dimensions of suberin lamellae of green cotton fibers with a specific inhibitor of the endoplasmic reticulum-associated fatty acid elongases [J]. *Plant Physiol*, 1996, 110(2): 403-11.
- [86] SHUKLA V, BARBERON M. Building and breaking of a barrier: Suberin plasticity and function in the endodermis [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2021, 64: 102153.
- [87] YADAV V, MOLINA I, RANATHUNGE K, et al. ABCG transporters are required for suberin and pollen wall extracellular barriers in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2014, 26(9): 3569-88.
- [88] SHANMUGARAJAH K, LINKA N, GRAFE K, et al. ABCG1 contributes to suberin formation in *Arabidopsis thaliana* roots [J]. *Sci Rep*, 2019, 9(1): 11381.
- [89] SHIONO K, ANDO M, NISHIUCHI S, et al. RCN1/OsABCG5, an ATP-binding cassette (ABC) transporter, is required for hypodermal suberization of roots in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Plant J*, 2014, 80(1): 40-51.
- [90] LANDGRAF R, SMOLKA U, ALTMANN S, et al. The ABC transporter ABCG1 is required for suberin formation in potato tuber periderm [J]. *Plant Cell*, 2014, 26(8): 3403-15.
- [91] DE BELLIS D, KALMBACH L, MARHAVY P, et al. Extracellular vesiculo-tubular structures associated with suberin deposition in plant cell walls [J]. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 1489.
- [92] URSACHE R, DE JESUS VIEIRA TEIXEIRA C, DENERVAUD TENDON V, et al. GDSL-domain proteins have key roles in suberin polymerization and degradation [J]. *Nat Plants*, 2021, 7(3): 353-64.
- [93] PASCUT F C, COUVREUR V, DIETRICH D, et al. Non-invasive hydrodynamic imaging in plant roots at cellular resolution [J]. *Nat Commun*, 2021, 12(1): 4682.
- [94] SU Y, FENG T, LIU C B, et al. The evolutionary innovation of root suberin lamellae contributed to the rise of seed plants [J]. *Nat Plants*, 2023, 9(12): 1968-77.
- [95] 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 [J]. *Plant Soil*, 2020, 448(1/2): 603-20.
- [96] BAXTER I, HOSMANI P S, RUS A, et al. Root suberin forms an extracellular barrier that affects water relations and mineral nutrition in *Arabidopsis* [J]. *PLoS Genet*, 2009, 5(5): e1000492.
- [97] PFISTER A, BARBERON M, ALASSIMONE J, et al. A receptor-like kinase mutant with absent endodermal diffusion barrier displays selective nutrient homeostasis defects [J]. *eLife*, 2014, 3:

- e03115.
- [98] BARBERON M, VERMEER J E, DE BELLIS D, et al. Adaptation of root function by nutrient-induced plasticity of endodermal differentiation [J]. *Cell*, 2016, 164(3): 447-59.
- [99] WANG F L, TAN Y L, WALLRAD L, et al. A potassium-sensing niche in *Arabidopsis* roots orchestrates signaling and adaptation responses to maintain nutrient homeostasis [J]. *Dev Cell*, 2021, 56(6): 781-94, e6.
- [100] SHUKLA V, HAN J P, CLEARD F, et al. Suberin plasticity to developmental and exogenous cues is regulated by a set of MYB transcription factors [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118(39): e2101730118.
- [101] SUN J, BANKSTON J R, PAYANDEH J, et al. Crystal structure of the plant dual-affinity nitrate transporter NRT1.1 [J]. *Nature*, 2014, 507(7490): 73-7.
- [102] TABATA R, SUMIDA K, YOSHII T, et al. Perception of root-derived peptides by shoot LRR-RKs mediates systemic N-demand signaling [J]. *Science*, 2014, 346(6207): 343-6.
- [103] WILD R, GERASIMAITE R, JUNG J Y, et al. Control of eukaryotic phosphate homeostasis by inositol polyphosphate sensor domains [J]. *Science*, 2016, 352(6288): 986-90.
- [104] TAO L, XIAO X, HUANG Q, et al. Boron supply restores aluminum-blocked auxin transport by the modulation of PIN2 trafficking in the root apical transition zone [J]. *Plant J*, 2023, 114(1): 176-92.
- [105] ZHOU X, XIA R, ZHONG J, et al. Silicon and iron co-application modulates cadmium accumulation and cell wall composition in tomato seedlings [J]. *BMC Plant Biol*, 2025, 25(1): 1001.
- [106] HU Y, PATRA P, PISANTY O, et al. Multi-Knock-a multi-targeted genome-scale CRISPR toolbox to overcome functional redundancy in plants [J]. *Nat Plants*, 2023, 9(4): 572-87.
- [107] GONZALEZ-VALENZUELA L, RENARD J, DEPEGE-FARGEIX N, et al. The plant cuticle [J]. *Curr Biol*, 2023, 33(6): R210-R4.
- [108] GRIENENBERGER E, QUILICHINI T D. The toughest material in the plant kingdom: an update on sporopollenin [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 703864.
- [109] HAO N, YAO H, SUZUKI M, et al. Novel lignin-based extracellular barrier in glandular trichome [J]. *Nat Plants*, 2024, 10(3): 381-9.