

Влияние отложения лигнина на стрессоустойчивость растений и регуляция гидравлической проводимости корней на фоне усиленной лигнификации

Веселов Д.С., Тимергалина Л.Н., Кудоярова Г.Р.*

Уфимский институт биологии УФИЦ РАН, Уфа. 450054, просп. Октября 69

*E-mail: guzel@anrb.ru

Резюме

Отложение лигнина играет важную роль в формировании поясков Каспари, представляющих собой барьер для неконтролируемого движения ионов и воды по апопласту. На фоне засоления, затопления, засухи и присутствия в почве ионов тяжелых металлов наблюдается усиление лигнификации. Эта защитная реакция повышает устойчивость растений, снижая как приток в растения токсичных ионов, так и потерю корнями кислорода при затоплении и потерю воды - при ее транспорте в побег через подсыхающие при засухе верхние слои почвы. Тем не менее, лигнификация может иметь отрицательные последствия для роста и развития растений из-за снижения гидравлической проводимости в результате блокирования апопластного пути воды. Данная работа была направлена на анализ данных о том, как растения могут решить проблему поддержания гидравлической проводимости на фоне усиленного отложения лигнина и вызванного им ограничения движения воды по апопласту. При этом снижение гидравлической проводимости можно избежать за счет повышения уровня и активности водных каналов аквапоринов. Важную роль в регуляции как отложения лигнина, так и компенсирующего этот процесс увеличения уровня аквапоринов может играть абсцизовая кислота.

Ключевые слова: лигнин, апопластные барьеры, пояски Каспари, устойчивость, гидравлическая проводимость

Цитирование: Веселов Д.С., Тимергалина Л.Н., Кудоярова Г.Р. Влияние отложения лигнина на стрессоустойчивость растений и регуляция гидравлической проводимости корней на фоне усиленной лигнификации. *Biomics*. 2026. 18(3). 261-268. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2026-19

© Авторы, Веселов Д.С., Тимергалина Л.Н., Кудоярова Г.Р.

The influence of lignin deposition on plant stress resistance and regulation of root hydraulic conductivity under conditions of increased lignification

Veselov D.S., Timergalina L.N., Kudoyarova G.R.*

Ufa Institute of Biology, UFRS, RAS

*E-mail: guzel@anrb.ru

Resume

Lignin deposition plays a key role in the formation of Casparian bands, which act as a barrier to the uncontrolled movement of ions and water across the apoplast. Salinity, flooding, drought, and the presence of heavy metal ions in the soil increase lignification. This protective response increases plant resilience by reducing both the influx of toxic ions and the loss of oxygen by roots during flooding and loss of water -

during its transport to the shoot through the upper soil layers, which dry out during drought. However, it can have negative consequences for plant growth and development due to reduced hydraulic conductivity resulting from the blockage of the apoplast water pathway. This work was aimed at analyzing data on how plants can solve the problem of maintaining hydraulic conductivity in the context of increased lignin deposition and the resulting limitation of water movement through the apoplast. The reduction in hydraulic conductivity can be avoided by increasing the level and activity of water channels aquaporins. Abscicic acid may play an important role in regulating both lignin deposition and the compensating increase in aquaporin levels.

Key words: lignin, apoplast barriers, Casparian bands, resistance, hydraulic conductance

Citation: Veselov D.S., Timergalina L.N., Kudoyarova G.R. The influence of lignin deposition on plant stress resistance and regulation of root hydraulic conductivity under conditions of increased lignifications. Review. *Biomics*. 2026. 18(3). 261-268. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2026-19 (In Russian)

© **The Authors**, Veselov D.S., Timergalina L.N., Kudoyarova G.R.

Лигнин — один из важнейших вторичных метаболитов, который образуется в растительных клетках в результате метаболизма фенилаланина/тирозина [Liu et al., 2018]. Это второй по распространённости биополимер, на долю которого приходится 30% органического углерода в биосфере [Du et al., 2020]. Он откладывается в основном в утолщенных вторичных клеточных стенках в виде гидрофобного слоя между такими гидрофильными полисахаридами, как целлюлоза и гемицеллюлоза, делая клеточные стенки жесткими и непроницаемыми. Лигнифицированные ксилемные сосуды, волокна ксилемы и флоэмы обеспечивают поддержку и защиту растений от механических нагрузок, придавая побегам жесткость, упругость и механическую прочность и предотвращая полегание стебля [Zheng et al., 2017]. В корнях лигнины также увеличивают их механическую прочность, необходимую для проникновения в твердые слои почвы [Ogorek et al., 2025]. Отложение лигнина предотвращает закупорку проводящих сосудов ксилемы воздушными пузырьками за счет придания жесткости и прочности сосудистым тканям, а также создания барьера для распространения воздуха в проводящей системе, что позволяет поддерживать непрерывный ток воды [Lima et al., 2018].

