

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI



Anna Hercíková

Percepce signálů zajišťující integritu buněčné stěny rostlin
Perception of the Cell wall integrity system signals in plant cells

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Matyáš Fendrych, Ph.D.

Konzultantka: Mgr. Monika Kubalová

Praha, 2022

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli Mrg. Matyáši Fendrychovi, Ph.D. a konzultantce Mgr. Monice Kubalové za přínosné rady a trpělivý přístup. Jmenovitě také děkuji Ondřeji Groborzovi, Andree Burešové a Davidu Stojkovi za diskusi mé bakalářské práce i psychickou podporu.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 5. 5. 2022

.....
Anna Hercíková

ABSTRAKT

Buněčná stěna je životně důležitým kompartmentem rostlinné buňky pro základní fyziologické procesy, kterými jsou růst, dělení, či diferenciace, zároveň buňku chrání před vlivy vnějšího prostředí. Mechanická opora buněčné stěny udržuje tvar buňky, zároveň umožňuje její růst. Buněčná stěna tak nesmí být limitující pro buněčnou expanzi, při přílišném rozvolnění však hrozí prasknutí buňky. Korigovaná adaptivní reorganizace buněčné stěny na základě vnějších i vnitřních podmínek je tedy pro rostlinnou buňku esenciální, čemuž nasvědčuje přítomnost komplikovaného signalizačního systému. CWI (*Cell Wall Integrity*) systém představuje soubor všech mechanismů, jež společně zajišťují neustálou soudržnost (integritu) buněčné stěny. V rámci mé bakalářské práce budou představeny jednotlivé komponenty CWI systému, a to se zaměřením na *CrRLK1Ls*, receptory z širší receptorové rodiny RLKs (Receptor-like kinases).

Klíčová slova: Buněčná stěna rostlin, Signalizace z buněčné stěny, Buněčný růst, CWI systém, RLKs, *CrRLK1Ls*

ABSTRACT

The cell wall is a key compartment of the plant cell for elementary physiological processes such as cell growth, division, or differentiation, simultaneously protecting the cell from influences of the external environment. The mechanical support of the cell wall maintains the shape of the cell, and at the same time allows it to grow. Thus, the cell wall must not be limiting to cell expansion, but if it becomes too loose, the cell may rupture. Supervised adaptive reorganisation of the cell wall based on external and internal conditions is therefore essential for plant cell, as indicated by the presence of a complex signalling system. The Cell wall integrity (CWI) system represents the set of all mechanisms that together ensure the continuous compactness of the cell wall. My bachelor thesis will discuss the individual components of the CWI system, focusing on the *CrRLK1Ls*, receptors from the broader Receptor-like kinase (RLK) family.

Key words: Plant cell wall, Cell wall signalling, Cell growth, CWI system, RLKs, *CrRLK1Ls*

OBSAH

| | | |
|----------|---|-----------|
| 1 | ÚVOD | 1 |
| 1.1 | Význam buněčné stěny rostlin..... | 1 |
| 1.2 | Důležitost vnímání a koordinované regulace buněčné stěny..... | 1 |
| 1.3 | Signální systémy buněčné stěny | 2 |
| 2 | STRUKTURA BUNĚČNÉ STĚNY | 4 |
| 2.1 | Hlavní složky buněčné stěny | 4 |
| 2.2 | Struktura buněčné stěny | 6 |
| 2.3 | Regulace struktury buněčné stěny | 7 |
| 3 | PERCEPCE SIGNÁLŮ Z BUNĚČNÉ STĚNY | 8 |
| 3.1 | Receptor-Like Kinases (RLKs) | 10 |
| 3.1.1 | Wall-Associated Kinases (WAKs) | 11 |
| 3.1.2 | Leucine-Rich Repeat RLKs (LRR-RLKs) | 12 |
| 3.1.3 | <i>Catharanthus roseus</i> Receptor-Like Kinase1-Like (<i>CrRLK1Ls</i>) | 13 |
| | THESEUS 1 | 15 |
| | ANXUR 1/2..... | 16 |
| | FERONIA..... | 17 |
| | Další <i>CrRLK1Ls</i> | 20 |
| | Extracelulární signální ligandy receptorů <i>CrRLK1Ls</i> | 21 |
| 4 | ZÁVĚR | 24 |
| 5 | SEZNAM ZKRATEK | 25 |
| 6 | SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY | 26 |

1 ÚVOD

Jednou z charakteristických vlastností rostlin je jejich sesilný způsob života. Pevné ukotvení v místě je navíc prezentováno víceúrovňově. Celé rostliny, přisedle rostoucí, mohou na změnu prostředí reagovat pohybem jen do určité míry. Jejich hlavní strategií je přizpůsobení se. Této taktice odpovídá modularita rostlinného těla, vysoká plasticita a regenerační schopnosti, neukončený růst či přítomnost totipotentních buněk (Taiz et al. 2015). Na buněčné úrovni můžeme pozorovat paralelu přisedlosti. Díky trvalému propojení buněčnými stěnami se sousedními buňkami ztrácí rostlinné buňky schopnost migrace, a tím i možnost jejího využití při morfogenezi. Zároveň však toto těsné spojení vytváří funkční i informační buněčné kontinuum představující rostlinné pletivo (Wolf 2017).

1.1 Význam buněčné stěny rostlin

Buněčná stěna představuje jednu z nejmarkantnějších odlišností rostlinné buňky od buněk živočišného typu. Tato na první pohled rigidní, exoskeletární struktura je buňce mechanickou oporou i ochranou, striktně definuje její tvar a velikost, na druhou stranu je neoddelitelnou součástí životně důležitých procesů, kterými jsou růst, dělení či diferenciací buňky (Cosgrove 2005). Buněčná stěna musí být pevná, odolná v tlaku i tahu, zároveň však plastická a vysoce dynamická. Všechny tyto, na první pohled protichůdné, vlastnosti pak musí být skloubeny na vyšší, kooperované úrovni ať již buňky samotné, pletiva, potažmo celé rostliny.

Pro rostliny je funkční buněčná stěna esenciální. Jednou z možných ukázek je prosté udržení tvaru. Ten je ustanoven dvěma protistojně působícími silami – vnitřní, osmoticky regulovanou silou (turgorem), a vnější, odporovou silou buněčné stěny. Turgor vyvíjí na povrch buňky v některých případech tlak dosahující až jednotek MPa (Serpe a Matthews 1994), proti němu tak musí stát velmi odolná buněčná stěna, která svou přítomností brání prasknutí buňky.

1.2 Důležitost vnímání a koordinované regulace buněčné stěny

Úroveň pevnosti buněčné stěny musí být proměnlivá. Buněčná stěna dynamicky reaguje na měnící se vnitřní i vnější, chemické i mechanické podněty. Pokud má dojít k buněčnému růstu, musí zákonitě dojít také k rozvolnění buněčné stěny. Zároveň musí po celou dobu být zajištěna integrita buněčné stěny, kvůli již zmíněné hrozbě prasknutí (Wolf et al. 2012a).

Jak je zajištěna optimální rovnováha mezi rozvolňováním buněčné stěny a udržením pevnosti buněčné stěny, chránícím před destrukcí protoplastu? Rostlinné buňky disponují velmi komplexním mechanismem, který neustále monitoruje a vyhodnocuje vlastnosti buněčné stěny (Höfte 2015). Díky těmto vjemům může spustit odpovídající regulaci, vedoucí k optimalizaci struktury buněčné stěny. To vše pro zajištění samotné životaschopnosti buňky a udržení její homeostáze v běžných životních

podmínkách. Jakákoliv další činnost buňky, jakkoliv triviální se může zdát, musí z principu být rozšířením již tak velmi komplikovaného mechanismu. Předchozí tvrzení ani v nejmenším nesnižuje důležitost oněch buněčných pochodů, ba naopak, poukazuje na komplexitu, složitost a významnost signálů vedoucích z buněčné stěny. Odvozenější koordinační mechanismus rozvolňování musí být přítomen při situacích, kterými jsou například dlouhivý (buňka se protahuje v jednom směru), či dokonce vrcholový růst (roste jen malá část buňky) nebo nabývání složitých tvarů (např. epidermálních buněk listu, extrémním případem může být prostorové uspořádání trichomu), kdy je třeba, aby konkrétní části buněčné stěny zůstaly rigidní, jiné naopak elastičtější.

Nutná je také souhra na vyšší strukturní úrovni. Při dlouhivém růstu buňky musí docházet ke stejnoměrnému rozvolnění buněčné stěny na protilehlých stranách buňky. Pro orientovaný růst rostlinného orgánu musí jednotlivé buňky pletiva růst ve stejném směru. Různá pletiva, buňky odlišných funkcí a buněčných osudů však k dosažení rostlinných potřeb reagují na shodné signály specifickými způsoby, což platí i pro změny struktury buněčné stěny. Buněčná stěna rostlin je tedy přestavována velmi koordinovaným a systémovým způsobem.

Esenciální jsou také reakce na měnící se vnější podmínky. I drobné odchylky mohou ohrožovat buňku, ať již přímo její metabolické procesy, či přes narušení integrity (soudržnosti) buněčné stěny. V každém okamžiku probíhající optimalizace a přestavba struktur buněčné stěny předchází oběma variantám ohrožení. Výkyvy vyššího rozsahu či biotický stres (okus, napadení patogenem) vyžadují ještě širší a komplexnější mechanismy obrany. Ačkoliv se také jedná o životně důležitý senzing buněčné stěny, má bakalářská práce se bude zaměřovat na zcela bazální formy příjmu signálů z buněčné stěny.

1.3 Signální systémy buněčné stěny

Sebastian Wolf (2017) definuje signalizaci z buněčné stěny (*cell wall signaling*) jako signální událost, která nastává při přijetí signálu z extracelulární matrix. Rostlinná buňka přijímá signály různé podoby a za různými účely.

Skloňovaným (a pro buňku životně důležitým) pojmem v rámci signalizace z buněčné stěny je CWI systém. Pojem vychází z anglického *cell wall integrity*, volně by se tedy mohl přeložit jako systém zajišťující integritu buněčné stěny. Jedná se o soubor všech mechanismů, které zajišťují neustálou pevnost a kompaktnost buněčné stěny, tedy o systém kontrolující limity rozvolnění, nutného pro buněčný růst, zároveň zahrnující senzing a nápravu narušení buněčné stěny (CWD, z anglického *cell wall damage*), jenž ohrožuje životaschopnost buňky. CWI systém tedy zahrnuje složku fyziologickou, vycházející z vnitřních potřeb buňky, a složku reagující na vnější faktory či stres, které mohou být jak abiotického (změna koncentrace solí, těžkých kovů, sucho), tak biotického rázu (okus, napadení patogenem) (Gigli-Bisceglia et al. 2020).

Hovořit můžeme také o dalších senzingových systémech, jež vychází ze signálů z buněčné stěny rostlin. Signalizace o přítomnosti patogenu není důležitá jen z hlediska CWD či zachování integrity buněčné stěny, je důležitá pro senzing spojený s nastartováním imunitní odpovědi rostliny (Höfte 2015). Další signální systém buněčné stěny je důležitý pro diferenciaci – oligosacharidy z buněčné stěny pravděpodobně signalizují změnu depozice z primární na sekundární buněčnou stěnu (Zhao et al. 2013). V rámci mé bakalářské práce se však zaměřím na signály spojené s CWI systémem.

Zavedení pojmu a zahájení výzkumu CWI systému u rostlin vycházelo z objevu a popsání obdobného mechanismu u kvasinky *Saccharomyces cerevisiae* (dle Voxeur a Höfte (2016) např. Jendretzki et al. 2011). O existenci systému napovídaly experimenty prováděné na rostlinách s narušenou schopností syntézy celulózy, hlavní složkou buněčné stěny. Geneticky mutovaná i chemicky inhibovaná syntéza celulózy vykazovala kompenzační odpovědi ve formě ektopické lignifikace, kalózové depozice či exprese stresových genů, včetně signálu v podobě kyseliny jasmonové či ethylenu (Cano-Delgado et al. 2003; Ellis et al. 2002). Extrémním příkladem kompenzace pak může být experiment provedený na buňkách rajčete, které zůstaly životaschopné i při úplné absenci celulózy (Shedletzky et al. 1990). V současné vědecké literatuře již o přítomnosti CWI systému u rostlinných buněk není sporu, přesné mechanismy a molekulární součásti jsou však stále ve fázi výzkumu.

