

植物凯氏带起源与功能分化研究进展

陈韵宁, 李唐语, 杨 伟, 耿 腊, 秦世雯, 黄立钰*

云南大学农学院, 云南 昆明

收稿日期: 2026年6月17日; 录用日期: 2026年8月24日; 发布日期: 2026年9月2日

摘 要

凯氏带是维管植物根部皮层细胞壁上特化的木质化带状增厚结构, 作为根系质外体运输的关键屏障, 在植物选择性吸收矿质元素、响应逆境胁迫以及植物-微生物互作中发挥着重要作用。该结构自被发现以来, 长期被认为是维管植物高度保守的结构, 但近年来研究逐渐揭示了其在不同植物类群间存在显著的结构、调控与功能分化。本文从进化发育生物学角度系统梳理相关研究进展, 论述了凯氏带起源以及凯氏带形成的核心调控模块, 阐明了凯氏带在不同植物类型中的发育特征和功能分化, 包括内皮层和外皮层屏障的物种特异性、凯氏带响应非生物胁迫可塑性变化、凯氏带介导根系内生菌和根际微生物定殖与富集并参与共生固氮等过程。本文进一步探讨了现有研究的不足以及未来研究方向, 以期作为作物抗逆育种和养分高效利用提供理论参考。

关键词

凯氏带, 起源进化, 功能分化, 质外体屏障, 适应性

Research Progress on the Origin and Functional Differentiation of Plant Casparian Strip

Yunning Chen, Tangyu Li, Wei Yang, La Geng, Shiwen Qin, Liyu Huang*

School of Agriculture, Yunnan University, Kunming Yunnan

Received: June 17, 2026; accepted: August 24, 2026; published: September 2, 2026

Abstract

The casparian strip is a specialized lignified band-like thickening structure located in the cell walls

*通讯作者。

文章引用: 陈韵宁, 李唐语, 杨伟, 耿腊, 秦世雯, 黄立钰. 植物凯氏带起源与功能分化研究进展[J]. 植物学研究, 2026, 15(5): 301-310. DOI: 10.12677/br.2026.155035

of root cortical tissues in vascular plants. As a critical barrier regulating apoplastic transport in roots, it plays essential roles in the selective uptake of mineral nutrients, responses to abiotic stresses, and plant-microbe interactions. Since its discovery, the casparian strip has long been regarded as a highly conserved structure in vascular plants. However, recent studies have gradually revealed significant divergence in its structure, regulation, and function among different plant lineages. From the perspective of evolutionary developmental biology, this review systematically summarizes recent advances in the field, discusses the evolutionary origin of the casparian strip and the core regulatory modules governing its formation, and elucidates the developmental characteristics and functional diversification of casparian strips in different plant groups. These include species-specific differences in endodermal and exodermal barriers, the plastic responses of casparian strips to abiotic stresses, and the roles of casparian strips in mediating root endophyte and rhizosphere microbiota colonization and enrichment, as well as their involvement in symbiotic nitrogen fixation. Furthermore, this review discusses current limitations and future research directions, with the aim of providing theoretical references for crop breeding aimed at improving stress resistance and nutrient use efficiency.

Keywords

Casparian Strip, Origin and Evolution, Functional Differentiation, Apoplastic Barrier, Adaptability

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

根是植物吸收土壤中水分和矿质营养、维持自身生命活动的核心器官，其径向运输过程决定了植物对养分的吸收效率与对土壤有害物质的阻隔能力[1] [2]。水和溶质在植物根系中的径向运输主要包括质外体途径、共质体途径和跨细胞膜途径，其中质外体途径的运输效率与特异性主要由根内皮层特化的质外体屏障结构(凯氏带, Casparian strip)决定[3]。凯氏带最早由 Caspary 于 1865 年提出[4]，它通过封闭相邻内皮层细胞的间隙，完全阻断了质外体的自由扩散途径，迫使水分和矿质元素必须通过共质体或跨细胞膜途径完成跨膜运输，从而实现植物对矿质元素的选择性吸收[5] [6]。

作为植物根系最重要的质外体屏障，凯氏带不仅是植物养分稳态调控的核心结构，还能有效阻隔土壤中的重金属、病原菌等有害物质侵入维管系统，在植物抵御干旱、盐胁迫、重金属毒害等非生物逆境和土传病害中发挥着不可替代的作用[7]-[9]。长期以来，凯氏带被视为维管植物中高度保守的结构，相关研究主要集中在模式植物拟南芥中，其形成的分子调控机制已得到较为清晰的解析[5] [10]。然而，随着水稻、番茄、玉米等物种凯氏带相关研究工作的不断深入，发现凯氏带在不同植物类群之间存在着明显结构特征、分子调控与功能的分化。尤其是外皮层非经典屏障结构的发现[11]，以及凯氏带与木栓质片层进化时序的突破性研究[12]，推动学界从进化发育生物学视角重新审视这一经典结构的起源、分化与功能演化[13] [14]。

本文系统梳理了凯氏带的起源进化、单子叶与双子叶植物间的结构与调控差异，以及由此产生的功能分化相关研究进展，探讨了当前研究中存在的关键问题，并提出未来的重点研究方向，以期为深入解析凯氏带的生物学功能、推动作物抗逆育种和养分高效利用提供理论支撑。