С химической точки зрения лигнин представляет собой ароматический полимер, образованный путем связывания 4-гидроксифенилпропаноидов [Vanholme et al., 2010]. Биосинтез лигнина можно разделить на три этапа, включающих биосинтез мономеров лигнина (лигнолов), их транспорт и полимеризацию. Мономеры лигнина синтезируются из фенилаланина путем дезаминирования, катализируемого фенилаланинаммиаклиазой (PAL), гидроксилирования, метилирования и восстановления. Основными строительными блоками лигнина являются остатки кумарилового,

кониферилового и синапового спиртов. Цепь реакций, приводящих к образованию монолигнолов, катализируется многими ферментами, в частности, вышеупомянутыми PAL, циннамат-4-гидроксилазой (C4H), п-кумарат-3-гидроксилазой (C3H) и ферулат-5-гидроксилазой (F5H), принадлежащими к семейству ферментов цитохрома P450, 4-кумарат-КоА-лигазой (4CL); О-метилтрансферазой кофейной кислоты (CCOMT), дегидрогеназой коричневого спирта (CAD) и другими [Swetha et al., 2024]. В настоящее время идентифицированы гены, кодирующие эти ферменты, не только у модельных растений арабидопсиса, но, в частности, у растений ячменя [Chen et al., 2023].

Поскольку монолигнолы синтезируются в цитоплазме, а их полимеризация происходит в апопласте, эти блоки должны транспортироваться через плазматическую мембрану. Они транспортируются из цитоплазмы в клеточную стенку с помощью АВС-переносчиков [Alejandro et al., 2012], где происходит полимеризация лигнина с помощью пероксидаз [Wang et al., 2013].

Одна из основных функций лигнина состоит в формировании апопластных барьеров, от присутствия которых зависит поток в растении воды и растворенных в ней веществ. Транспортный путь по апопласту, состоящему из первичных клеточных стенок, в которых еще нет лигнина, отличается высокой гидравлической проводимостью [Pascut et al., 2021]. Гидравлическая проводимость альтернативного трансмембранного и симпластного транспорта воды ниже из-за суммирования сопротивления мембран и плазмодесм [Martre et al., 2002]. Вместе с тем неконтрольный поток воды по апопласту опасен тем, что с ним в растения проникают токсичные вещества. Преграду им образуют апопластные барьеры. Наиболее детально изучено отложение лигнина в радиальных стенках клеток эндодермиса, приводящего к формированию поясков Каспари.

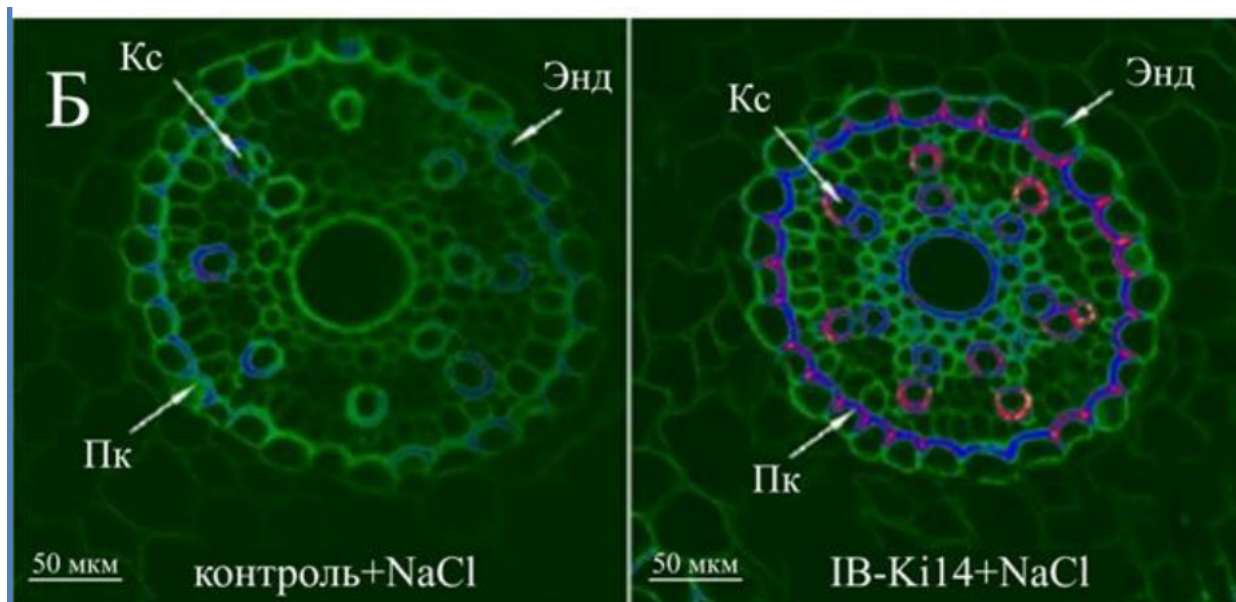


Рис. 1. Выявление лигнина и суберина по флуоресценции берберина на поперечных срезах базальной части корней пшеницы через шесть дней после начала засоления и бактериальной обработки *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14. Энд – эндодерма; Пк – пояски Каспари; Кс – ксилема. Из статьи Белимова и др., 2025. (печтается с разрешения)