Předpokládejme výskyt regulačního mechanismu, který výše zmíněné koordinace zajišťuje. Co takový mechanismus musí zahrnovat? Aby buňka mohla adekvátně reagovat, musí nejprve získat informace o aktuální struktuře buněčné stěny. Zprostředkující nástroj převádí informaci do určité formy signálu, který následně musí přejít přes plazmatickou membránu dovnitř buňky. Zde dochází ke zpracování signálu a navození odpovídající reakce vedoucí k přestavbě a optimalizaci vlastností buněčné stěny. V průběhu celé práce budou postupně představeny všechny části regulačního mechanismu. Největší pozornost však bude věnována membránovým receptorům, které slouží jako převodníky signálu z extracelulárního do vnitřního prostoru buňky.

V rámci bakalářské práce se pokusím shrnout nejdůležitější dosud známé komponenty CWI systému, a to s hlavním zaměřením na membránové receptory. V kapitole 2 – *Struktura buněčné stěny*, nejprve představím nejdůležitější strukturní komponenty buněčné stěny, následovat bude přiblížení vývoje představy o struktuře a základní známé mechanismy, jež umožňují remodelaci buněčné stěny. Kapitola 3 – *Percepce signálů z buněčné stěny*, představí možnosti percepce struktury a fyziologického stavu buněčné stěny a jednotlivé složky odpovědné signální dráhy. Následně se zaměřím na nejvýznamější receptorové skupiny z hlediska CWI, představím jejich nejdůležitější zástupce a funkční význam. Zvláštní pozornost bude věnována významné receptorové rodině CrRLK1L (*Catharanthus roseus* Receptor-Like Kinase1-Like).

Nezbytným mezikrokem k pochopení signálního systému buněčné stěny rostlin je představení jednotlivých složek, jejich vzájemného uspořádání a možných modifikací, kterými struktura buněčné stěny může být regulována.

2 STRUKTURA BUNĚČNÉ STĚNY

Ačkoliv od prvního pozorování buněčné stěny (BS) uplynulo již půl pátého století (Hooke 1665), v současné době se stále setkáváme s publikacemi, které aktualizují naši představu o struktuře a sestavování extracelulární matrix rostlin. K celkovému pochopení nám zbývá ještě mnoho otázek k zodpovězení (Voxeur a Höfte 2016).

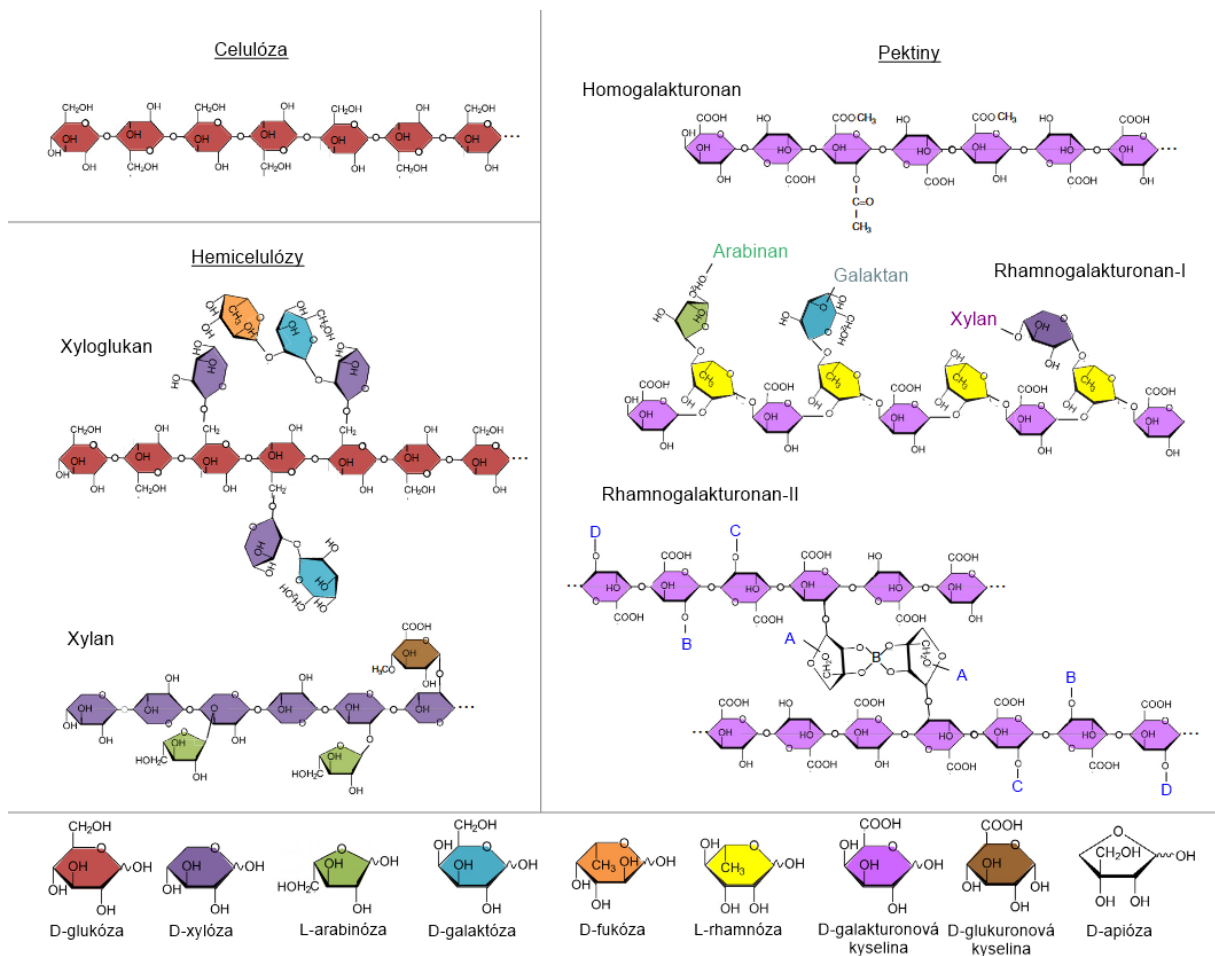
2.1 Hlavní složky buněčné stěny

Hlavní stavební složky buněčné stěny tvoří polysacharidy (celulóza, hemicelulózy, pektiny (*Obrázek 1*)), fenolické látky a v menším množství (do 10 % objemu) proteiny (Höfte a Voxeur 2017). Konkrétní složení buněčné stěny se liší u jednotlivých druhů rostlinné říše, stejně tak mezi buňkami rozdílných rostlinných pletiv či v rámci vrstev samotné buněčné stěny (Gigli-Bisceglia et al. 2020). Dále se zaměřím, pokud nebude uvedeno jinak, na buněčnou stěnu dvouděložné rostliny, konkrétně huseničku rolního (*Arabidopsis thaliana*), jenž je modelovou rostlinou.

Prvně syntetizovanou vrstvou buněčné stěny je střední lamela, tenká vrstva, jejíž hlavní funkcí je fixní, ale zároveň pružné provázání sousedních buněk. Dominantní složku střední lamely tvoří pektiny (Daher a Braybrook 2015), polysacharidy bohaté na zbytky kyseliny galakturonové (GalA). Dle struktury je můžeme rozdělit do 2 základních skupin (*Obrázek 1*).

Polysacharid, jehož kostru homopolymerně tvoří α -D-GalA zbytky propojené uhlíky ve směru 1 \rightarrow 4, nazýváme homogalakturonan (HGa). Pektiny odvozené od homogalakturonanu, lišící se v cukerných modifikacích postranních řetězců představují xylogalakturonan (XGa) či rhamnogalakturonan-II (RG-II), jehož postranní řetězce jsou komplikované a u dvouděložných rostlin evolučně konzervované (Höfte a Voxeur 2017). Rhamnogalakturonan-I (RG-I) zastupuje druhou skupinu pektinů. Hlavní kostra je zde tvořena polymerací disacharidových podjednotek [GalA \rightarrow α -L-rhamnóza], na postranní řetězce se váží nejrozličnější cukerné zbytky (např. arabinan, galaktan či arabinogalaktan) (*Obrázek 1*). Cukerné postranní řetězce RG-I se liší mezidruhově i v rámci odlišných vývojových fází. (Caffall a Mohnen 2009).

Střední lamela plynule navazuje primární buněčnou stěnou, jejíž polysacharidové portfolio je u listových buněk *Arabidopsis thaliana* krom stručně popsanych pektinů (42 %) obohaceno o hemicelulózy (24 %) a celulózu (14 %) (Zablackis et al. 1995).



Current Biology

Obrázek 1 – Hlavní polysacharidy buněčné stěny rostlin, převzato z Höfte a Voxeur (2017), upraveno

Hemicelulózy, jinak nazývané zesítující glykany, jsou větvené polysacharidy. Postranní cukerné řetězce umožňují síťovité provázání s nevětvenými celulózními mikrofibrilami. Nejběžnější hemicelulózou je xyloglukan (XG) tvořený (1,4)- β -D-glykanovou hlavní kostrou, vedlejší řetězce velmi často tvoří (1,6)- α -D-xylan, v některých případech doplněný o další cukerné zbytky. Mezi další hemicelulózy řadíme např. xylany, jejichž hlavní kostra je tvořena xylózou (Obrázek 1) (Höfte a Voxeur 2017).

Kostru buněčné stěny tvoří celulóza, nejhojnější biopolymer na Zemi (Purushotham et al. 2020). Její sekvence je také tvořena β -1 \rightarrow 4 provázanými glukózovými jednotkami (Obrázek 1), jedná se však o lineární, nevětvený polymer, díky čemuž k sobě mohou jednotlivá celulózní vlákna podélně přiléhat. Krystalické uspořádání celulózních vláken propojených mezi sebou velkým množstvím vodíkových můstků dává za vznik pevným mikrofibrilám, které jsou schopné odolávat obrovskému turgorovému tlaku (Taiz et al. 2015). Orientace celulózních mikrofibril není náhodná. Jelikož se jedná o nejpevnější část BS, jedná se také o hlavní složku omezující buňku v pohybu. Směr růstu z velké míry koreluje s orientací celulózních mikrofibril (Sugimoto et al. 2000). Na rozdíl od všech zmíněných polysacharidů, které jsou syntetizované Golgiho aparátem a následně vezikulárně transportovány, se syntéza celulózy odehrává přímo na plazmatické membráně. Celulózasyntázový (CESA) komplex prodlužuje vlákno

o glukózové podjednotky při čemž klouže po kortikálních mikrotubulech, vznikající celulózní mikrofibrily tak kopírují mikrotubulární orientaci (Paredez et al. 2006).

Součástí buněčné stěny je také polysacharid kalóza, (1,3)- β -glukan. Syntetizována je dočasně během cytokineze, kdy je součástí nově vznikající buněčné desky (Thiele et al. 2009). Za běžných podmínek je kalóza přítomna v buněčné stěně jen v malém množství, funkčně se od předchozích polysacharidů liší. Důležitou roli hraje při růstu pylové láčky, její přítomnost reguluje průchodnost plasmodesmů, zvýšenou depozici kalózy vykazují buňky napadené patogenem (Ellinger a Voigt 2014).

2.2 Struktura buněčné stěny

Představa o vzájemném uspořádání struktur buněčné stěny se v průběhu výzkumu vyvíjela. Původní hypotézy kladly důraz na provázání celulózních mikrofibril skrz xyloglukany s hlavním mechanismem rozvolňování pevné sítě polysacharidů vlivem expanzinů, (např. Cosgrove 2005). Překvapivé výsledky však přinesly experimenty s mutanty deficitními na xyloglukany. Absence xyloglukanů, tehdy považovaných za stěžejní složku BS, vedla pouze k lehké redukci vzrůstu rostliny a abnormálním kořenovým vláskům, životaschopnost rostliny však narušena nebyla (Cavalier et al. 2008). Později bylo prokázáno, že provázání skrz hemicelulózy tvoří jen omezený počet spojů (Dick-Pérez et al. 2011), v dnešní literatuře označovaných jako *biochemical hot-spots* (Obrázek 2).