2. 凯氏带的起源进化

凯氏带作为维管植物根系的标志性结构，其起源进化与陆地植物的登陆和适应性演化密切相关。凯

氏带与木栓质片层的演化时序和分子起源，是植物进化发育生物学中一个长期受关注的问题。比较基因组学和比较解剖学的进展，为探讨这一问题提供了新的切入点。

2.1. 凯氏带与木栓质片层的进化时序分化

内皮层的分化并非一步完成，在早期的研究中，凯氏带与木栓质片层常被作为统一的质外体屏障结构看待，二者的进化时序缺乏明确的分子与细胞学证据。Su 等通过对蕨类、裸子植物和被子植物根系的细胞学比较与系统发育分析，明确了二者不同的进化节点，为理解质外体屏障的演化提供了关键证据。研究表明，凯氏带起源于约 4 亿年前维管植物的共同祖先，是维管植物登陆过程中形成的关键适应性进化结构[12]。在现生真蕨类植物(如水蕨属 *Ceratopteris*)的根内皮层中，可观察到典型的凯氏带结构，节蕨植物如木贼类植物演化出 1~2 层内皮层和 3 种不同类型的凯氏带，而在石松类植物中该结构特征不明显，表明凯氏带在蕨类植物中已广泛存在并呈现出结构多样性[15]。木栓质片层则起源于约 3.6 亿年前，是种子植物共同祖先演化出的新结构[12]。在拟南芥等高等模式植物中，内皮层分化经历了两个明确的发育阶段：阶段 I 形成凯氏带，封闭质外体途径；阶段 II 在凯氏带基础上沉积木栓质片层，进一步阻断跨膜运输途径，二者共同构成根系的“双重屏障”系统[8] [16] (如图 1)。

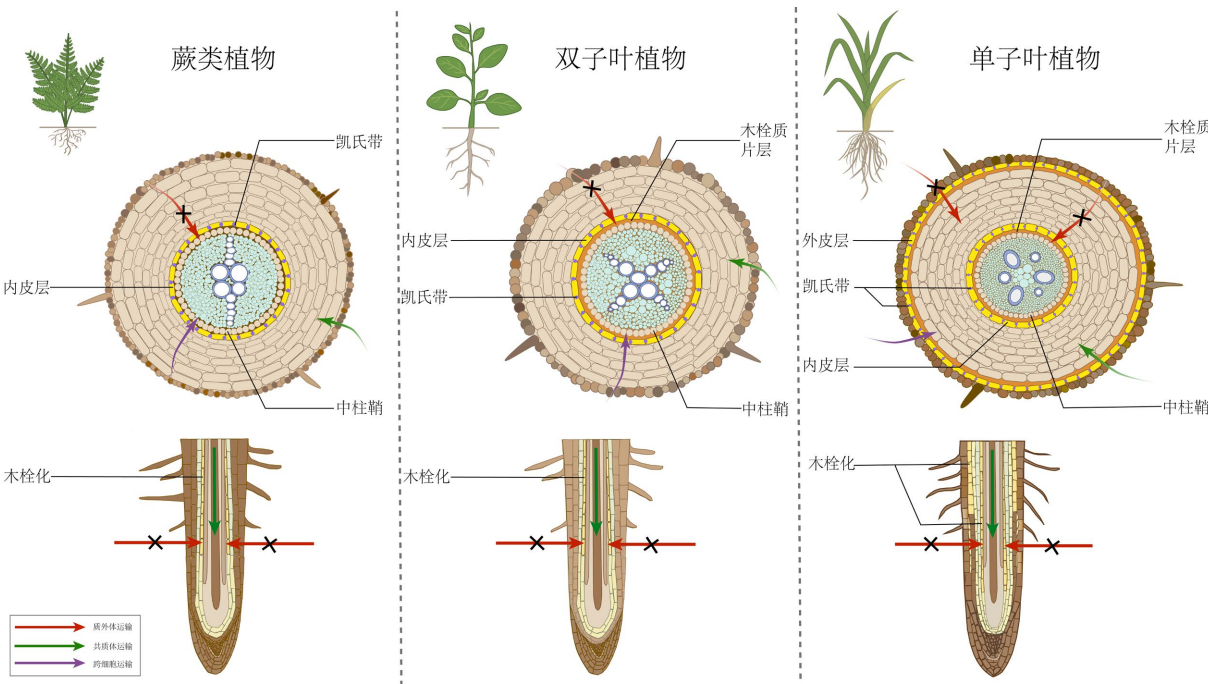


Figure 1. Distribution and cellular specialization of casparian strips in roots of different plants
图 1. 不同类群植物根系凯氏带分布及细胞特化特征

系统发育分析表明，绝大多数木栓质合成相关基因是通过全基因组复制事件在种子植物共同祖先中产生并保留下来的。从适应性演化的角度来看，木栓质片层的出现显著增强了种子植物的耐旱能力——通过阻断中柱水分向皮层的径向流失，为种子植物在石炭纪晚期干旱化的气候条件下取代蕨类植物成为陆地优势类群，提供了关键的适应性优势[12]。上述研究证实了凯氏带与木栓质片层是植物演化过程中先后出现的、功能互补的两次关键进化[12] [17]，为质外体屏障的演化与功能分化在植物适应性进化中的作用机制研究提供了重要支撑。