Fig. 1. Detection of lignin and suberin by berberine fluorescence in cross sections of the basal part of wheat roots six days after the onset of salinization and bacterial treatment with *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14. End – endodermis; Casparian bands; Xylem. From the article by Belimov et al., 2025. (with permission)

На рисунке 1 приведен результат окрашивания лигнина флуоресцирующим красителем берберин [Белимов и др., (Belimov et al.), 2025]. Для отображения интенсивности свечения применено кодирование цветом. Зеленый цвет соответствует слабому свечению, а последовательный переход к синему, красному, желтому и белому окрашиванию передает увеличение свечения. Красный и белый цвет показывает высокий уровень отложения лигнина в радиальных стенках клеток эндодермы при действии бактерий.

В случае отложения лигнина в поясах Каспари наиболее интересной и сложной особенностью является пространственная организация этого процесса, т.е. его локализация в определенных участках: вдоль антиклинальных и поперечных стенок эндодермы и экзодермы. Локализация полосок Каспари определяется белками домена поясков Каспари (Casparian Strip Domain Proteins - CASP), которые образуют стабильную матрицу, собирающую аппарат лигнификации [Roppolo et al., 2014]. Этот аппарат содержит НАДФН-оксидазу, которая необходима для производства перекиси, и пероксидазу (PR64), которая восстанавливает перекись для окисления монолигнолов.



Рис. 2. Схематическое изображение влияния формирования апопластных барьеров на проникновение в корни гифов грибов. Модификация иллюстрации из статьи [Fröschel et al., 2021]

Fig. 2. Schematic representation of the influence of apoplastic barrier formation on penetration of fungus hyphae into root. Modified illustration from [Fröschel et al., 2021]

Отложение лигнина в поясках Каспари обеспечивает защиту растений от многих неблагоприятных факторов. Формирование апопластных барьеров защищает растения от проникновения в корни грибных патогенов [Fröschel et al., 2021]. На рисунке 2 схематично показано, как гифы грибов беспрепятственно проникают через все слои корня, в которых еще не сформированы пояски Каспари. Однако отложение лигнина в области эндодермы создает барьер для их проникновения, защищая растения как от грибных, так и бактериальных патогенов.

Блокирование бесконтрольного поступления в растения тяжелых металлов позволяет растению регулировать их потоки с помощью мембранных переносчиков [Qi et al., 2020]. Их высокая активность обеспечивает приток ионов в растения и лежит в основе их аккумуляции. В тоже время низкая активность переносчиков ионов тяжелых металлов

уменьшает их приток в растения, обеспечивая реализацию механизма эксклюзии (исключения).

Отложение лигнина в поясках Каспари не только регулирует приток воды и ионов в растение, но и ограничивает их утечку [Barberon, 2017; Dong, Lin, 2021]. Это важно в условиях засухи, когда при транспорте воды через подсыхающие слои почвы вода может возвращаться обратно в почву, чему препятствуют пояски Каспари экзодермы и эндодермы [De Silva et al., 2021; Yang et al., 2022]. Также этот механизм важен при дефиците элементов минерального питания, когда формирование апопластных барьеров блокирует их утечку из корней [Barberon, 2017]. Слева на рис. 3 представлены корни до отложения лигнина. Вода и ионы свободно проникают в корни и покидают их. На правом рисунке показано, что с отложением лигнина картина меняется, и нет ни поступления, ни утечки воды и ионов.

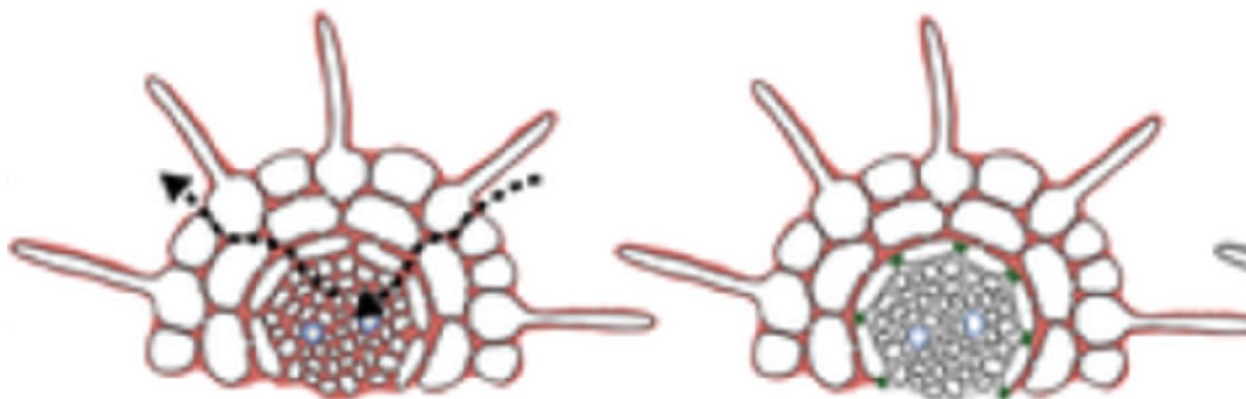


Рис. 3. Схематическое изображение проницаемости корней для ионов и воды до (слева) и после (справа) формирования апопластных барьеров. Модификация иллюстрации из статьи [Barberon, 2017]