V současnosti je přikládána čím dál větší důležitost pektinové matrix. Gelovité, vysoce hydratované struktury pektinů byla původně přisuzována pouze vyplňující funkce, nynější znalosti možných modifikací však poukazují na významné ovlivňování mechanických vlastností buněčné stěny (Park a Cosgrove 2012). Pektiny interagují s ostatními složkami buněčné stěny. Díky jejich zápornému náboji s kladně nabitou proteinovou sítí extenzinů (Valentin et al. 2010), xylanovými postranními řetězci RG-I s celulózou (Tan et al. 2013). Cukerné postranní řetězce RG-II umožňují jeho dimerizaci přes boratové můstky, což přispívá k buněčné adhezi, a tím k ukotvení buňky mezi buňkami sousedními (O'Neill et al. 1996). K dimerizaci RG-II vláken přispívají již zmíněné extenziny, na hydroxyprolin bohaté hydroproteiny (Velasquez et al. 2011).

Je nutné opustit představu rigidní buněčné stěny, tvořené strukturami s ohraničenou funkcí. Vlastnosti buněčné stěny jsou průběžně upravovány díky strukturálním přestavbám, jsou součtem enzymatických modifikací (např. methylace, acetylace, xylosylace) a vzájemných interakcí jednotlivých složek. Složitě a vzájemně provázání všech složek (strukturálních polysacharidů, strukturálních proteinů i proteinů vázaných na membráně) znamená také funkční provázanost. Změna jedné struktury ovlivňuje celkovou strukturu buněčné stěny.

2.3 Regulace struktury buněčné stěny

Enzymatické úpravy hlavních strukturních složek buněčné stěny výrazně mění její vlastnosti. Za příklad můžeme uvést již zmíněné expanziny, enzymy pravděpodobně zodpovědné za rozvolňování *biochemical hot-spots* (Cosgrove 2016). Dalším příkladem může být methylace pektinů. Homogalakturonan, nejzastoupenější z pektinů, je syntetizován v Golgiho aparátu. Karboxylové skupiny jednotek GalA generují záporný náboj molekuly HGa (Mohnen et al. 1996), proto je transportován sekretorickými váčky ve vysoce methylesterifikovaném stavu. Methylací je zakryt náboj molekuly. V extracelulární matrix je HGa demethylesterifikován činností PMEů (Pektinových Methylesteráz) (Willats et al. 2001). Speciálně vytvořený vzor záporně nabitých karboxylových skupin na HGa indukuje provazování pektinových vláken přes iont Ca^{2+} , čímž dochází ke zpevnění pektinové struktury. Vznikající motiv byl pro svůj vzhled nazván *egg-box* (Cabrera et al. 2008).

Jak hluboký význam má pektinové provázání na celkovou strukturu buněčné stěny? V rámci výzkumu na *Chara corallina*, zelené řase poměrně blízce příbuzné vyšším rostlinám, byl popsán tzv. Ca^{2+} -pektátový cyklus, kde nově syntetizované pektiny pravděpodobně vyvazují vápenaté ionty z původních vazeb, čímž dochází ke vzniku nových vazeb současně s rozvolněním původních spojů (Boyer 2009). Vystala tedy otázka, zda se podobný jev odehrává i uvnitř BS vyšších rostlin. Dle průzkumů buňky vyšších rostlin v běžných podmínkách reagují na chelátory Ca^{2+} a enzymy štěpící pektiny (pektátové lyázy (PL) či polygalakturonázy (PG)) pouze částečně. K výraznějšímu rozvolňování dochází při současné aplikaci enzymů cílících na hemicelulózní spoje. Mutanti postrádající xyloglukan na aplikaci chelátorů i PG/PL rozvolněním reagují (Park a Cosgrove 2012), ačkoliv nejeví výrazné defekty BS v běžných podmínkách (Cavalier et al. 2008), což poukazuje na přinejmenším kompenzační či redundantní význam pektinů v korigování pevnosti BS.

Činnost PMEů je regulována jejich inhibitory (PMEIs, Pectin Methylesterases Inhibitors) a pravděpodobně i dalšími vlivy (Voxeur a Höfte 2016). Pátání po konkrétním mechanismu regulace pektinového rozvolňování přináší rozporuplné výsledky. Počáteční experimenty souhlasí s původní hypotézou: přítomnost více PMEů vede ke zpevnění BS (více PMEů = více Ca^{2+} spojů = provázanější a tužší BS) (např. Parre a Geitmann 2005). Avšak jiné výzkumy, prováděné na meristematických buňkách či buňkách rostoucího hypokotylu, přinášejí výsledky zcela opačné, tedy že přítomnost vyšší koncentrace PMEů indukuje rozvolňování BS (Peaucelle et al. 2008; 2011).

Možných vysvětlení existuje hned několik. Jedním z nich je již zmíněný Ca^{2+} -pektátový cyklus. Po demethylesterifikaci jsou také HGa vlákna přístupná dalším pektin modifikujícím proteinům, např. PG či PL (Sénéchal et al. 2014), jejichž činnost může navíc být specifická u různých populací HGa díky přítomnosti enzymových izoform. Stejná specifita může platit také pro PMEů, což by mohlo vysvětlovat rozporuplná pozorování. Vedle demethylace, HGa mohou v BS podléhat např. činnosti Pektinových Acetyleráz (PAE), čili (de)acetylaci. Dle výzkumu Gou et al. (2012) má poměr

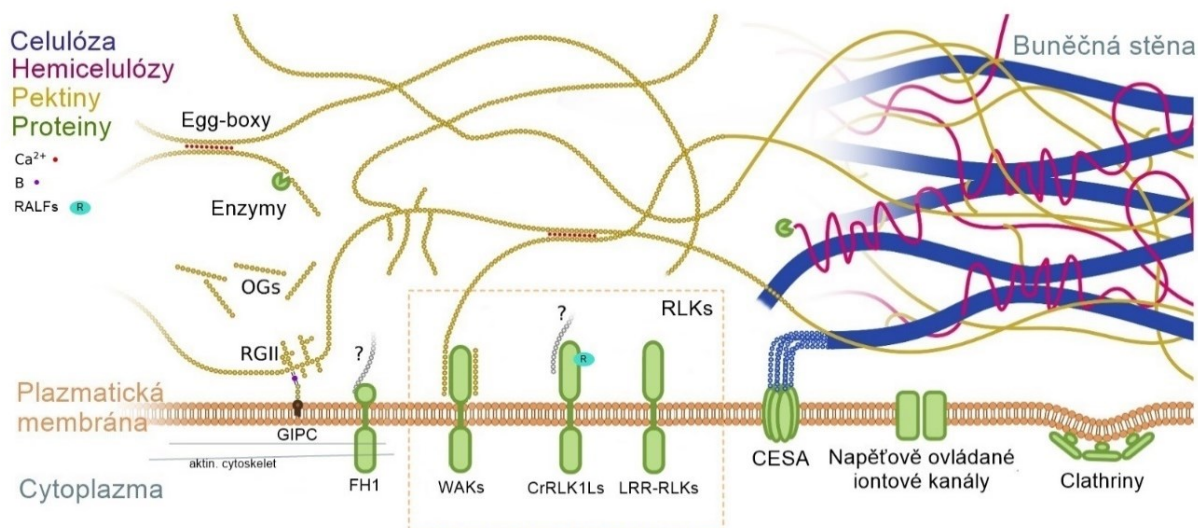
de/acetylovaných pektinů také vliv na strukturu buněčné stěny. Voxeur a Höfte (2016) pak také poukazují na vliv pH, jelikož jednotlivé izoformy enzymů mohou mít odlišné optimální pH, a tím v odlišném kontextu zprostředkovávat specifickou odpověď. Kyselé mikrodomény (tvořené lokální demethylesterifikací) mohou navíc aktivovat již zmíněné expanziny. Nutno dodat, že je velmi pravděpodobná souhra hned několika zmíněných regulací.

Regulace struktury buněčné stěny je vysoce komplexní děj mnoha redundantních i protichůdných procesů. Pro jejich adekvátní aplikaci a souhru byl v rostlinných buňkách vyvinut rozsáhlý regulační systém, který funkčně reflektuje potřeby buňky a bude popsán v následující kapitole.

3 PERCEPCE SIGNÁLŮ Z BUNĚČNÉ STĚNY

Důležitou změnou v nahlížení na buněčnou stěnu je pochopení její významné signalizační funkce. Informace o fyzikálních a mechanických vlastnostech složek BS mají silnou výpovědní hodnotu o celkovém stavu buňky. Senzingový mechanismus buněčné stěny zastává mnoho důležitých funkcí od udržení její integrity v měnících se podmínkách (kdy i samotný růst můžeme brát jako jednu ze změn), přes udržení homeostáze BS, až po kontrolu diferenciaci a zajištění vzorování buněčné identity.

Aby zmíněný mechanismus mohl fungovat a buňka byla schopna adekvátně představovat svou buněčnou stěnu, nepřetržité vnímání vlastností buněčné stěny musí být efektivně informačně předáváno a vyhodnocováno uvnitř buňky. Senzory zodpovědné za zprostředkování informace o struktuře BS se mezi sebou v mnohém liší (*Obrázek 2*), ať již charakterem přijímaného signálu, mechanismy samotné percepce či podobou následné reakce. Jedno však mají společné – jelikož cytoplazma a buněčná stěna jsou dva prostorově, funkčně i vlastnostmi odlišné kompartmenty, signál musí být převeden přes plasmatickou membránu (Wolf 2017). Zaznamenané signály spouští signální kaskády obsahující transduktory v podobě malých GTPáz, intracelulárních proteinových kináz, kalcium-dependentních či mitogenem aktivovaných proteinových kináz (MAPK). Výstupem signální kaskády pak může být změna iontových toků (H^+ , Ca^{2+}), generování reaktivních forem kyslíku (ROS) či modifikace genové exprese enzymů zodpovědných za úpravu struktury BS. Skrz další komponenty, např. fosfatázy, ubiquitinační komplexy, inhibiční proteiny s kinázovou doménou či pseudokinázy, je signál modifikován a vyladčován s dalšími přijímanými signály, důležitou roli také hrají posttranslační modifikace. Výsledná změna tedy odpovídá současně na celé spektrum přijímaných vjemů, zároveň je okamžitě opětovně zaznamenána a skrz zpětnovazebnou signální smyčku korigována (Höfte 2015).



Obrázek 2 – Schéma buněčné stěny a přehled základních membránových komponent percepcí signálů z buněčné stěny. Horní pravá část – schéma BS: celulózasyntázový komplex (CESA) na plazmatické membráně syntetizující celulózu, naznačení biochemical hot-spots mezi hemicelulózou a celulózou, na něž cílí enzym expanzin, spletité pektinové síť. Horní levá část – pektinové interakce: egg-box struktura (HGa provázaný Ca^{2+}), krátké oligogalakturonidy (OGs) interagující s membránovými receptory, rhamnogalakturonan II (RGII) interagující s glykosylinositolem fosforylceramidem (GIPC) kotveným v membráně. Dolní část – komponenty na plazmatické membráně: FORMIN HOMOLOGIE 1 (FH1) interagující s aktinovým cytoskeletem, v centru receptory rodiny Receptor-Like Kinases (RLKs) s podskupinami Wall-Associated Kinases (WAKs) s navázaným pektinovým vláknem či OG, *Catharanthus roseus* Receptor-Like Kinase1-Like (CrRLK1Ls) s pravděpodobnou vazbou polysacharidu a navázaným peptidem RALF (R) a Leucine-Rich Repeat (LRR)-RLKs. Převzato z Fruleux et al. (2019), upraveno.

Co vše a jakým způsobem může být vnímáno? Percepcí signálů z buněčné stěny zahrnuje široké spektrum mechanismů. Speciální membránové receptory reagují na produkty štěpení buněčné stěny či peptidy, možné je také vnímání pnutí na membráně či mechanického stresu, a to díky přímému provázání složek buněčné stěny s proteiny v plazmatické membráně (Fruleux et al. 2019). RG-II kupříkladu interaguje s glykosylinositolem fosforylceramidem, kdy spolu s dalšími, GPI-vázanými, proteiny vytváří kontinuum mezi buněčnou stěnou, plazmatickou membránou a cytoplazmou (Voxeur a Fry 2014). U dalších proteinů (např. WAK1 nebo FORMIN HOMOLOGIE 1 (FH1)) byla prokázána schopnost vázat polysacharidy buněčné stěny (Kohorn 2001; Martinière et al. 2011). FH1 interaguje také s buněčným cytoskeletem - intracelulárně organizuje aktinová vlákna (Martinière et al. 2011). Pro úplnost Fruleux et al. (2019) udávají možnost zapojení clathrinu, proteinu účastnícího se tvorby membránových váčků při procesu endocytózy, do senzingu membránového pnutí.