2.2. *CASP/CASPL* 基因家族的系统进化

凯氏带结构域蛋白(Casparian strip domain proteins, CASPs)是凯氏带形成的核心功能蛋白,其家族的系统进化是追踪凯氏带起源的重要分子标记。Roppolo 等对 *CASP/CASPL* 基因家族的全基因组系统发育分析显示,该家族在陆地植物的所有主要类群中均有分布,甚至在绿藻中也发现了其同源基因(隶属于更广泛的 MARVEL 蛋白家族),表明该家族的起源早于陆地植物的登陆过程[18]。进一步的序列分析显示,凯氏带特异性的第一个胞外环序列仅存在于真叶植物中,在缺乏凯氏带结构的植物类群中完全缺失[18]。在基因组扩张层面,全基因组复制事件是驱动 *CASP/CASPL* 家族在维管植物中扩张的核心动力。通过水稻和拟南芥 *CASP* 基因家族的比较分析,分别鉴定出 41 个 *OsCASP* 基因和 39 个 *AtCASP* 基因,可划分为 6 个亚群;而在玉米中则鉴定出 47 个 *ZmCASPL* 基因[19] [20],在棉花中鉴定出 48~94 个 *CASP* 基因[21],证实 *CASP/CASPL* 家族在单子叶和双子叶植物中均发生了显著的谱系特异性扩张,为凯氏带的功能分化提供了分子基础。

值得注意的是 *CASP* 蛋白在凯氏带形成前就在质膜上形成高度折叠、富含蛋白质的凯氏带膜域,该结构域作为分子围栏,能够介导木质素合成酶(如 *PER64*)及 *Dirigent* 蛋白(如 *ESB1*)的精准定位与组装[22]-[24]。而在单子叶植物中,该机制是否保守尚待验证,提示 *CASP* 功能演化可能存在谱系特异性。此外,部分 *CASPL* 成员(如拟南芥 *AtCASPL4C1*)在敲除后不影响凯氏带形成,却显著增强植株耐寒性与生长速率,表明该家族存在非屏障的新功能化[25]。

3. 凯氏带核心调控机制的物种保守性

在双子叶模式植物拟南芥中,凯氏带形成的核心调控通路已得到系统解析:转录因子 *MYB36* 作为核心上游调控因子,直接激活 *CASP*、*PER64*、*ESB1* 等凯氏带形成相关下游基因的表达,引导木质素在内皮层细胞区域的精准沉积;而 *CIF* 小肽-SGN3/GSO1 受体组成的屏障完整性监控系统,可感知凯氏带的结构缺陷并触发补偿性木质化,维持屏障的完整性[17] [24] [26]-[28]。

研究发现 *MYB36*、*CASP*、*CIF*、*SGN3* 等基因在番茄内皮层的表达模式与拟南芥高度一致,并且 *SISHR*、*SIMYB36-1*、*SISGN3-2* 等基因在番茄毛根中的功能也与拟南芥同源基因基本一致[27] [29],表明凯氏带形成的核心调控模块在双子叶植物中相对保守。

在单子叶植物中,这一调控模块同样具有保守性。例如水稻中三个功能冗余的 *OsMYB36* 同源基因(*OsMYB36a/b/c*)共同调控内皮层凯氏带的形成,敲除 *OsMYB36a* 会导致水稻内皮层凯氏带形成缺陷,扰乱木质素与木栓质的正确沉积,进而改变植株对多种矿质元素的吸收[30] [31]。水稻 *OsSGN3a/b* 与 *OsCIF1/2* 不仅能维持内皮层屏障的完整,还能诱导邻近皮层细胞形成异位凯氏带,说明这套监控系统在单子叶植物中发生了功能扩展,但其核心逻辑与双子叶植物并无不同[4]。此外,该监控系统还与 ABA 信号通路存在交汇——ABA 合成缺陷的突变体中 *CIF* 表达受抑,木栓质沉积随之减少,表明非生物胁迫信号可直接作用于屏障发育过程[32]。

4. 内外皮层屏障的结构与调控多样性

尽管凯氏带建成的核心调控机制在被子植物中高度保守,但不同类群植物在内外皮层屏障的结构形态、精细调控机制与环境适配功能上呈现出丰富的分化特征。这种分化在单子叶与双子叶植物间表现尤为显著(图 1),是植物根系适应不同生境的重要演化结果。

4.1. 双子叶植物凯氏带形成特征

双子叶植物的根系以内皮层凯氏带为主要结构,其形成的调控通路在类群内具有高度的功能保守性。

以模式植物拟南芥为例, 内皮层凯氏带的发育严格受 *MYB36-CASP-CIF/SGN3* 通路调控, 其中 *CASP* 蛋白在细胞膜上的定位依赖囊泡运输系统的精准调节, 同时外囊复合体亚基 *EXO70A1* 和 *EXO84b* 直接参与 *CASP1* 蛋白的膜定位过程, 进而决定木质素沉积的空间范围[33]。从功能上看, 双子叶植物内皮层凯氏带主要介导质外体运输的阻断与离子选择性吸收, 但其调控机制与代谢通路的关联性尚未被证实。