Fig. 3. Schematic representation of root permeability for ions and water before (left) and after (right) the formation of apoplastic barriers. Modified illustration from [Barberon, 2017]

Еще один неблагоприятный фактор, от которого растения защищает отложение лигнина в поясках Каспари – это затопление, связанное с нерегулярным выпадением осадков [Xu et al., 2013; Guhr et al., 2025]. При этом корни растений страдают от недостатка кислорода из-за низкой растворимости газов в водной среде. Кислород может поступать в корни из побега по аэренхиме. Однако корни теряют кислород вследствие его диффузии из корней в водную среду. Картина меняется с отложением лигнина, который предотвращает диффузию кислорода из корней во внешнюю среду, и она может происходить только в кончике, где апопластных барьеров еще нет. Формирование аэренхимы и усиленное отложение лигнина в экзодерме и эндодерме при затоплении растений пшеницы хорошо заметно на рис. 4 [Иванов и др., (Ivanov et al.), 2022].

Известно, что отложение лигнина и формирование апопластных барьеров повышает устойчивость растений к засолению [Cui et al., 2021]. Нами впервые было показано, что известная способность ризосферных бактерий повышать солеустойчивость растений обусловлена усилением под их влиянием отложения лигнина в эндодерме [Arkhipova et al., 2022]. Это хорошо заметно на срезах корней, окрашенных берберинном (рис. 1) из статьи Белимова с соавт., [Белимов и др., (Belimov et al.) 2025]. Свечение в области эндодермы резко возрастало при введении бактерий штамма *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14 в ризосферу растений пшеницы. При этом снижалось накопление натрия в побегах растений [Martynenko et al., 2022].

Из сказанного может создаться впечатление, что усиление отложения лигнина в апопласте – панацея от

всех бед. Тем не менее, у этого феномена есть одно важное отрицательное последствие. Оно снижает гидравлическую проводимость корней. Это видно, например, из результатов измерения гидравлической проводимости у растений пшеницы, приведенных в статье Arkhipova et al. [2020]: под влиянием засоления она снижалась более, чем в два раза, что могло быть причиной торможения роста растений. Этому отрицательному последствию усиленного отложения лигнина может противодействовать активация трансмембранного переноса воды при участии аквапоринов. Так, инокуляции бактерий штамма *Bacillus subtilis* IB22 в ризосферу растений пшеницы

предотвращала снижение гидравлической проводимости под влиянием засоления [Arkhipova et al., 2020]. Оценка уровня водных каналов с помощью специфических антител против аквапоринов показала, что под влиянием бактерий штамма *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14 у растений ячменя возрастал уровень PIP2;1 аквапоринов [Arkhipova et al., 2022]. Увеличение уровня аквапоринов компенсировало последствия усиленного отложения лигнина под влиянием бактериальной инокуляции и обеспечивало поддержание гидравлической проводимости на уровне контроля.