V následujících kapitolách budou postupně představeny nejvýznamější skupiny receptorů z hlediska CWI systému. Funkce jednotlivých receptorů jsou představovány s důrazem na základní fyziologické a vývojové procesy.

3.1 Receptor-Like Kinases (RLKs)

Odpovědnými senzory struktury buněčné stěny mohou být mechanosenzory, osmosenzory, napětově ovládané iontové kanály, proteiny propojující BS a cytoskelet či senzory signalizující skrz navázání specifického ligandu (Engelsdorf et al. 2018). Autoři popisující CWI systém či signalizaci CWD do centra pozornosti staví receptory z rodiny RLKs (Receptor-Like Kinases), u nichž bylo popsáno hned několik z výše uvedených mechanismů signalizace.

Obecně se jedná o rozsáhlou monofyletickou genovou rodinu, která u druhu *Arabidopsis thaliana* zastává více než 600 členů, tedy zhruba 2,5 % všech genově kódovaných proteinů (Shiu a Bleecker 2001a). U RLKs byla popsána spojitost s mnoha regulačními procesy, účastní se regulace samospašnosti, rezistence vůči chorobám, stejně tak drah spojených se symbiózami. Regulují buněčný růst či signalizační dráhu brassinosteroidů (De Smet et al. 2009). U většiny zástupců přesto není doposud znám jejich význam, ligand ani intracelulární komponenty downstreamové signalizace (Wolf 2017).

RLKs jsou definované přítomností cytosolické domény (příbuzné živočišné Pelle/IRAK-4 kináze), která je skrz transmembránovou doménu propojena s variabilní N-terminální extracelulární doménou (Shiu a Bleecker 2001b). Odlišnost extracelulárních domén u jednotlivých podskupin rodiny RLKs vypovídá o jejich širokém senzinguovém spektru (Shiu a Bleecker 2003). Kinázová doména je výkonným zprostředkovatelem downstream signálu, díky její schopnosti fosforylovat sekundární posly v cytoplazmě buňky na základě percepce signálu extracelulární doménou. Kinázová aktivita je zprostředkována celým heteromerním komplexem přídatných receptorů, které s cytosolickou doménou interagují, a tím vyladují sílu předaného signálu. Jedná se o souhru regulačních RLKs, inhibičních proteinů a přídatných faktorů (Couto a Zipfel 2016).

Evolučně RLKs představují relativně mladou receptorovou rodinu, jejich přítomnost se vztahuje výlučně k zástupcům skupiny Viridiplantae (zelené řasy společně se suchozemskými rostlinami). K největší expanzi RLKs došlo pravděpodobně u raných streptofyt (Sasaki et al. 2007). Superrodina RLK/Pelle (Pelle je genová rodina skupiny Metazoa příbuzná RLKs) naopak tvoří evolučně velmi starobylou skupinu, jenž obsahuje homology u protistních, rostlinných i živočišných zástupců, nikoli však u evoluční linie hub (Shiu a Bleecker 2003). Tento poznatek je velmi důležitý z hlediska výzkumu signálů z buněčné stěny a CWI mechanismu. V jeho počátcích někteří autoři (pro příklad Voxeur a Höfte 2016) vycházeli z tehdejších poznatků o CWI systému u jednobuněčné kvasinky *Saccharomyces cerevisiae* (např. Jendretzki et al. 2011). Jak však bylo uvedeno výše, tento systém již z principu musí nakládat s nepříbuznými receptory, a tedy není možné předpokládat evolučně příbuzné mechanismy u rostlinných druhů.

Velká rodina RLKs může být rozdělena do podkategorií na základě několika hledisek, kupříkladu identity extracelulární domény (Obrázek 2) či fylogenetické příbuznosti cytosolických domén (Shiu a Bleecker 2001a). Níže budou popsány nejdůležitější skupiny z hlediska percepce signálů z buněčné stěny v souvislosti s vývojem a CWI signalizací (Tabulka 1).

Tabulka 1 – Přehled probíraných zástupců z receptorové rodiny RLKs, více informací v hlavním textu

| Skupina | Zástupci | Ligandy, interakce | | Funkce z hlediska CWI |
|----------|--------------------|--|---|--|
| WAKs | WAK1 a WAK2 | Váží pektiny s preferencí kratších deesterifikovaných oligogalakturonidů | | Regulace buněčného růstu Signalizace CWD |
| LRR-RLKs | BRI1 a BAK1 | RLP44, jenž pravděpodobně interaguje s pektiny | | Remodelace buněčné stěny Ovlivnění FER, HERK1, THE1 |
| CrRLK1Ls | THE1 | Ligandy | RALF34 | Suprese růstu |
| | | CrRLK1Ls | interakce s FER | Signalizace CWD |
| CrRLK1Ls | ANX1 a ANX2 | Ligandy | RALF4, 19, 34 | CWI systém pylové láčky |
| | | CrRLK1Ls | interakce s BUPS1 a BUPS2 | Indukce prasknutí pylové láčky |
| | | Ostatní | MSL8, LIG2, LIG3, MARIS | |
| CrRLK1Ls | FER | Ligandy | RALFs (např. 1, 22, 23), pektiny, PCP-B | Propojení CWI systému? |
| | | CrRLK1Ls | interakce s THE1, HERK1, ANJ | Účast v regulaci růstu, obranných reakcí, |
| | | Ostatní | LRE, LIG1, LRXs, MARIS | oplození i bránění polyspermii |

3.1.1 Wall-Associated Kinases (WAKs)

Jednu ze skupin RLKs, které se účastní signalizace z buněčné stěny, tvoří WAKs (Wall-Associated Kinases) (Wolf 2017). Receptorová rodina WAK obsahuje celkem pět zástupců, přičemž *WAK1* a *WAK2* jsou nejčastěji exprimovanými členy (Kohorn 2001). Pozornost *WAK1,2* získaly po zaznamenání jejich vysoké afinity k provázaným pektinovým oligomerům, staly se tak prvními popsanými receptory se schopností vazby polysacharidů buněčné stěny (He et al. 1996). V pozdějších *in vitro* a také *in vivo* pokusech bylo pozorování upřesněno – WAKs kovalentně váží s preferencí krátké deesterifikované oligogalakturonidy (OGs) (Kohorn et al. 2006).

Prezence takových štěpných pektinových produktů, jakými jsou OGs, může sloužit jako signál při napadení patogenem, díky degradaci polysacharidových jednotek (Gigli-Bisceglia et al. 2020) či obecně narušení integrity buněčné stěny. Produkce OGs polygalakturonázou *in planta* negativně ovlivňuje buněčný růst a vývoj, vyvolává obranné odpovědi, ovlivňuje expresi celé řady genů účastnících se obranných mechanismů, vykazuje taktéž zvýšenou rezistenci vůči bakteriálním a houbovým nákazám (Benedetti et al. 2015). Všechny tyto buněčné reakce by mohly být řízeny signalizací skrz receptory WAK, jenž by tím pádem mohly být označeny za receptory spojené se senzingem přítomnosti patogenu či CWD. Hypotézu dle Kohorna (2016) podporují také experimenty s mutanty se zvýšenou expresí genu pro *WAK2*, kteří vykazovaly zvýšenou stresovou odpověď. V downstream signální dráze od *WAK2* byla detekována účast MAPK6 (Kohorn et al. 2012).

Funkce WAKs v signalizaci CWD byla rozšířením tehdejších znalostí. Již dříve byly receptory WAK spojovány s regulací buněčného růstu (Wagner a Kohorn 2001). Otázkou tedy nastalo, jakým způsobem dochází k odlišení těchto dvou signálních funkcí na úrovni jediné rodiny receptorů. Kohorn (2016)

předkládá model mechanismu, v němž do středu signalizace klade společnou schopnost pro obě signalizační funkce WAKs – vazbu pektinu. Za hlavní mechanismus pak označuje kompetici vazby delších, za běžných podmínek přítomných pektinů a krátkých, za stresu produkovaných OGs. Jak již bylo zmíněno, WAKs preferují vazbu kratších fragmentů, je tedy možné, že při prezenci OGs dochází ke změně interakce WAKs, jenž do stresového okamžiku zaznamenávaly delší pektinové struktury, čímž je spuštěna stresová reakční odpověď. Cytosolické signální kaskády obsahují odlišné komponenty. Dráha spojená s korigováním buněčného růstu zahrnuje fosforylaci MAPK3 (Kohorn et al. 2009), oproti MAPK6 začleněné v signalizaci CWD (Kohorn et al. 2012). Díky tomuto oddělení mohou signální kaskády cílit na specifické genové oblasti spojené s jejich funkcí. Jakým způsobem však dochází k aktivaci adekvátní MAPK není doposud zcela objasněno. Možností je účast odlišných zástupců z rodiny WAK či transformace signálu díky přítomnosti koreceptoru či regulačního faktoru (Kohorn 2016).

3.1.2 Leucine-Rich Repeat RLKs (LRR-RLKs)

Nejrozsáhlejší podskupinou RLKs jsou LRR-RLKs, u *Arabidopsis thaliana* tvoří více než třetinu všech RLKs. Název je odvozen od struktury extracelulární domény, která obsahuje na leucin bohaté repetice (LRR, z anglického *leucine-rich repeat*) (Shiu a Bleecker 2001b). Jednotliví zástupci zajišťují esenciální role v mnoha signalizačních drahách souvisejících s vývojem či imunitou (ten Hove et al. 2011). Receptory skupiny LRR-RLKs často signalizují v podobě heterodimeru propojeného skrz společný ligand vázaný extracelulárními doménami. LRR-RLK interaguje s dalšími LRR-RLK, často s receptorem z jejich podskupiny SERKs (Somatic Embryogenesis Receptor Kinases) (Han et al. 2014).

Jednou z nejlépe pochopených signálních drah, regulujících buněčný růst a homeostázi buněčné stěny, je signální dráha brassinosteroidů (Wolf et al. 2012b). Brassinosteroidní (BR) ligand je zachycen extracelulární doménou receptoru skupiny LRR-RLKs – BRI1 (BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1). Skrz společnou afinitu k BR ligandu je BRI1 přiblížen s koreceptorem podskupiny SERK – BAK1 (BRI1-ASSOCIATED KINASE 1). Po přiblížení BRI1 a BAK1 dochází přes řadu specifických auto- a transfosforylací k aktivaci heterodimeru, což přes spuštěnou signalizační kaskádu vede až ke změně genové exprese díky pozitivním transkripčním faktorům BZR1 (BRASSINAZOLE-RESISTANT 1) a BES1 (BRI1-EMS-SUPPRESSOR 1) (Singh a Savaldi-Goldstein 2015). Součástí exprimovaných genů zodpovědných za BR-specifickou odpověď jsou také geny spjaté s remodelací buněčné stěny (Sun et al. 2010).

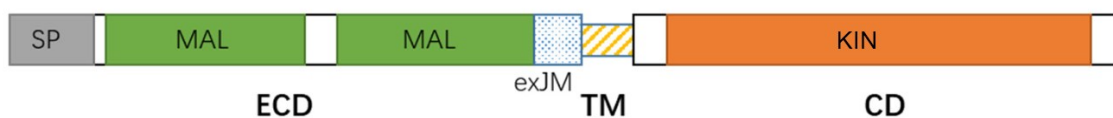
Propojení percepce struktury buněčné stěny s BR signální dráhou zajišťuje RLP44 (RECEPTOR-LIKE PROTEIN 44), který přímo interaguje s BRI1 i BAK1 (Wolf et al. 2014). Doposud však není znám přesný mechanismus vnímání struktury BS skrze RLP44 (Gigli-Bisceglia et al. 2020). Voxeur a Höfte (2016) ho však s největší pravděpodobností řadí k pektinovému senzingu. Wolf (2017) kupříkladu zmiňuje elegantní mechanismus zahrnující přímé provázání RLP44 s pektinovými

komponenty buněčné stěny. Při narušení pektinové struktury by tak docházelo k uvolnění RLP44, jenž by mohl sloužit jako ligand spouštějící BR signální odpověď kontrolující rozvolňování buněčné stěny. Propojení BR signalizace s CWI systémem je také uskutečněno skrz minimálně tři receptory rodiny CrRLK1L (Guo et al. 2009a), jejichž význam bude rozebrán v následující kapitole.