早期针对双子叶植物根系屏障的研究多集中于内皮层凯氏带, 外皮层的屏障属性与分子调控并未得到充分阐释。基于以往对拟南芥形态学观察的研究, 双子叶植物被普遍认为不具备外皮层屏障结构; 而近年来针对番茄的研究, 揭示了双子叶植物的外皮层可形成特化的屏障结构, 但其并不是经典的凯氏带结构, 而是一种特化的极性木质素帽(Polar Lignin Cap, PLC), 这种木质素仅沉积在外皮层细胞靠近表皮一侧的细胞壁上, 而非环绕整个细胞形成闭合的带状结构。该极性结构的形成受转录因子 *SISCZ* 和 *SIEXO1* 的负调控, 功能实验证实 PLC 具备与经典凯氏带等效的质外体屏障功能, 但无法完全补偿内皮层凯氏带缺失造成的功能缺陷[11], 提示双子叶植物外皮层屏障的起源与分化独立于经典凯氏带, 二者具有不同的演化路径。

4.2. 单子叶植物凯氏带屏障及功能分化

相较于双子叶植物, 单子叶植物的根系屏障系统在结构组成上更为复杂, 其核心调控通路也发生了更为显著的功能分化。

单子叶植物内皮层凯氏带的发育同样依赖 *MYB36-CASP-CIF/SGN3* 核心调控模块, 但调控网络的精细程度更高。以水稻为例, 其上游调控因子包含 3 个功能冗余的 *OsMYB36* 同源基因, 共同参与内皮层凯氏带的发育调控, 显著提升了通路的功能稳定性[30][31]; 而下游 *CASP* 家族成员却出现了明显的功能分化, 如 *OsCASP1* 介导木质素在内皮层垂周壁的精准沉积, 其功能与硅转运蛋白 *Lsi1* 的细胞膜定位存在关联, 表明凯氏带发育与硅元素吸收过程在功能上具有协同作用[34][35]; *OsCASP4-2* 则参与调控凯氏带的渗透性, 该基因功能缺失会导致植株对盐胁迫与镉毒害的敏感性升高[34][36]。此外, 单子叶植物的 *CIF-SGN3* 屏障监控系统还具备诱导邻近皮层细胞形成异位凯氏带的功能, 这一调控特性在双子叶植物中尚未被发现[4]。

外皮层凯氏带的普遍存在是单子叶植物根系屏障的另一重要特征, 其与内皮层凯氏带共同构成双层质外体屏障。例如水稻外皮层可形成环绕细胞的闭合凯氏带结构, 其发育时序早于内皮层, 是根系适应水淹环境的重要结构基础[35]。除典型的闭合凯氏带外, 单子叶植物的外皮层屏障还存在多种形态变异, 如百合外皮层呈现“五面加厚”的凯氏带模式, 仅内切向壁未发生木质素沉积[7], 反映出单子叶植物外皮层屏障对不同生境的适应性演化。

5. 凯氏带的功能分化与生物学意义

凯氏带作为植物根系核心的质外体屏障, 其基础功能是调控矿质元素的选择性吸收与有害物质的阻隔。随着研究的拓展, 凯氏带的功能已从基础的物质运输调控, 延伸至逆境胁迫响应、植物-微生物互作等多个领域, 且在不同植物类群中呈现出显著的功能分化。

5.1. 矿质元素选择性吸收的核心调控功能

凯氏带通过完全阻断根系的质外体自由扩散途径, 迫使所有进入中柱的矿质元素必须经过细胞膜上转运蛋白的选择性跨膜运输, 调控植物矿质营养稳态。在拟南芥中, *MYB36* 突变体因凯氏带形成缺陷, 导致 *Ca*、*Mn* 等二价阳离子向地上部的运输完全失控, 植株矿质稳态严重紊乱[26]; 而水稻 *OsMYB36a/b/c* 三突变体则表现出更为复杂的离子组变化, 地上部 *Ca* 含量显著升高, 而 *Mn*、*Fe*、*Zn*、*Cu*、*Cd* 等元素

含量显著降低[30][31],证实凯氏带对不同矿质元素的调控存在显著的物种特异性。同时,凯氏带也是植物阻隔土壤中重金属进入维管束的关键屏障,凯氏带的提前形成与加厚,可显著降低 Cd、As 等重(类)金属在植株地上部的积累[8]。

凯氏带通过控制质外体运输途径的通透性,实现了植物对有益元素的高效吸收与有害元素的精准阻隔[37]。从功能本质上看,凯氏带发挥的是双向离子调控作用:一方面阻止钠、镉等有害离子从土壤进入中柱,另一方面也防止钾等必需元素从根内向外流失[16][38]。木栓质合成缺陷的突变体根系导水率升高,导致有害元素在叶片中过量积累,而必需元素钾和钙的含量反而下降[16][39]-[41],严重影响了钙信号稳态和光合效率[16]。此外,凯氏带形成缺陷的突变体中常出现木栓质的代偿性沉积,但这一异常沉积反而阻碍了铁和锰的转运,使离子稳态进一步失衡[17][42],说明屏障各组分之间存在精细的动态平衡。