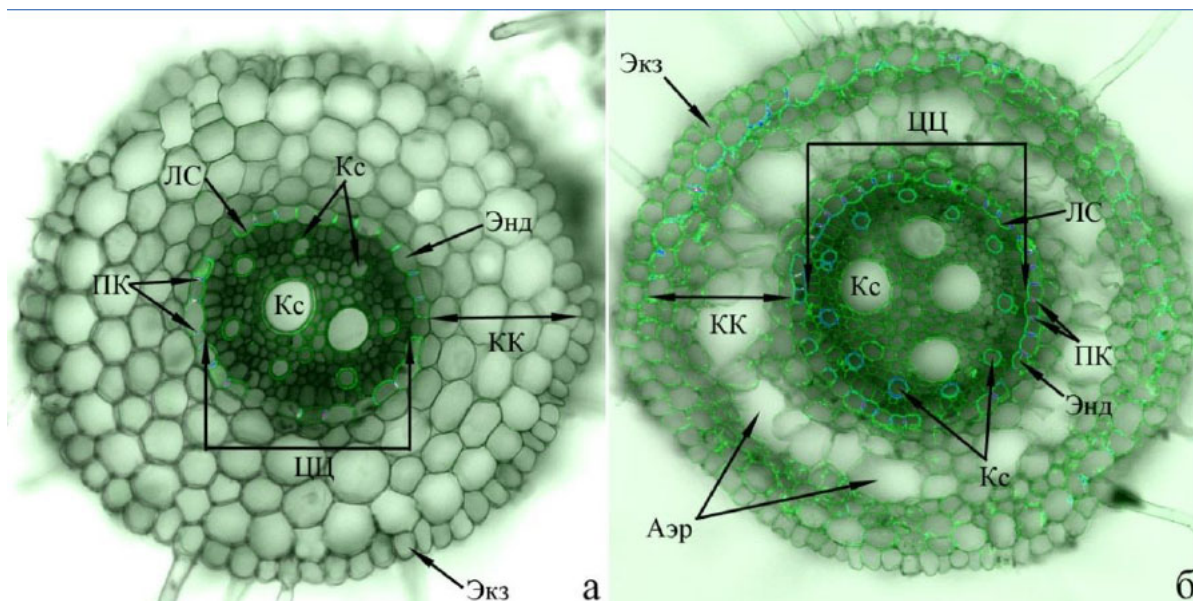


Рис. 4. Локализация лигнина и суберина и формирование аэренхимы в корнях растений, выращенных на фоне аэрации (а) и в условиях гипоксии (б). Условные обозначения: Аэр – аэренхима, КК – кора корня, Кс – ксилема, ЛС – ламеллы суберина, ПК – пояски Каспари, ЦЦ – центральный цилиндр, Экз – экзодерма, Энд – эндодерма. Из статьи [Иванов и др., 2022]. (печатается с разрешения)

Fig. 4. Localization of lignin and suberin and formation of aerenchyma in the roots of plants grown under aeration (a) and hypoxic conditions (b). Аэр – aerenchyma, КК – root cortex, Кс – xylem, ЛС – suberin lamellae, ПК – Casparian bands, ЦЦ – central cylinder, Экз – exodermis, Энд – endodermis. From the article [Ivanov et al., 2022]. (with permission)

Каков может быть механизм одновременного усиления отложения лигнина в апопласте и повышения уровня аквапоринов? Этот механизм может быть связан с гормоном - абсцизовой кислотой (АБК). Введение АБК в питательную среду растений ячменя увеличивало содержание этого гормона в эпидерме корней растения ячменя, и одновременно возрастал уровень окрашивания на аквапорины [Sharipova et al., 2016]. Обработка АБК также усиливала формирование апопластных барьеров [Akhiyarova et al., 2021]. Известна способность этого гормона повышать активность аквапоринов и гидравлическую проводимость корней [Maurel et al.,

2008]. У дефицитного по АБК мутанта ячменя гидравлическая проводимость и уровень аквапоринов были ниже, чем у его исходного генотипа, а обработка препаратом штамма IB22 повышала как уровень аквапоринов, так и гидравлическую проводимость в результате стимуляции экспрессии генов, контролирующих уровень АБК в растениях [Akhtyamova et al., 2024]. Известно также, что АБК может стимулировать формирование поясков Каспари [Liu et al., 2021], что было нами обнаружено на примере растений гороха, обработанных этим гормоном [Akhiyarova et al., 2021].

Таким образом, анализ данных литературы позволяет заключить, что отложение лигнина и формирование апопластных барьеров защищает растения от многих неблагоприятных факторов, и при этом снижение гидравлической проводимости можно избежать за счет повышения уровня и активности водных каналов аквапоринов. Важную роль в регуляции как отложения лигнина, так и компенсирующего этот процесс увеличения уровня аквапоринов может играть АБК.

Работа выполнена в рамках гос. задания Рег. № НИОКТР 123020800002-2.

Поступила в редакцию: 08.09.2026 г.

Принята к публикации: 21.09.2026 г.