3.1.3 *Catharanthus roseus* Receptor-Like Kinase1-Like (CrRLK1Ls)

Z receptorové rodiny RLKs se v současné době dostává největší pozornosti z hlediska signalizace z BS podskupině CrRLK1L (*Catharanthus roseus* Receptor-Like Kinase1-Like). Poprvé byla tato skupina receptorů popsána v roce 1996 u druhu *Catharanthus roseus*, vyčleněna byla na základě charakteristické extracelulární domény (Schulze-Muth et al. 1996) (Obrázek 3). Ektodomény všech 17 známých zástupců CrRLK1Ls z *Arabidopsis thaliana* obsahují 1-2 malektinu podobné subdomény (odtud označeny CrRLK1Ls synonymem Malectin-Like RLKs (Franck et al. 2018a)). Jelikož živočišné malektiny disponují schopností vazby karbohydrátů (Schallus et al. 2008) a u některých receptorů byla prokázána *in vitro* schopnost vazby na cukerné složky buněčné stěny (např. Feng et al. 2018), je předpokládáno, že právě tyto, malektinu podobné, receptorové části mohou být zodpovědné za percepci struktury buněčné stěny.

Strukturně CrRLK1Ls vedle popsané extracelulární domény obsahují juxtamembránový region (umožňující interakci s regulačními koreceptory), transmembránovou doménu a vysoce konzervovanou intracelulární doménu se serin/threoninovou kinázovou aktivitou (Wolf 2017) (Obrázek 3). Experimenty, při nichž byly zaměřovány jednotlivé domény zástupců CrRLK1Ls byla u minimálně tří zástupců prokázána konzervovaná downstream signalizace, demonstrována zaměnitelností cytosolických domén. Naopak záměny ektodomén jevíly specifické změny percepcce, prokázaly tedy specifitu jednotlivých receptorů k odlišným ligandům (Kessler et al. 2015).



Obrázek 3 – Struktura receptoru FERONIA z rodiny CrRLK1Ls. Receptor obsahuje extracelulární (ECD), transmembránovou (TM) a cytosolickou (CD) doménu s kinázovou subdoménou (KIN). ECD obsahuje signální peptid (SP), dvě malektinu podobné subdomény (MAL) a extracelulární juxtamembránový region (exJM). Převzato z Ji et al. (2020), upraveno.

Receptory ze skupiny CrRLK1Ls jsou řazeny do centra signalizačních buněčných pochodů, účastní se totiž mnoha fyziologických funkcí (Herger et al. 2020), např. buněčného růstu, reprodukce, interagují s hlavními imunitními receptory, jsou také součástí rostlinné morfogeneze, stresové odpovědi i signalizace hormonálních drah (Franck et al. 2018a). Na základě studia mutantních fenotypů byly CrRLK1Ls zařazeny do středu CWI signalingu během růstu a vývoje (Lindner et al. 2012). Wolf (2017)

spojuje *CrRLK1Ls* s homeostází BS, mechanopercepcí, udržením pevnosti BS či kontrolou růstu na základě genetické evidence. *CrRLK1Ls* však nezajišťují všechny tyto funkce samostatně, pravděpodobně se nachází na spojnicích dalších signálních drah a interakcí s dalšími funkčními systémy řídí rozsáhlé buněčné přeměny (Höfte 2015).

Receptorový senzing je ovlivňován mnohými molekulárními faktory. Extracelulární část receptoru může interagovat kupříkladu skrz juxtamembránový region s koreceptorem LORELEI (LRE) (Franck et al. 2018a) či dalšími GPI-vázanými proteiny, známá je též interakce s peptidy Rapid Alkalinization Factors (RALFs) (Haruta et al. 2014) či LRR-extensiny (LRXs) (Herger et al. 2020) (viz kapitola *Extracelulární signální ligandy receptorů CrRLK1L*).

Downstream vedený signál obsahuje také některé společné komponenty. Receptor-Like Cytoplasmic Kinases (RLCKs), aneb kinázy ze skupiny RLKs postrádající transmembránovou doménu, a tudíž s lokalizací mimo plazmatickou membránu, jsou velmi často začleněny do signálních drah vedených od *CrRLK1Ls* (Vij et al. 2008). Některé RLCKs interagují přímo se samotnými membránovými receptory, dle dosavadních poznatků se někteří zástupci váží specificky pouze s jedním ze zástupců *CrRLK1Ls*, jiní jsou začleněni do vícero signálních drah a mohou tedy působit jako jeden z propojovacích mechanismů signalingu (Franck et al. 2018a). Dalšími z možných komponentů jsou RLPs (Receptor-Like Proteins), transmembránové receptory příbuzné RLKs, postrádající kinázovou doménu. RLPs často tvoří komplexy na plazmatické membráně s receptory skupiny *CrRLK1Ls*. Zde se účastní aktivace či modulace signálu (Jamieson et al. 2018).

Vedení signálu signální kaskádou je dále ovlivňováno skrz tzv. molekulární přepínače, které nesou schopnost vypínat/zapínat tok signální kaskády. Tuto úlohu zastávají GTPázy rodiny RAC/ROP, nacházející se v inaktivním stavu, když váží molekulu GDP, nebo aktivním stavu, pokud váží molekuly GTP, v kombinaci s regulačními GEFs (Guanine Exchange Factors) a GTPázy-aktivujícími proteiny (Nibau et al. 2006). U některých zástupců byla prokázána interakce přímo s kinázovou doménou receptoru z *CrRLK1Ls* (Duan et al. 2010). Častým vyústěním popsaných signálních kaskád je aktivita NADPH-oxidáz, aktivovaných RAC a ROP-GTPázami, produkující reaktivní formy kyslíku (Nibau et al. 2006). Tyto oxidázy byly na základě homologie k savcím NADPH-oxidázám pojmenovány RBOH (Respiratory Burst Oxidase Homologues) (Torres et al. 1998). U *A. thaliana* bylo doposud popsáno 10 zástupců RBOH (pojmenovány RBOHA-RBOHJ), z čehož polovina byla spojena se signalizačními drahami receptorů rodiny *CrRLK1Ls* (Franck et al. 2018a).

Ze všech 17 známých zástupců rodiny *CrRLK1L* bylo doposud popsáno a charakterizováno pouze 10 z nich (Franck et al. 2018a), u ostatních není známá funkce, specifický ligand ani downstream signalizační dráha. V následující části budou shrnuty dosavadní poznatky o jednotlivých receptorech.

THESEUS 1

Prvním receptorem rodiny CrRLK1L, u něhož byla popsána jeho funkční podstata, byl THESEUS 1 (THE1) (dle Li et al. 2016 (Hématy et al. 2007)). Možná souvislost mezi aktivitou receptoru THE1 a senzingem poškození buněčné stěny byla postulována na základě výzkumu rostlin s mutovanými celulózasyntázami (Hématy et al. 2007). Mutanti *cesa* za obvyklých podmínek vykazují trpasličí fenotyp a kompenzační odezvu v podobě ektopické formace ligninu, akumulace ROS a obranných molekul či aktivace genové exprese spojené s metabolickou drahou kyseliny jasmonové (Cano-Delgado et al. 2003). Všechny tyto projevy však postrádají rostliny v případě přítomnosti současné loss of function mutace *the1*, naopak zvýšená exprese genu pro THE1 vede k prohloubení síly odezvy. Ani jedna z genetických úprav *THE1* však nemá vliv na množství celulózních vláken v buněčné stěně. Zároveň samotná mutace *the1* u rostlin WT (z anglického *wild type*) nenese fenotypově odlišný projev (Hématy et al. 2007).

Z výše popsaných pozorování vyplývá, že inhibice aktivity komplexu CESA neúští přímo v inhibici růstu na základě prostého nedostatku stavebních celulózních vláken, nýbrž inhibici růstu i obranné kompenzační reakce vyvolává sekundárně senzor (THE1), pravděpodobně přes mechanismy senzingu poškození buněčné stěny - CWD (Wolf 2017).

THESEUS 1 má tedy negativní vliv na růst při kritických podmínkách buněčné stěny. Výsledného efektu je dosaženo skrz aktivaci NADPH-oxidázy RBOHD a RBOHF, což vede ke zvýšené produkci ROS a v konečném důsledku také k ektopické lignifikaci či ovlivnění metabolické dráhy kyseliny jasmonové (Denness et al. 2011) a kyseliny abscisové (Bacete et al. 2022). THE1 se také účastní aktivace obranné odpovědi při napadení patogenem, kdy jeho nově objeveným komponentem downstream signalizace je GEF4 (Qu et al. 2017).

Jakým způsobem receptor THESEUS 1 vnímá změnu struktury buněčné stěny není doposud zcela objasněno. Ligandem zajišťujícím percepce by mohl být RALF34, u něhož byla prokázána interakce s THE1 (Gonneau et al. 2018). Pozorování plazmolýzy u rostlinných buněk s GFP-značenými THE1 receptory poukazuje na pravděpodobnou vazbu THE1 s buněčnou stěnou, jelikož Hechtovy provazce (zbylá spojení plazmatické membrány s buněčnou stěnou po smrštění protoplastu) nesou fluorescenční signál (Hématy et al. 2007). Je tedy možné, že základem senzingového mechanismu je vazba receptoru na složky BS s malektinu-podobnou doménou. Zajímavé zjištění přinesli Gonneau *et. al* (2018), kteří popsali interakci THE1 s významným CrRLK1L receptorem FERONIA (viz níže).

Na základě dosavadních poznatků je pravděpodobné, že THE1 hraje signalizační roli v prvotním rozpoznávání narušení integrity buněčné stěny. Aktivita THE1 pak možná signální kaskádou vedoucí k vyvolání stresové reakce a interakcemi s hormonálními drahami a receptory umožňuje nastartování procesů zajišťujících udržení CWI.

ANXUR 1/2

ANXUR 1 a ANXUR 2 (ANX1, ANX2) byly lokalizovány u samčího gametofytu (Boisson-Dernier et al. 2009). Boisson-Dernier et al. (2009) přiřazuje ANX1,2 úlohu v CWI systému, jelikož dvojitý knockout mutant *anx1 anx2* není schopen správně korigovat růst pylové láčky, dochází k narušení integrity, což vede k předčasnému prasknutí. I v případě zvýšené exprese genů pro ANX1 či ANX2 vykazují pylové láčky problémy se strukturou buněčné stěny. V tomto případě dochází ke zvýšené akumulaci složek BS, především pektátů, u špičky pylové láčky, což vede k inhibici buněčného růstu a v některých případech také invaginaci plazmatické membrány (Boisson-Dernier et al. 2013). Tedy jak zvýšená, tak snížená exprese genů pro ANX receptory vede k problematickému klíčení pylové láčky. Za správnou funkci ANX1 je z části zodpovědná uridindifosfát-glykosyltransferáza TURAN, která dle analýz mutantů zajišťuje transport ANX1 z endoplazmatického retikula (Lindner et al. 2015).

ANX1,2 interagují s další dvojicí *CrRLK1Ls* receptorů – BUDDHA'S PAPER SEAL 1 a 2 (BUPS1,2) (Ge et al. 2017). Na plazmatické membráně interagují ANX1,2 spolu s BUPS1,2 také s koreceptory LRE-Like GPI-kotvenými (LLG2/3) proteiny (Ge et al. 2019). Celý tento membránový komplex, interakcí s peptidy RALF by mohl objasnit korigovanou indukci praskání pylové láčky (Ge et al. 2017). Ge *et al.* (2017) navrhuje mechanismus kompetice dvou druhů peptidů RALF – RALF4 a RALF19, jež interagují s komplexem ANX1,2, BUPS1,2 během růstu láčky, a RALF34, jehož navázání souvisí s prasknutím pylové láčky.