5.2. 非生物胁迫下的结构可塑性与抗逆功能

凯氏带的结构与发育进程在干旱、盐胁迫、淹水等非生物逆境下表现出显著的可塑性,是植物适应逆境环境的重要策略[17]。

胁迫条件下,杨树首先诱导根系内源脱落酸(Abscissic Acid, ABA)合成与积累。ABA 与质膜内侧的 PYR/PYL/RCAR 受体家族结合后,解除 PP2C 蛋白对 SnRK2 激酶的抑制作用,进而磷酸化 ABF/AREB 类转录因子,将胞外胁迫信号传递至核内;磷酸化的 RBOHF 可促进其催化产生活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)。生成的 ROS 既可通过氧化修饰进一步增强 ABA 通路关键组分的活性,形成信号正反馈放大效应,也可直接作为反应底物参与细胞壁木质素单体的氧化聚合过程,进而帮助杨树抵御干旱胁迫[16][32];宁夏枸杞在盐胁迫环境中,根系的凯氏带和木栓层都会提前形成并加厚,从而减少 Na^+ 在植株体内的积累,提升耐盐性[43];老芒麦遇到渗透胁迫时,根系的质外体屏障同样会提前发育,木栓质单体含量上升,从而增强植株的抗旱性[44];淹水环境下小白菜的根系能形成可逆的凯氏带,且其发育进程与 LDH、PAL 活性的升高密切相关[45];而水稻则依赖外皮带凯氏带的提前形成来阻止氧气从通气组织向根际流失,是水稻适应淹水环境的核心机制之一[35](图 2)。

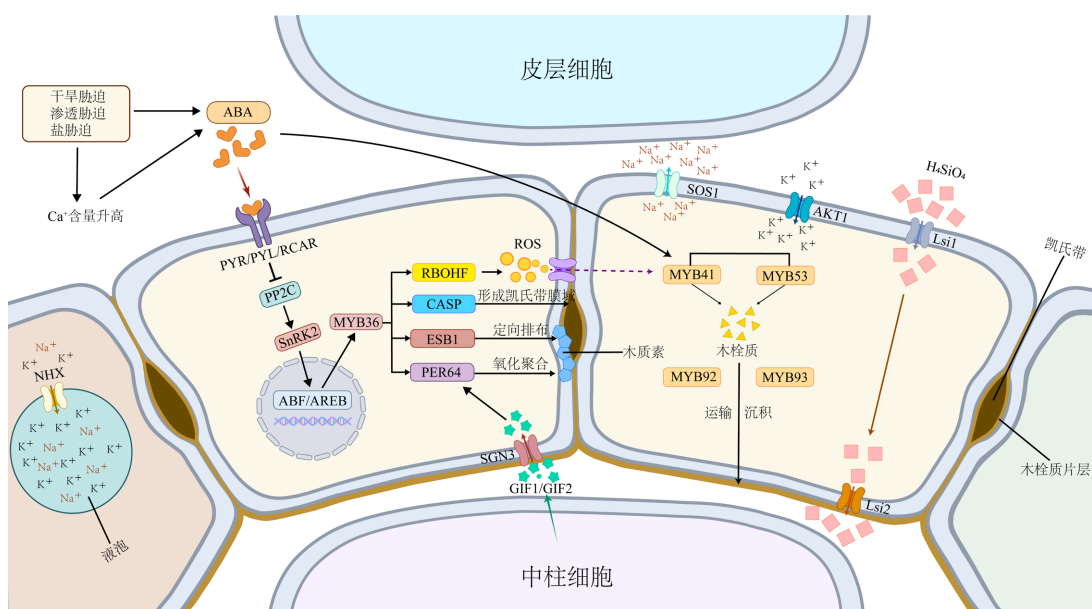


Figure 2. Molecular regulation of casparian strip formation and ion transport function under abiotic stress
图 2. 逆境胁迫下凯氏带形成的分子调控与离子转运功能

MYB36 作为凯氏带发育的核心调控因子, 能通过激活 *CASP* 家族基因的表达, 介导凯氏带膜域的组装, 并招募 *ESB1*、*PER64* 等功能蛋白定位于该膜域, 驱动木质素单体的定向氧化聚合与精准沉积, 维持内皮层凯氏带的基础结构[26]。ABA 信号下游的胁迫响应型 MYB 转录因子, 则分别靶向调控木质素合成与木栓质代谢相关基因, 在胁迫条件下促进凯氏带径向加厚, 实现屏障强度的适应性调整[32] (图 2)。

同时凯氏带通过封闭内皮层细胞间隙阻断质外体自由扩散途径, 迫使离子的径向运输必须通过跨膜转运蛋白完成[3][9]。*SOS1* 逆向转运蛋白将胞内 Na^+ 外排至细胞体外, 减少钠离子向中柱的渗漏; *AKT1* 钾通道介导 K^+ 的选择性吸收, 维持胞内钾钠平衡; 硅转运蛋白 *Lsi1* 与 *Lsi2* 协同介导硅酸的跨细胞转运, 沉积于细胞壁的硅元素可进一步加固凯氏带结构, 二者形成正向协同效应[34][35] (图 2)。