Литература

1. Белимов А.А., Мартыненко Е.В., Архипова Т.Н., Галин И.Р. Концентрация кальция и железа в растениях пшеницы при формировании поясков Каспари под влиянием засоления и ростстимулирующих бактерий. *Экобиотех.* 2025. 1(8). 91-100. doi: [10.31163/2618-964X/2025-9](https://doi.org/10.31163/2618-964X/2025-9)
2. Иванов Р.С., Тимергалина Л.Н., Федяев В.В., Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Веселов Д.С. Влияние гипоксии на формирование аэренхимы и рост растений пшеницы. *Экобиотех.* 2022. 2(5). 69-75. doi: [10.31163/2618-964X-2022-5-2-69-75](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2022-5-2-69-75)
3. Alejandro S, Lee Y, Tohge T et al. AtABCG29 is a monolignol transporter involved in lignin biosynthesis. *Curr Biol.* 2012. 22(13). 1207-1212. doi: [10.1016/j.cub.2012.04.064](https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.04.064)
4. Akhiyarova GR; Ivanov RS; Ivanov II; Finkina EI; Melnikova DN; Bogdanov IV; Nuzhnaya T; Ovchinnikova TV; Veselov DS; Kudoyarova GR. Effects of salinity and Absciscic acid on lipid transfer protein accumulation, suberin deposition and hydraulic conductance in *Pea* roots. *Membranes.* 2021. 11. 762. doi: [10.3390/membranes11100762](https://doi.org/10.3390/membranes11100762)
5. Akhtyamova Z, Arkhipova T, Sharipova G et al. The effect of plant growth-promoting bacteria *Bacillus subtilis* IB-22 on the hydraulic conductivity and abundance of PIP2 aquaporins in the roots of an abscisic acid-deficient barley mutant. *Int. J. Mol. Sci.* 2024. 25. 10706. <https://doi.org/10.3390/ijms251910706>
6. Arkhipova T, Martynenko E, Sharipova G et al. Effects of plant growth promoting rhizobacteria on the content of abscisic acid and salt resistance of wheat plants. *Plants.* 2020. 9 (11). 1429. doi: [10.3390/plants9111429](https://doi.org/10.3390/plants9111429)
7. Arkhipova T, Sharipova G, Akhiyarova G et al. The effects of rhizosphere inoculation with *Pseudomonas mandelii* on formation of apoplast barriers, HvPIP2 aquaporins and hydraulic conductance of barley. *Microorganisms.* 2022. 10. 935. doi: [10.3390/microorganisms10050935](https://doi.org/10.3390/microorganisms10050935)
8. Barberon M. The endodermis as a checkpoint for nutrients. *New Phytologist.* 2017. 213. 1604–1610. doi: [10.1111/nph.14140](https://doi.org/10.1111/nph.14140)
9. Chen X, Sun H, Zhao B et al. Transcriptome analysis identifies differentially expressed genes involved in lignin biosynthesis in barley. *Int J Biol Macromol.* 2023. 236. 123940. doi: [10.1016/j.ijbiomac.2023.123940](https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2023.123940)
10. Cui B, Liu R, Flowers TJ, Song J. Casparian bands and suberin lamellae: Key targets for breeding salt tolerant crops? *Environ. Exp. Bot.* 2021. 191. 104600. doi: [10.1016/j.envexpbot.2021.104600](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104600)
11. de Silva NDG, 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. doi: [10.3390/metabo11110735](https://doi.org/10.3390/metabo11110735)
12. Dong NQ and Lin HX. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions. *J. Integr. Plant Biol.* 2021. 63. 180–209. doi: [10.1111/jipb.13054](https://doi.org/10.1111/jipb.13054)
13. Du B, Chen C, Sun Y, Yang M et al. Unlocking the response of lignin structure by depolymerization process improved lignin-based carbon nanofibers preparation and mechanical strength. *Int J Biol Macromol.* 2020. 1. (156). 669-680. doi: [10.1016/j.ijbiomac.2020.04.105](https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.04.105)
14. Fröschel C, Komorek J, Attard A et al. Plant roots employ cell-layer-specific programs to respond to pathogenic and beneficial microbes. *Cell Host Microbe.* 2021. 29(2). 299-310.e7. doi: [10.1016/j.chom.2020.11.014](https://doi.org/10.1016/j.chom.2020.11.014)
15. Guhr T, Song Z, Andersen AG et al. Root morphology and anatomy respond similarly to drought and flooding in two wheat cultivars. *Annals of Botany.* 2025. 136. 1239–1250. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaf152>,
16. Lima TRA, Carvalho ECD, Martins FR et al. Lignin composition is related to xylem embolism resistance and leaf life span in trees in a tropical semiarid climate. *New Phytol.* 2018. 219(4). 1252-1262. doi: [10.1111/nph.15211](https://doi.org/10.1111/nph.15211)
17. Liu Q, Luo L, Zheng L. Lignins: biosynthesis and biological functions in plants. *Int J Mol Sci.* 2018. 19. 335. doi: [10.3390/ijms19020335](https://doi.org/10.3390/ijms19020335)
18. Liu C, Yu H, Rao X et al. Absciscic acid regulates secondary cell-wall formation and lignin deposition in *Arabidopsis thaliana* through phosphorylation of NST1. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2021. 118(5): e2010911118. doi: [10.1073/pnas.2010911118](https://doi.org/10.1073/pnas.2010911118)
19. Martre P, Morillon R, Barrieu F et al. Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit. *Plant Physiol.* 2002. 4. 2101-10. doi: [10.1104/pp.009019](https://doi.org/10.1104/pp.009019).