Signalizace od ANXUR 1 a pravděpodobně také ANXUR 2 zahrnuje produkci reaktivních forem kyslíku, a to přes aktivaci NADPH-oxidáz RBOHH a RBOHJ. Až 80 % *rbohH rbohJ* mutantních pylových láček *in vitro* podmínkách praská, zbylé rostoucí láčky vykazují sníženou koncentraci ROS a nestálé koncentrace Ca^{2+} ve vrcholové části láčky (Kaya et al. 2014). Objeveny byly i další komponenty downstream signalizace od ANX, např. MARIS ze skupiny RLCKs (Boisson-Dernier et al. 2015) či fosfatáza ATUNIS 1 (Franck et al. 2018b). MARIS i ANX1,2 navíc interagují s mechanosenzitivním kanálem MSL8 (Wang et al. 2022), činnost ANX1,2 je tedy pravděpodobně provázána s mechanopercepcí. Zajímavé je, že kináza MARIS byla lokalizována i v signalizaci odvozené od receptoru FERONIA (Boisson-Dernier et al. 2015) (viz další kapitola), a může tedy hrát propojovací úlohu mezi těmito dvěma signalizačními drahami.

FERONIA

Dominantní pozici mezi signalizačními receptory rodiny RLKs s malektinu-podobnou extracelulární doménou zaujímá FERONIA (FER). Receptor FER nese označení po etruské bohyni plodnosti, byl totiž prvně objeven jako klíčový regulátor fertility (Rotman et al. 2003). Svou důležitou rolí v interakci pylové láčky se samičím gametofytem umožňuje nejen správné navedení rostoucí pylové láčky, ale i uvolnění spermatické buňky ve správný okamžik tak, aby oplození bylo úspěšné (Huck et al. 2003). Zároveň, v souhře s dalšími receptory, předchází polyspermii, oplození vaječné buňky více spermatickými buňkami (Zhong et al. 2022).

Během fertilizace je velmi důležité, aby rostoucí pylová láčka byla rozpoznána synergidou, podpůrnou buňkou lokalizovanou u mikropyle (vstupu do zárodečného vaku) a přiléhající k vaječné buňce (Escobar-Restrepo et al. 2007). Po rozpoznání za běžných okolností synergida indukuje praskání pylové láčky, a tedy uvolnění dvou spermatických buněk, jenž (u krytosemenných rostlin) dvojitém oplozením dávají za vznik zygote a budoucímu živnému pletivu endospermu (Dresselhaus et al. 2016). Bylo navrženo, že dialog probíhající mezi pylovou láčkou a synergidou pravděpodobně zprostředkovává receptor FERONIA, a to přes několikanásobnou vzájemnou indukci zvýšení hladiny cytosolické koncentrace Ca^{2+} u synergid i pylové láčky (Ngo et al. 2014). Experiment Ngo et al. (2014) zaznamenal první zvýšení koncentrace Ca^{2+} u synergid po přiblížení pylové láčky, které bylo následováno zrychlením růstu pylové láčky, navíc orientovaně směrem k jedné z podpůrných buněk. Po kontaktu jedné ze synergid u ní došlo k dalšímu vylití Ca^{2+} iontů, jenž vyvolalo následné zvýšení koncentrace Ca^{2+} uvnitř pylové láčky. Tento jev byl následován dvěma programovanými buněčnými smrtmi (PBS) – dřívější prasknutí pylové láčky následované PBS kontaktované synergidy. Pokud k oplozenému gametofytu doroste další pylová láčka, k navození dialogu již nedochází, pylová láčka prorůstá dál, kde potenciálně kontaktuje další synergidy (Dresselhaus et al. 2016). U *fer* mutantů nedochází vůbec k započetí signalizačního dialogu, pylová láčka tedy nerozpoznává neoplozený gametofyt a prorůstá dál. Nedochází k ani jedné z PBS, ani k oplození (Ngo et al. 2014).

Zajímavé zjištění o zastoupení FER v procesu interakce synergid a pylové láčky však přinesly výsledky experimentu, v rámci něhož byla mutována kinázová doména a aktivační smyčka receptoru FER u megagametofytu. Funkčnost reprodukčního mechanismu totiž zůstala zachována i při přítomnosti takto mutovaného receptoru FER (Kessler et al. 2015). Vystala tedy otázka, zda je v tomto případě kinázová aktivita receptoru postradatelná, a pokud ano, jakým způsobem je signalizace zajištěna. Možnými vysvětleními jsou interakce s dalšími signalizačními komponenty. Jedním z kandidátů by mohl být GPI-kotvený protein LRE či jeho homolog LLG1, které jsou, mimo jiné, zodpovědné za exportování FER z endoplazmatického retikula (Li et al. 2015). LRE vykazuje podobné začlenění do rozeznávání pylové láčky a iniciace Ca^{2+} signalingu v synergidách jako receptor FER (Ngo et al. 2014). Dle *in vitro* experimentů navíc také interaguje s GTPázou ROP2, na základě čehož Duan et al. (2014) postulovali funkci FER, LRE a ROP2 v rámci funkčního komplexu

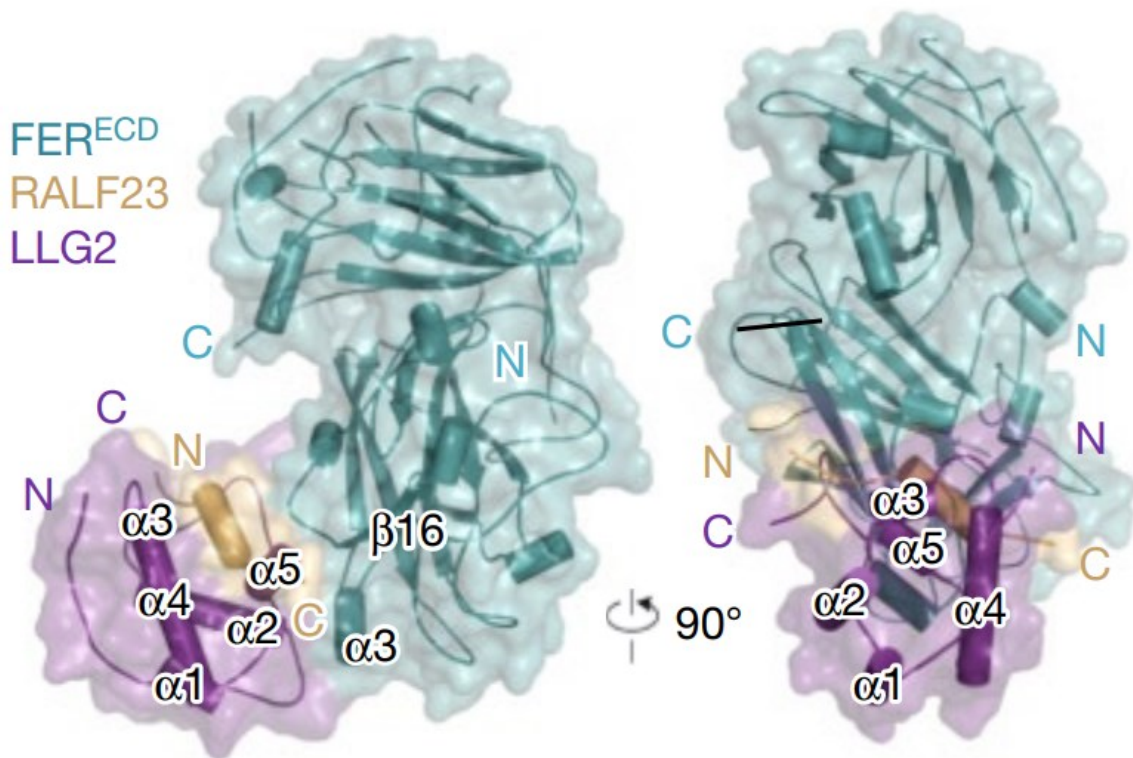
zprostředkovávajícího signální odpověď na přítomnost pylové láčky. FERONIA by tedy nemusela mít přímý vliv na ROP2, jenž pravděpodobně ovlivňuje produkci ROS skrz činnost NADPH-oxidázy, může však zastávat další důležité role. FER je kupříkladu funkčně odpovědná za správné umístění NORTIA (NTA) v mikropylární části synergidy (Kessler et al. 2010). NTA je membránový protein, jehož schopností je modulace intenzity Ca^{2+} signálu (Ngo et al. 2014). Aktuální výzkum navíc prokázal účast dalších dvou *CrRLK1L* receptorů – HERK1 (HERCULES RECEPTOR KINASE 1) a ANJ (ANJEA), v signální komunikaci pylové láčky a samičího gametofytu (Galindo-Trigo et al. 2020). Funkce receptoru FER však ani z daleka nekončí u samičího gametofytu. V rámci pokračujícího výzkumu byly vedle účasti v regulaci rostlinné fertility objeveny další významné funkce receptoru FERONIA.

Studie Feng *et al.* (2018) po mnoha letech usilovného bádání prezentovala pozorování vazby FER k pektinové složce buněčné stěny. Nově byla také potvrzena vazba FER skrz malektinu podobnou doménu, a to s preferencí demethylesterifikovaných pektinů (Lin et al. 2022). Na základě tohoto zjištění a poznatků o signálním provázání pektinů, FER, ROP-GEF14, ROP6 a mikrotubulů (FER rekrutuje ROP-GEF14, který aktivuje ROP6, jenž skrz regulaci kataninu má vliv na orientaci mikrotubulů (Sampathkumar et al. 2014)) byla FER znovu nominována na mechanosenzitivní receptor odpovědný za korigování přestavby buněčné stěny (Lin et al. 2022). Nicméně ani tato hypotéza potvrzena nebyla, jelikož k přestavbám mikrotubulů na základě mechanického stresu dochází nezávisle na FER (Malivert et al. 2021). FER tedy pravděpodobně i v této signální dráze zastává pouze roli koreceptoru či modulátoru signálu.

Již z výše popsaného vyplývá, že je postavení FER v rámci rostlinné signalizace z buněčné stěny odlišné od ostatních receptorů skupiny *CrRLK1L*. Prvně zmiňovaný receptor, THESEUS 1, se účastní signalizace spojené s buněčným růstem, receptory ANXUR 1 a ANXUR 2, nejbližší homology FER (Boisson-Dernier et al. 2009), se účastní signalizačních drah ovlivňujících reprodukci. FERONIA ovlivňuje obě tyto senzingové oblasti, a nejen je. Její aktivita široce pokrývá mnohé signální dráhy spojené s buněčným růstem (Dünser et al. 2019) (včetně koordinace růstu na supracelulární úrovni (Shih et al. 2014)), vývojem, fertilitou i homeostází buněčné stěny, zároveň zprostředkovává hormonálně i patogenem-indukované odpovědi (Li et al. 2016).

Z hlediska CWI byla FERONIA již dříve navržena na pozici centrálního regulátoru, jenž propojuje jednotlivé signální dráhy a provazuje jejich downstreamové kaskády v jedinou koordinovanou reakci (Stegmann et al. 2017). FER a THE1 navozují protistojné efekty (Franck et al. 2018a). Na rozdíl od THE1, mutace *feronia* zřetelně ovlivňuje procesy spojené s mechanopercepcí (což, jak bylo zmíněno, nutně neindikuje hlavní odpovědnost), Ca^{2+} signalingem, metabolismem karbohydrátů, ale také dráhy stresové reakce (Ji et al. 2020), což nabízí představu o zastoupení FER a vzájemném postavení s THE1 v celkovém průběhu signalizace CWD (Gigli-Bisceglia et al. 2020). Feng *et al.* (2018) navrhuje FER na kontrolní pojistku, jenž po THESEUS 1 rozpoznané CWD a inhibici růstu dohlíží na správné

obnovení integrity BS a následně korigovaně spouští obnovu buněčného růstu. Funkčnímu propojení receptoru THE1 a FER nasvědčuje také jejich fyzická interakce (Gonneau et al. 2018). Xiao *et al.* (2019) pak dále navrhuje mechanismus aktivity FER v podobě modulárního skládání receptorů a dalších proteinů (LRE, LLG), jenž je koordinováno skrz specifické peptidy RALF (Obrázek 4).



Obrázek 4 – Interakce extracelulární domény FER s LLG2 skrz peptid RALF23. Převzato z Xiao et al. (2019), upraveno.