此外, 由 *CIF1/CIF2* 小肽与 *SGN3* 受体组成的屏障完整性监控系统, 可持续感知凯氏带的结构缺陷; 当胁迫造成屏障出现缺口时, 可触发局部代偿性木质化与木栓质沉积, 维持质外体屏障的功能稳定性[4][24]。

上述信号调控通路共同介导了凯氏带响应非生物胁迫的结构可塑性, 构成了植物适应干旱、盐胁迫等土壤逆境的核心分子基础[17][42]。

5.3. 植物 - 微生物互作中的新功能拓展

随着研究深入, 凯氏带的功能已从物质运输调控延伸至植物与微生物的互作领域。这种屏障结构在调控根际微生物群落、参与共生关系建立以及抵御病原菌入侵等方面都扮演着重要角色。内皮层凯氏带的完整性能够限制谷氨酰胺等代谢物向根际的泄漏, 进而影响微生物在根系周围的空间分布[46]; 同时, 凯氏带也是豆科植物与根瘤菌建立共生关系的必要条件, 屏障缺陷会导致根瘤发育受阻、固氮功能丧失[47]; 木栓质片层则以其疏水特性构成物理防线, 增加植物对根腐病的抵抗能力[48]。将凯氏带的生物学意义从非生物胁迫响应推向了生物互作层面, 也促使人们重新审视它在陆地植物演化史中的生态地位。

6. 展望

近十年来, 分子遗传学、比较基因组学与细胞生物学技术的快速发展, 推动凯氏带形成机制、起源进化与生物学功能研究取得系列突破性进展。凯氏带与木栓质片层的进化时序分化、外皮层屏障的物种特异性、凯氏带介导的植物 - 微生物互作等相关研究进展, 极大拓展了根系核心质外体屏障的生物学和生态学意义[22][49]。但目前关于凯氏带进化发育与功能分化的研究, 仍存在诸多亟待填补的空白。现有起源进化相关结论多基于现有植物比较研究推导而来, 缺乏古植物化石细胞壁化学分析的直接证据支撑[12]; 跨物种间的凯氏带形成机制方面的研究高度集中于拟南芥、水稻等少数模式物种, 木兰类、裸子植物及木本植物等关键类群的相关研究几近空白[10][14]; 同时, 多数研究仍停留在结构特征与基因表达的描述性层面, 凯氏带物种特异性分化的调控机制、精细结构分化的生态适应意义尚未明确[18][25]。

除此之外, 凯氏带调控网络与根际微生物组的双向互作, 已成为该领域全新的研究增长点[46][47]。持续深入解析凯氏带的进化发育与功能分化, 不仅能阐明植物陆地适应的关键进化历程, 更能为作物抗逆遗传改良、养分高效利用育种提供全新的理论支撑与基因资源。

基金项目

云南大学大学生创新创业训练项目资助(20257080)。

参考文献

- [1] Steudle, E. (2000) Water Uptake by Plant Roots: An Integration of Views. *Plant and Soil*, **226**, 45-56. <https://doi.org/10.1023/a:1026439226716>