20. Martynenko E, Arkhipova T, Safronova V et al. Effects of phytohormone-producing rhizobacteria on Casparian band formation, ion homeostasis and salt tolerance of durum wheat. *Biomolecules*. 2022. 12. 230. doi: 10.3390/biom12020230
21. Maurel C, Verdoucq L, Luu DT, Santoni V. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annual Review of Plant Physiology*. 2008. 59. 595–624. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092734
22. Ogorek LLP, Gao Y, Farrar E, Pandey BK. Soil compaction sensing mechanisms and root responses. *Trends in Plant Science*. 2025. 5(30). 565-575. doi.org/10.1016/j.tplants.2024.10.014
23. Pascut FC, Couvreur V, Dietrich D et al. Noninvasive hydrodynamic imaging in plant roots at cellular resolution. *Nature Communications*. 2021. 12(1). 4682. doi.org/10.1038/s41467-021-24913-z
24. Qi X, Tam NF, Li WC, Ye Z. 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. doi: 10.1016/j.envpol.2020.114736
25. Roppolo D, Boeckmann B, Pfister A et al. Functional and evolutionary analysis of the CASPARIAN STRIP MEMBRANE DOMAIN PROTEIN family. *Plant Physiol*. 2014. 165(4). 1709-1722. doi: 10.1104/pp.114.239137
26. Sharipova G, Veselov D, Kudoyarova G et al. Exogenous application of abscisic acid (ABA) increases root and cell hydraulic conductivity and abundance of some aquaporin isoforms in the ABA deficient barley mutant Az34. *Annals of Botany*. 2016. 118 (4). 777-785. doi: 10.1093/aob/mcw117
27. Swetha R, Sridhanya VM, Varanavasiappan S et al. Root apoplastic barrier mechanism: an adaptive strategy to protect against salt stress. *Mol Biol Rep*. 2024. 52(1). 56. doi: 10.1007/s11033-024-10171-x. PMID: 39690255
28. Vanholme R, Brech Demedts B, Morreel K et al. Lignin biosynthesis and structure. *Plant Physiology*. 2010. 153. 895–905. doi: 10.1104/pp.110.155119
29. Wang Y, Chantreau M, Sibout R, Hawkins S. Plant cell wall lignification and monolignol metabolism. *Front Plant Sci*. 2013. 4. 220. doi: 10.3389/fpls.2013.00220
30. Xu QT, Yang L, Zhou ZQ et al. Process of aerenchyma formation and reactive oxygen species induced by waterlogging in wheat seminal roots. *Planta*. 2013. 238(5). 969-82. https://doi.org/10.1007/s00425-013-1947-4
31. Yang L, Xia L, Zeng Y et al. Grafting enhances plants drought resistance: Current understanding, mechanisms, and future perspectives. *Front Plant Sci*. 2022. 13. 1015317. doi: 10.3389/fpls.2022.1015317
32. Zheng M, Chen J, Shi Y et al. Manipulation of lignin metabolism by plant densities and its relationship with lodging resistance in wheat. *Sci Rep*. 2017. 7. 41805. doi: 10.1038/srep41805

References

1. Alejandro S, Lee Y, Tohge T et al. AtABCG29 is a monolignol transporter involved in lignin biosynthesis. *Curr Biol*. 2012. 22(13). 1207-1212. doi: 10.1016/j.cub.2012.04.064
2. Akhiyarova GR; Ivanov RS; Ivanov II; Finkina EI; Melnikova DN; Bogdanov IV; Nuzhnaya T; Ovchinnikova TV; Veselov DS; Kudoyarova GR. Effects of salinity and Absciscic acid on lipid transfer protein accumulation, suberin deposition and hydraulic conductance in *Pea* roots. *Membranes*. 2021. 11. 762. doi.org/10.3390/membranes11100762
3. Akhtyamova Z, Arkhipova T, Sharipova G et al. The effect of plant growth-promoting bacteria *Bacillus subtilis* IB-22 on the hydraulic conductivity and abundance of PIP2 aquaporins in the roots of an abscisic acid-deficient barley mutant. *Int. J. Mol. Sci*. 2024. 25. 10706. https://doi.org/10.3390/ijms251910706
4. Arkhipova T, Martynenko E, Sharipova G et al. Effects of plant growth promoting rhizobacteria on the content of abscisic acid and salt resistance of wheat plants. *Plants*. 2020. 9 (11). 1429. doi: 10.3390/plants9111429
5. Arkhipova T, Sharipova G, Akhiyarova G et al. The effects of rhizosphere inoculation with *Pseudomonas mandelii* on formation of apoplast barriers, HvPIP2 aquaporins and hydraulic conductance of barley. *Microorganisms*. 2022. 10. 935. doi.org/10.3390/microorganisms10050935
6. Barberon M. The endodermis as a checkpoint for nutrients. *New Phytologist*. 2017. 213. 1604–1610. doi: 10.1111/nph.14140
7. Belimov AA, Martynenko EV, Arkhipova TN, Galin IR. The concentration of calcium and iron in wheat plants during the formation of Casparian strips under the influence of salinization and growth-stimulating bacteria. *Ecobiotech*. 2025.1(8). 91-100. doi: 10.31163/2618-964X/2025-9 (In Russian)
8. Chen X, Sun H, Zhao B et al. Transcriptome analysis identifies differentially expressed genes involved in lignin biosynthesis in barley. *Int J Biol Macromol*. 2023. 236. 123940. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2023.123940
9. Cui B, Liu R, Flowers TJ, Song J. Casparian bands and suberin lamellae: Key targets for breeding salt tolerant crops? *Environ. Exp. Bot*. 2021. 191. 104600. doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104600
10. de Silva NDG, 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. doi.org/10.3390/metabo11110735