Širokému zastoupení FER nasvědčuje také fakt, že veškerá vegetativní pletiva vykazují růstové defekty při přítomnosti mutace *fer* (Duan et al. 2010), přítomnost FER byla detekována v celé rostlině s výjimkou pylu (Voxeur a Höfte 2016). Rostliny s loss of function mutací *fer* nesou pleiotropní fenotyp, jenž se projevuje růstovou inhibicí, přítomností zkroucených, deformovaných či abnormálně větvených trichomů (Duan et al. 2010), deetiolací bez přítomnosti světla (Deslauriers a Larsen 2010), defektním povrchovým epitelem listu, jehož typicky puzzle tvarované buňky v tomto případě zaujímají méně lalokovitý, více kvádrovitý tvar (Li et al. 2015). Kořenové vlásky rostlin buď praskají již při vzniku, kdy může docházet i k úniku cytoplazmy z buňky kvůli oslabené buněčné stěně, nebo rostou pokřiveně či zakrsle (Li et al. 2016). Kořeny semenáčků vykazují sníženou schopnost mechanosenzingu a hůře proráží mechanické růstové bariéry (např. v podobě vysoce koncentrovaného agarového bločku) (Shih et al. 2014).

FERONIA je v mnohém speciální komponent CWI systému, jehož postavení doposud není zcela objasněno. Široké množství ligandů (více v poslední kapitole *Extracelulární signální ligandy receptorů CrRLK1L*), koreceptorů, pozorovaných interakcí s dalšími receptory či proteiny i downstream komponenty, jež jsou navíc mnohdy sdílené s dalšími signálními drahami, stejně tak přítomnost FER v téměř všech částech rostliny (obdobně pro fenotypové projevy mutantů *fer*) poukazuje na významnost tohoto receptoru.

Další CrRLK1Ls

Vedle výše zmíněných a do větších podrobností rozebraných zástupců rodiny *CrRLK1L* byly zaznamenány a charakterizovány další příbuzné receptory. Jak již bylo zmíněno, receptory HERK1 a ANJ interagují s receptorem FER v rámci samičího gametofytu. Společně se podílí na rozpoznání rostoucí pylové láčky (Galindo-Trigo et al. 2020). Nová studie Zhong *et al.* (2022) dodává popis společné účasti výše zmíněného komplexu *CrRLK1L* receptorů a specifických RALF peptidů v mechanismu, jenž zabraňuje mnohonásobnému oplození vaječné buňky.

Mimo to jsou receptory HERK1 a jeho homolog HERK2 spojovány s buněčnou expanzí (Guo et al. 2009a), ztrátová mutace vedla k podobným efektům jako mutace *fer* (Engelsdorf et al. 2018). Guo *et al.* (2009b) také spojují genovou expresi obou receptorů spolu s FER a THE1 s BR-responzivním transkripčním faktorem BES1.

Také mutace dalšího z *CrRLK1L* receptorů, CURVY 1 (CVY1), fenotypově připomíná *fer* mutantní rostlinu. Mutant *cvy1* disponuje deformovanými trichomy a kvádrovitými epidermálními buňkami listu, což by mohlo napovídat o jeho začlenění do regulace apikálního růstu. Do souvislosti je CVY1 kladen také s kontrolou aktinového cytoskeletu a gravitropismu (Gachomo et al. 2014).

Receptor ERULUS (ERU) byl dlouhou dobu popisován jako receptor nacházející se na vakuolární membráně (dle Franck et al. 2018b (Bai et al. 2014b)). To však bylo nedávnými studii vyvráceno, ERU je s největší pravděpodobností receptor lokalizovaný na plazmatické membráně, stejně jako ostatní receptory rodiny *CrRLK1L* (Schoenaers et al. 2018; Kwon et al. 2018). Spojitost s funkcí vakuoly je však oprávněná. ERU je spojován s korigováním síly toku NH_4^+ iontů do vakuoly, a tím se zajišťováním homeostáze koncentrace NH_4^+ uvnitř buňky. Pozitivně reguluje buněčný růst, mutanti *eru* mají kratší kořenové vlásky (Bai et al. 2014).

Poslední dvojici z prozkoumaných malektinu-podobných RLKs, jsou již zmíněné receptory BUPS1 a BUPS2. Jejich geny jsou exprimovány v pylu, svou činností přispívají k zajištění CWI u rostoucí pylové láčky, a pravděpodobně i přesně načasované rozvolnění buněčné stěny vedoucí k prasknutí buňky. Spolu s dvojicí ANX1,2 tvoří receptorový komplex, ve kterém každý ze čtyř receptorů nese individuální schopnost vazby molekul RALF (viz níže), jež jsou pro funkčnost heterokomplexu zřejmě zásadní (Ge et al. 2017).

Extracelulární signální ligandy receptorů CrRLK1Ls

V posledních letech se průzkum principu percepce struktury buněčné stěny skrz receptory rodiny CrRLK1L velmi dynamicky rozvíjí, přesto podstata samotné percepce není doposud zcela objasněna. Podle nejnovějších (a výše zmíněných) poznatků interagují receptory CrRLK1L často v komplexech s dalšími CrRLK1Ls či GPI-vázanými proteiny (LRE, LLGs). V poslední části mé bakalářské práce se zaměřím na extracelulární ligandy vnímané receptory CrRLK1Ls. Dlouho předpokládaná schopnost malektinu podobné subdomény receptorů z rodiny CrRLK1L vázat polysacharidové sktruktury byla potvrzena teprve nedávno, a to u zástupce FER (Lin et al. 2022). V cestě za objasněním senzingového mechanismu však bylo objeveno hned několik dalších extracelulárních signálních komponent – peptidů rodiny RALF, proteinů LRX či peptidů PCP-B.

RALFs (Rapid Alkalization Factors) jsou malé peptidické růstové regulátory a s největší pravděpodobností endogenní signální molekuly CrRLK1L receptorů (Gigli-Bisceglia et al. 2020). Při aplikaci prvně popsaného zástupce, RALF1, bylo pozorováno pozastavení růstu za současného zvýšení pH v apoplastu, na základě čehož byl pojmenován (Pearce et al. 2001). Aplikace RALF1 také vedla k rychlému zvýšení cytosolické koncentrace Ca²⁺ (Haruta et al. 2008). Později byl RALF1 označen za ligand receptoru FER vážící se na její extracelulární doménu (Haruta et al. 2014).

Také další, později objevené, RALF peptidy ovlivňují činnost receptoru FER. RALF17 je kupříkladu zodpovědný za prudké zvýšení produkce ROS v listech, RALF23 a 33 negativně ovlivňují imunitní reakce (Stegmann et al. 2017). RALF23 zvyšuje či inhibuje aktivitu FER, experimentální výsledky podle Zhu *et al.* (2021) hovoří o obou možnostech, a to dle buněčného kontextu. Jedním z možných vysvětlení tohoto jevu by mohla být přítomnost dalších zprostředkovávajících proteinů, např. LLG1 či jeho homologů LLG2 a 3, se schopností vazby RALF peptidu i receptoru FER, a tedy se schopností provazovat tyto tři články do společného, patrně specificky účinkujícího heterokomplexu (Xiao et al. 2019) (*Obrázek 4*).

RALFs tedy fungují jako ligandy nejen pro receptor FER, ale také další membránové proteiny, například THE1 (Gonneau et al. 2018), ANXs, BUPSS (Ge et al. 2017) a ANJ (Liu et al. 2021). Mimo receptorů CrRLK1Ls interagují peptidy RALF s LLG proteiny (Xiao et al. 2019), nově také byla objevena jejich vazba s proteiny skupiny LRXs (Herger et al. 2019). Zmíněné receptory navíc váží odlišné RALF peptidy v závislosti na pH (Stegmann et al. 2017; Gonneau et al. 2018).

Celkově bylo u *Arabidopsis thaliana* popsáno 37 zástupců rodiny RALF (Campbell a Turner 2017). Konkrétní typ zástupce rodiny RALF nese signální informaci a mnohdy může vazba odlišného RALF peptidu vést k rozsáhlé signalizační změně. Dramatickým příkladem může být již zmíněná indukce prasknutí pylové láčky. Ta je pro připomenutí dle Ge *et al.* (2017) způsobena navázáním (z megagametofytu pocházejícího) RALF34 na receptorový heterokomplex pylové láčky ANX1,2, BUP1,2, a to kompetitivně, nahrazením původně navázaných peptidů RALF4 a RALF19. Signalizační

dialog mezi samičím gametofytem a pylovou láčkou doplnila také recentní studie Zhong *et al.* (2022), která popsala také RALF peptidy produkované rostoucí pylovou láčkou – RALF6, 36 a 37, jež pravděpodobně indukují skládání megagametofytního heterokomplexu FER-ANJ-HERK1. Tento receptorový komplex svou činností zabráňuje prorůstání dalších pylových láček směrem k vaječné buňce, čímž předchází polyspermii. Aktivita heterokomplexu FER-ANJ-HERK1 je udržována po celou dobu růstu první pylové láčky, díky její neustálé produkci RALF peptidů. Po indukovaném prasknutí pylové láčky dochází buď k úspěšnému oplození (a tedy PBS synergidy atraktivující pylové láčky), při neúspěšném oplození se FER-ANJ-HERK1 komplex rozpadá, je tedy vaječná buňka zpřístupněna další pylové láčce (Zhong *et al.* 2022).

Kde se RALF peptidy berou? RALFs jsou syntetizovány v podobě propeptidů (Murphy a De Smet 2014). S výjimkou RALF17, jenž je syntetizován bez propeptidové oblasti (Stegmann *et al.* 2017), jsou propeptidy proRALF štěpeny specifickými proteázami za vzniku funkčních peptidů RALF. Kupříkladu ProRALF23 a ProRALF33 jsou štěpeny proteázou S1P (Srivastava *et al.* 2009; Stegmann *et al.* 2017), což je zajímavé, jelikož stejná proteáza je také zodpovědná za štěpení jedné z prodromén PMEs (Wolf *et al.* 2009). Jelikož PMEs snižují a RALFs naopak zvyšují pH buněčné stěny, je možné, že jsou sekretovány a štěpeny koordinovaně. Částí mechanismu provázání sekrece RALFs a PMEs by mohla být RLP44-indukovaná signální dráha (popsaná v podkapitole *LRR-RLKs*), jenž ovlivňuje expresi genů pro enzymy spojené s remodelací BS, a to včetně PMEs (Wolf *et al.* 2014). Jakým způsobem je však korigována syntéza proRALF a jakým podmínkám sekrece těchto významných signálních molekul podléhá však zatím zůstává neobjasněno. Jelikož RALF peptidy interagují ve velkém rozsahu s mnohými signálními komponenty a ovlivňují mnohé, pro buňku esenciální fyziologické procesy, jedná se s velkou pravděpodobností o zásadní poznatky, jež by pomohly lépe pochopit celý mechanismus CWI systému.

LRXs (LRR-extensins), neboli extenziny obsahující repetice bohaté na leucin, jsou zástupci širší skupiny extenzinů, o jejichž funkci bylo hovořeno v kapitole *Struktura buněčné stěny*. Extenziny obecně nesou schopnost vazby sacharidových komponent buněčné stěny, u LRXs však byla navíc popsána interakce s membránovým receptorem FER (Dünser *et al.* 2019) a peptidem z rodiny RALF (Herger *et al.* 2019). Mutace genů LRXs vedou k defektnímu růstu a narušení integrity buněčné stěny (Draeger *et al.* 2015), což napovídá o jejich začlenění v CWI mechanismu, regulace struktury BS a buněčného růstu.

LRXs interagují s buněčnou stěnou skrz C-terminální extenzinovou doménu. Mimo ni obsahují CRD (na cystein bohatou doménu), charakteristickou LRR doménu s 11 repetitivními sekvencemi a N-terminální (NT) doménu (Herger *et al.* 2019). LRR a NT domény jsou nezbytné pro funkci minimálně jednoho ze zástupců LRXs (Herger *et al.* 2020).