- [2] Steudle, E. (2000) Water Uptake by Roots: Effects of Water Deficit. *Journal of Experimental Botany*, **51**, 1531-1542. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.350.1531>
- [3] 刘鑫, 王沛, 周青平. 植物根系质外体屏障研究进展[J]. 植物学报, 2021, 56(6): 761-773.
- [4] Caspary, R. (1865) Remarks on the Protective Sheath and the Formation of Stems and Roots. *Yearbooks for Scientific Botany*, **4**, 101-124. <https://wp.unil.ch/geldnerlab/files/2013/06/Caspary1865.pdf>
- [5] Geldner, N. (2013) The Endodermis. *Annual Review of Plant Biology*, **64**, 531-558. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120050>
- [6] Naseer, S., Lee, Y., Lapierre, C., Franke, R., Nawrath, C. and Geldner, N. (2012) Casparian Strip Diffusion Barrier in *Arabidopsis* Is Made of a Lignin Polymer without Suberin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 10101-10106. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205726109>
- [7] 嵇康轩. NaCl 和外源 ABA 对百合生理生化及凯氏带发育的影响[D]: [硕士学位论文]. 苏州: 苏州大学, 2023.
- [8] 刘梓清, 杨继刚, 吴子涵, 等. 植物根系限制重(类)金属吸收/转运的因素及其机制[J]. 农业现代化研究, 2021, 42(2): 284-293.
- [9] 杨朝东, 张霞, 刘国锋, 等. 植物根中质外体屏障结构和生理功能研究进展[J]. 植物研究, 2013, 33(1): 114-119.
- [10] 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[J]. 西北植物学报, 2019, 39(4): 752-762.
- [11] Manzano, C., Morimoto, K.W., Shaar-Moshe, L., Mason, G.A., Cantó-Pastor, A., Gouran, M., *et al.* (2024) Regulation and Function of a Polarly Localized Lignin Barrier in the Exodermis. *Nature Plants*, **11**, 118-130. <https://doi.org/10.1038/s41477-024-01864-z>
- [12] Su, Y., Feng, T., Liu, C., Huang, H., Wang, Y., Fu, X., *et al.* (2023) The Evolutionary Innovation of Root Suberin Lamellae Contributed to the Rise of Seed Plants. *Nature Plants*, **9**, 1968-1977. <https://doi.org/10.1038/s41477-023-01555-1>
- [13] 徐黎, 胡海琳, 王晨璨, 等. 植物根内皮层的发育与功能研究进展[J]. 科学通报, 2023, 68(8): 901-914.
- [14] Uddin, N., Li, X., Ullah, M.W., Sethupathy, S., Ma, K., Zahoor, *et al.* (2024) Lignin Developmental Patterns and Casparian Strip as Apoplastic Barriers: A Review. *International Journal of Biological Macromolecules*, **260**, Article 129595. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2024.129595>
- [15] 张倩倩, 林晓艳, 顾钰峰, 等. 木贼类营养器官凯氏带类型的新观察[J]. 西北植物学报, 2021, 41(7): 1158-1164.
- [16] 胡海琳. PagCIF1 调控 84K 杨凯氏带发育的功能研究[D]: [硕士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2023.
- [17] Karlova, R., Boer, D., Hayes, S. and Testerink, C. (2021) Root Plasticity under Abiotic Stress. *Plant Physiology*, **187**, 1057-1070. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab392>
- [18] Roppolo, D., Boeckmann, B., Pfister, A., Boutet, E., Rubio, M.C., Dénervaud-Tendon, V., *et al.* (2014) Functional and Evolutionary Analysis of the CASPARIAN STRIP MEMBRANE DOMAIN PROTEIN Family. *Plant Physiology*, **165**, 1709-1722. <https://doi.org/10.1104/pp.114.239137>
- [19] Xue, B., Liang, Z., Liu, Y., Li, D., Cao, P. and Liu, C. (2024) Comparative Analysis of Casparian Strip Membrane Domain Protein Family in *Oryza sativa* (L.) and *Arabidopsis thaliana* (L.). *International Journal of Molecular Sciences*, **25**, Article 9858. <https://doi.org/10.3390/ijms25189858>
- [20] Xue, B., Liang, Z., Li, D., Liu, Y. and Liu, C. (2024) Genome-Wide Identification and Expression Analysis of CASPL Gene Family in *Zea mays* (L.). *Frontiers in Plant Science*, **15**, Article ID: 1477383. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1477383>
- [21] Wang, X., Zhang, Y., Wang, L., Pan, Z., He, S., Gao, Q., *et al.* (2020) Casparian Strip Membrane Domain Proteins in *Gossypium arboreum*: Genome-Wide Identification and Negative Regulation of Lateral Root Growth. *BMC Genomics*, **21**, Article No. 340. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-6723-9>
- [22] Barbosa, I.C.R., Rojas-Murcia, N. and Geldner, N. (2019) The Casparian Strip—One Ring to Bring Cell Biology to Lignification? *Current Opinion in Biotechnology*, **56**, 121-129. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2018.10.004>
- [23] Doll, N.M. (2024) Filling the Gaps: Monitoring Casparian Strip Integrity in Rice. *The Plant Cell*, **36**, 219-220. <https://doi.org/10.1093/plcell/koad274>
- [24] Fujita, S. (2021) Casparian Strip Integrity Factor (CIF) Family Peptides-Regulator of Plant Extracellular Barriers. *Peptides*, **143**, Article 170599. <https://doi.org/10.1016/j.peptides.2021.170599>
- [25] Yang, J., Ding, C., Xu, B., Chen, C., Narsai, R., Whelan, J., *et al.* (2015) A Casparian Strip Domain-Like Gene, CASPL, Negatively Alters Growth and Cold Tolerance. *Scientific Reports*, **5**, Article No. 14299. <https://doi.org/10.1038/srep14299>
- [26] Kamiya, T., Borghi, M., Wang, P., Danku, J.M.C., Kalmbach, L., Hosmani, P.S., *et al.* (2015) The MYB36 Transcription Factor Orchestrates Casparian Strip Formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 10533-10538.