11. Dong NQ and Lin HX. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions. *J. Integr. Plant Biol.* 2021. 63. 180–209. doi: 10.1111/jipb.13054
12. Du B, Chen C, Sun Y, Yang M et al. Unlocking the response of lignin structure by depolymerization process improved lignin-based carbon nanofibers preparation and mechanical strength. *Int J Biol Macromol.* 2020. 1. (156). 669–680. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2020.04.105
13. Fröschel C, Komorek J, Attard A et al. Plant roots employ cell-layer-specific programs to respond to pathogenic and beneficial microbes. *Cell Host Microbe.* 2021. 29(2). 299–310.e7. doi: 10.1016/j.chom.2020.11.014
14. Guhr T, Song Z, Andersen AG et al. Root morphology and anatomy respond similarly to drought and flooding in two wheat cultivars. *Annals of Botany.* 2025. 136. 1239–1250. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaf152>,
15. Ivanov RS, Timergalina LN, Fedyaev VV et al. Effect of hypoxia on aerenchyma formation and growth of wheat plants. *Ecobiotech.* 2022. 2(5). 69–75. doi: 10.31163/2618-964X-2022-5-2-69-75 (In Russian)
16. Lima TRA, Carvalho ECD, Martins FR et al. Lignin composition is related to xylem embolism resistance and leaf life span in trees in a tropical semiarid climate. *New Phytol.* 2018. 219(4). 1252–1262. doi: 10.1111/nph.15211
17. Liu Q, Luo L, Zheng L. Lignins: biosynthesis and biological functions in plants. *Int J Mol Sci.* 2018. 19. 335. doi: 10.3390/ijms19020335
18. Liu C, Yu H, Rao X et al. Absciscic acid regulates secondary cell-wall formation and lignin deposition in *Arabidopsis thaliana* through phosphorylation of NST1. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2021. 118(5): e2010911118. doi: 10.1073/pnas.2010911118
19. Martre P, Morillon R, Barrieu F et al. Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit. *Plant Physiol.* 2002. 4. 2101–10. doi: 10.1104/pp.009019.
20. Martynenko E, Arkhipova T, Safronova V et al. Effects of phytohormone-producing rhizobacteria on Casparian band formation, ion homeostasis and salt tolerance of durum wheat. *Biomolecules.* 2022. 12. 230. doi: 10.3390/biom12020230
21. Maurel C, Verdoucq L, Luu DT, Santoni V. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annual Review of Plant Physiology.* 2008. 59. 595–624. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092734
22. Ogorek LLP, Gao Y, Farrar E, Pandey BK. Soil compaction sensing mechanisms and root responses, *Trends in Plant Science.* 2025. 5(30). 565–575. doi.org/10.1016/j.tplants.2024.10.014
23. Pascut FC, Couvreur V, Dietrich D et al. Noninvasive hydrodynamic imaging in plant roots at cellular resolution. *Nature Communications.* 2021. 12(1). 4682. doi.org/10.1038/s41467-021-24913-z
24. Qi X, Tam NF, Li WC, Ye Z. 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. doi: 10.1016/j.envpol.2020.114736
25. Roppolo D, Boeckmann B, Pfister A et al. Functional and evolutionary analysis of the CASPARIAN STRIP MEMBRANE DOMAIN PROTEIN family. *Plant Physiol.* 2014. 165(4). 1709–1722. doi: 10.1104/pp.114.239137
26. Sharipova G, Veselov D, Kudoyarova G et al. Exogenous application of abscisic acid (ABA) increases root and cell hydraulic conductivity and abundance of some aquaporin isoforms in the ABA deficient barley mutant Az34. *Annals of Botany.* 2016. 118 (4). 777–785. doi: 10.1093/aob/mcw117
27. Swetha R, Sridhanya VM, Varanavasiappan S et al. Root apoplastic barrier mechanism: an adaptive strategy to protect against salt stress. *Mol Biol Rep.* 2024. 52(1). 56. doi: 10.1007/s11033-024-10171-x. PMID: 39690255
28. Vanholme R, Brech Demedts B, Morreel K et al. Lignin biosynthesis and structure. *Plant Physiology.* 2010. 153. 895–905. [doi: 10.1104/pp.110.155119](https://doi.org/10.1104/pp.110.155119)
29. Wang Y, Chantreau M, Sibout R, Hawkins S. Plant cell wall lignification and monolignol metabolism. *Front Plant Sci.* 2013. 4. 220. doi: 10.3389/fpls.2013.00220
30. Xu QT, Yang L, Zhou ZQ et al. Process of aerenchyma formation and reactive oxygen species induced by waterlogging in wheat seminal roots. *Planta.* 2013. 238(5). 969–82. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1947-4>
31. Yang L, Xia L, Zeng Y et al. Grafting enhances plants drought resistance: Current understanding, mechanisms, and future perspectives. *Front Plant Sci.* 2022. 13. 1015317. doi: 10.3389/fpls.2022.1015317
32. Zheng M, Chen J, Shi Y et al. Manipulation of lignin metabolism by plant densities and its relationship with lodging resistance in wheat. *Sci Rep.* 2017. 7. 41805. doi: 10.1038/srep41805