- <https://doi.org/10.1073/pnas.1507691112>
- [27] 李朋雪. 番茄根系内皮层凯氏带调控机制的研究[D]: [硕士学位论文]. 福州: 福建农林大学, 2018.
- [28] 肖伊辉, 冯志航, 赖雨秋, 等. 植物根系内皮层凯氏带形成的分子机制及对矿质养分转运调控综述[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2025, 51(3): 337-349.
- [29] Li, P., Yang, M., Chang, J., Wu, J., Zhong, F., Rahman, A., *et al.* (2018) Spatial Expression and Functional Analysis of Casparian Strip Regulatory Genes in Endodermis Reveals the Conserved Mechanism in Tomato. *Frontiers in Plant Science*, **9**, Article ID: 832. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00832>
- [30] 张琳. 转录因子 OsMYB36a 调控水稻内皮层凯氏带形成的功能研究[D]: [硕士学位论文]. 南宁: 广西大学, 2024.
- [31] Wang, Z., Zhang, B., Chen, Z., Wu, M., Chao, D., Wei, Q., *et al.* (2022) Three OsMYB36 Members Redundantly Regulate Casparian Strip Formation at the Root Endodermis. *The Plant Cell*, **34**, 2948-2968. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac140>
- [32] Shukla, V., Han, J., Cléard, F., Lefebvre-Legendre, L., Gully, K., Flis, P., *et al.* (2021) Suberin Plasticity to Developmental and Exogenous Cues Is Regulated by a Set of MYB Transcription Factors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **118**, Article No. 118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2101730118>
- [33] Hématy, K., De Bellis, D., Wang, X., Mähönen, A.P. and Geldner, N. (2022) Analysis of Exocyst Function in Endodermis Reveals Its Widespread Contribution and Specificity of Action. *Plant Physiology*, **189**, 557-566. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac019>
- [34] 王志刚. OsCASP1 在水稻根内皮层凯氏带形成和矿质元素吸收中的作用机理[D]: [博士学位论文]. 南宁: 广西大学, 2022.
- [35] Chen, T., Cai, X., Wu, X., Karahara, I., Schreiber, L. and Lin, J. (2011) Casparian Strip Development and Its Potential Function in Salt Tolerance. *Plant Signaling & Behavior*, **6**, 1499-1502. <https://doi.org/10.4161/psb.6.10.17054>
- [36] 翁群清. 凯氏带蛋白 OsCASP4-2 在水稻凯氏带形成及非生物胁迫中的功能研究[D]: [硕士学位论文]. 福州: 福建农林大学, 2018.
- [37] 刘鑫. 根系质外体屏障在老芒麦适应干旱胁迫中的作用[D]: [硕士学位论文]. 成都: 西南民族大学, 2022.
- [38] Moore, C.A., Bowen, H.C., Scrase-Field, S., Knight, M.R. and White, P.J. (2002) The Deposition of Suberin Lamellae Determines the Magnitude of Cytosolic Ca^{2+} Elevations in Root Endodermal Cells Subjected to Cooling. *The Plant Journal*, **30**, 457-465. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113x.2002.01306.x>
- [39] Beisson, F., Li, Y., Bonaventure, G., Pollard, M. and Ohlrogge, J.B. (2007) The Acyltransferase GPAT5 Is Required for the Synthesis of Suberin in Seed Coat and Root of *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, **19**, 351-368. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.048033>
- [40] Yadav, V., Molina, I., Ranathunge, K., Castillo, I.Q., Rothstein, S.J. and Reed, J.W. (2014) ABCG Transporters Are Required for Suberin and Pollen Wall Extracellular Barriers in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, **26**, 3569-3588. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.129049>
- [41] Ranathunge, K. and Schreiber, L. (2011) Water and Solute Permeabilities of Arabidopsis Roots in Relation to the Amount and Composition of Aliphatic Suberin. *Journal of Experimental Botany*, **62**, 1961-1974. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq389>
- [42] Barberon, M., Vermeer, J.E.M., De Bellis, D., Wang, P., Naseer, S., Andersen, T.G., *et al.* (2016) Adaptation of Root Function by Nutrient-Induced Plasticity of Endodermal Differentiation. *Cell*, **164**, 447-459. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.12.021>
- [43] 孟利芳. 凯氏带和木栓层在宁夏枸杞根系 Na^+ 吸收中的作用研究[D]: [硕士学位论文]. 银川: 宁夏大学, 2024.
- [44] 朱进, 彭玉全, 沈若妍, 等. 淹水胁迫对小白菜幼苗根系生长、生理及凯氏带的影响[J]. 植物生理学报, 2019, 55(8): 1089-1097.
- [45] Krishnamurthy, P., Ranathunge, K., Franke, R., Prakash, H.S., Schreiber, L. and Mathew, M.K. (2009) The Role of Root Apoplastic Transport Barriers in Salt Tolerance of Rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, **230**, 119-134. <https://doi.org/10.1007/s00425-009-0930-6>
- [46] Shen, D., Micic, N., Venado, R.E., Bjarnholt, N., Crocoll, C., Persson, D.P., *et al.* (2025) Apoplastic Barriers Are Essential for Nodule Formation and Nitrogen Fixation in *Lotus japonicus*. *Science*, **387**, 1281-1286. <https://doi.org/10.1126/science.ado8680>
- [47] Ranathunge, K., Thomas, R.H., Fang, X., Peterson, C.A., Gijzen, M. and Bernards, M.A. (2008) Soybean Root Suberin and Partial Resistance to Root Rot Caused by *Phytophthora sojae*. *Phytopathology*, **98**, 1179-1189. <https://doi.org/10.1094/phyto-98-11-1179>
- [48] Mahiwal, S., Andersen, T.G. and Shen, D. (2025) Establishment and Functions of the Casparian Strip. *Molecular Plant*,

- 18**, 1249-1252. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2025.07.001>
- [49] Ramakrishna, P. and Somssich, M. (2022) Exocyst Function and Specificity during Casparian Strip Formation—Insights via a Gene-Edited Endodermis. *Plant Physiology*, **189**, 435-437. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac101>