Doposud známých 11 zástupců LRXs může být rozděleno do 2 skupin na základě lokalizace jejich exprese. Vegetativní pletiva zastupují LRX1-5, přičemž v rámci této skupiny můžeme pozorovat dvě příbuzné linie – LRX1 a 2 se vyskytují v kořenových vlásčích, kdežto LRX3-5 v hlavním kořeni a nadzemních částech rostliny (Draeger et al. 2015). Druhou skupinu tvoří proteiny LRX8-11 s lokalizací v pylu (Herger et al. 2020). Stejně rozdělení LRXs také odpovídá provázání se signálními drahami vedoucími od partnerských *CtRLK1Ls*. U všech LRXs nacházejících se ve vegetativních pletivech byla prokázána interakce s receptorem FER (Herger et al. 2020), kdežto v pylu exprimované LRXs spouští signální kaskády spojené s činností ANX1/2 (Mecchia et al. 2017), nejbližších příbuzných receptoru FER (Boisson-Dernier et al. 2009). Přesný mechanismus interakce a funkčního provázání s *CtRLK1L* receptory však doposud zůstává neobjasněný. Podle dosavadních zdrojů se vegetativně lokalizované LRXs váží k plazmatické membráně nezávisle na přítomnosti FER, na funkční význam však poukazuje pětinašobná mutace *lrx12345*, jenž vykazuje *fer* mutantní fenotyp (Herger et al. 2020). Herger *et al.* (2020) ve své práci také poukazuje na vysokou funkční ekvivalentnost LRXs zástupců v rámci jedné skupiny. Jimi provedené experimenty napovídají též o minimálně částečné ekvivalenci napříč skupinami LRXs, jelikož přítomnost LRX8 a LRX11 částečně, přesto signifikantně zmírnila double mutaci *lrx1,2* ovlivňující kořenové vlásky (Baumberger et al. 2003), přítomnost LRX10 byla dokonce schopná mutaci zvrátit úplně (Herger et al. 2020).

Nově byla popsána schopnost LRXs interagovat s peptidy rodiny RALF, a to s různými afinitami jednotlivých LRXs k různým zástupcům RALF. RALF4 a RALF19 například vykazují vysokou afinitu k LRXs exprimovaných v pylu (Mecchia et al. 2017), RALF1, jehož interakce byla prokázána u receptoru FER, je naopak s největší pravděpodobností vázán vegetativními LRXs. Možnost vlivu RALF1 na interakci LRX1 s receptorem FER nebyla potvrzena (Herger et al. 2020). Schopnost vazby RALF peptidů se neliší jen mezi jednotlivými zástupci LRXs, schopnost vázat RALF peptidy je současně modulována lokálním pH (Moussu et al. 2020). Jelikož LRXs nesou vysokou afinitu k RALFs v kyselém prostředí, kdežto LLGs preferují vazbu při neutrálních či zásaditých podmínkách (Moussu et al. 2020), je možné, že právě pH představuje jeden z hlavních prvků převádějících podobné signály na odlišné odpovědné výstupy dle buněčného a situačního kontextu.

Nejnovější výsledky rozšířily ještě o další kousek naše vědění o průběhu oplození u *Arabidopsis thaliana*, konkrétně v oblasti interakce mezi bliznou a pylovým zrnem. POLLEN COAT PROTEIN B (PCP-B) peptidy, u nichž je známa schopnost regulace hydratace pylového zrna při dopadu na bliznu (Wang et al. 2017), se překvapivě účastní signalizace vedené *CtRLK1Ls*. PCP-B svou přítomností kompetují s peptidy RALF23 a RALF33 o navázání ke komplexu ANJ-FER. Při vazbě RALF peptidů dochází ke spuštění signální dráhy, která díky začlenění RbohD oxidázy vede ke zvýšení hladiny ROS uvnitř blizny, což negativně ovlivňuje hydrataci pylu. Přítomnost PCP-B proteinů znemožňuje vazbu RALF, a tedy zvýšení hladiny ROS, což vede k rychlejší hydrataci pylového zrna na papírách blizny (Liu et al. 2021).

Doposud není zřejmé, zda se PCP-B váží na stejné vazebné místo jako RALF peptidy (Zhu et al. 2021), jedná se však o další z možných ligandů percepce signálů z buněčné stěny zprostředkované skrz receptory rodiny CrRLK1L, který svou přítomností mění podobu a výsledek spuštěné signální dráhy.

4 ZÁVĚR

O existenci CWI systému u rostlin v současné době již není pochyb. Široké zastoupení v mnoha fyziologických procesech, a to navíc napříč celou skupinou Viridiplantae, napovídá o esenciálním významu systému. Vyvinutí buněčné stěny, a tím pádem také odpovědného mechanismu, jenž zajišťuje její funkčnost v měnících se podmínkách, bylo pravděpodobně nezbytné pro přechod rostlin na souš. Existující základní CWI mechanismus byl pak opakovaně využíván u odvozenějších fyziologických potřeb. Zajímavou ukázkou může být růst pylové láčky u semenných rostlin, který pro správné oplození vaječné buňky musí být následován přesně načasovaným a lokalizovaným prasknutím pylové láčky. Také tento proces, ve své podstatě opačný od běžného CWI systému (tedy procesů spojených s udržením integrity buněčné stěny), je zajišťován komponenty signálních drah CWI systému.

O významnosti CWI systému nasvědčuje také jeho komplexnost a přítomnost mnoha redundantních procesů. Při narušení jednoho z komponentů (s výjimkou FER) nebo jedné signální dráhy je životaschopnost rostlinné buňky stále zachována, či dokonce vůbec nevykazuje viditelný zásah do její funkčnosti. Pro rostlinu je existence takto spleteného systému výhodná, v rámci života je díky tomu schopna se přizpůsobit mnoha proměnným prostředí, pro výzkum je však značnou komplikací. Naše představy o mnohých funkčních strukturách a signálních drahách se tak díky pokračujícímu výzkumu vyvíjí ve směru čím dál tím víc složitějších modelů a hypotéz. Upuštěno muselo být od modelu buněčné stěny, v němž jednotlivé komponenty mají striktně a neměnně dané funkce. Obdobně komplikované je rozuzlení signálních drah CWI systému. Odlišné membránové receptory mohou zaznamenávat obdobné strukturální změny buněčné stěny či reagovat na podobné impulzy. Od receptorů odvozené signální kaskády pak mohou cílit na různé výkonné systémy, naopak receptory s percepcí jiných vjemů mohou downstream ovlivňovat společné komponenty. Další možnou modulací signálu je také asociace receptorů na membráně s dalšími receptory či proteiny, kde pravděpodobně významnou úlohu hrají peptidy RALF, jež dle mého názoru zůstávají jednou z hlavních otázek budoucího výzkumu, a to hned vedle objasnění pozice receptoru FERONIA v celkovém CWI systému.

S novými technologickými postupy se rozšiřují možnosti vědecké práce. Nové výsledky v oblasti percepce signálů CWI systému by tak brzy mohlo přinést například využití pokročilé výpočetní techniky, která se již v současné době využívá kupříkladu k prohloubení poznatků o struktuře buněčné stěny (Zhang et al. 2021).

5 SEZNAM ZKRATEK

ANJ = ANJEA
ANX = ANXUR
BAK1 = BRI1-ASSOCIATED KINASE 1
BES1 = BRI1-EMS-SUPPRESSOR 1
BR = Brassinosteroidy, brassinosteroidní
BRI1 = BRASSINOSTEROID INSENSITIVE 1
BS = Buněčná stěna
BUPS = BUDDHA'S PAPER SEAL
BZR1 = BRASSINAZOLE-RESISTANT 1
CESA = Celulózasyntáza
CrRLK1L = *Catharanthus roseus* Receptor-Like Kinase1-Like
CVY = CURVY
CWD = Cell wall damage, poškození buněčné stěny
CWI = Cell wall integrity, integrita buněčné stěny
FER = FERONIA
FH1 = FORMIN HOMOLOGY 1
GalA = Galakturonová kyselina
GEF = Guanine Exchange Factors
HERK = HERCULES RECEPTOR KINASE
HGa = Homogalakturonan
LLGs = LRE-Like GPI-kotvené proteiny
LRE = LORELEI
LRR = Leucin-Rich repeat
LRR-RLK = Leucin-Rich Repeat Receptor-Like Kinase
LRX = LRR-extensins
MAPK = Mitogenem Aktivované Proteinové Kinázy
OGs = oligogalakturonidy
PAE = Pektinové Acetylerázy
PBS = Programovaná buněčná smrt
PCP-B = POLLEN COAT PROTEIN B
PG = Polygalakturonázy
PL = Pektinové lyázy
PME = Pektinové methylesterázy
RALF = Rapid Alkalization Factors
RBOH = Respiratory burst oxidase homolog
RG-I,II = Rhamnogalakturonan-I, II
RLCK = Receptor-Like Cytoplasmic Kinases
RLK = Receptor-Like Kinase
RLP = Receptor-Like Proteins
ROS = Reaktivní formy kyslíku
SERK = Somatic Embryogenesis Receptor Kinase
THE1 = THESEUS 1
WT = wild type
XG = Xyloglukan
XGa = Xylogalakturonan

6 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

BACETE, Laura, Julia SCHULZ, Timo ENGELSDORF, Zdenka BARTOSOVA, Lauri VAAHTERA, Guqi YAN, Joachim Matthias GERHOLD, Tereza TICHÁ, Camilla ØVSTEBØ, Nora GIGLI-BISCEGLIA, Svanhild JOHANNESSEN-STARHEIM, Jeremie MARGUERITAT, Hannes KOLLIST, Thomas DEHOUX, Scott A. M. MCADAM a Thorsten HAMANN, 2022. THESEUS1 modulates cell wall stiffness and abscisic acid production in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. **119**(1), e2119258119. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.2119258119

BAI, Ling, Xiaonan MA, Guozeng ZHANG, Shufei SONG, Yun ZHOU, Lijie GAO, Yuchen MIAO a Chun-Peng SONG, 2014a. A Receptor-Like Kinase Mediates Ammonium Homeostasis and Is Important for the Polar Growth of Root Hairs in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* [online]. **26**(4), 1497–1511. ISSN 1532-298X, 1040-4651. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.114.124586

BAI, Ling, Yun ZHOU, Xiaonan MA, Lijie GAO a Chun-Peng SONG, 2014b. *Arabidopsis* CAP1-mediated ammonium sensing required reactive oxygen species in plant cell growth. *Plant Signaling & Behavior* [online]. **9**(8), e29582. ISSN 1559-2324. Dostupné z: doi:10.4161/psb.29582

BAUMBERGER, N., M. STEINER, U. RYSER, B. KELLER a C. RINGLI, 2003. Synergistic interaction of the two paralogous *Arabidopsis* genes *LRX1* and *LRX2* in cell wall formation during root hair development: *LRX2* and *LRX1* in root hair cell wall formation. *The Plant Journal* [online]. **35**(1), 71–81. ISSN 09607412. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-313X.2003.01784.x

BENEDETTI, Manuel, Daniela PONTIGGIA, Sara RAGGI, Zhenyu CHENG, Flavio SCALONI, Simone FERRARI, Frederick M. AUSUBEL, Felice CERVONE a Giulia DE LORENZO, 2015. Plant immunity triggered by engineered in vivo release of oligogalacturonides, damage-associated molecular patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. **112**(17), 5533–5538. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.1504154112

BOISSON-DERNIER, Aurélien, Christina Maria FRANCK, Dmytro S. LITUIEV a Ueli GROSSNIKLAUS, 2015. Receptor-like cytoplasmic kinase MARIS functions downstream of *Cr* RLK1L-dependent signaling during tip growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. **112**(39), 12211–12216. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.1512375112

BOISSON-DERNIER, Aurélien, Dmytro S. LITUIEV, Anna NESTOROVA, Christina Maria FRANCK, Sharne THIRUGNANARAJAH a Ueli GROSSNIKLAUS, 2013. ANXUR Receptor-Like Kinases Coordinate Cell Wall Integrity with Growth at the Pollen Tube Tip Via NADPH Oxidases. *PLoS Biology* [online]. **11**(11), e1001719. ISSN 1545-7885. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pbio.1001719

BOISSON-DERNIER, Aurélien, Sucharita ROY, Konstantinos KRITSAS, Monica A. GROBEI, Miloslawa JACIUBEK, Julian I. SCHROEDER a Ueli GROSSNIKLAUS, 2009. Disruption of the pollen-expressed *FERONIA* homologs *ANXUR1* and *ANXUR2* triggers pollen tube discharge. *Development* [online]. **136**(19), 3279–3288. ISSN 1477-9129, 0950-1991. Dostupné z: doi:10.1242/dev.040071

BOYER, John S., 2009. Cell wall biosynthesis and the molecular mechanism of plant enlargement. *Functional Plant Biology* [online]. **36**(5), 383. ISSN 1445-4408. Dostupné z: doi:10.1071/FP09048

CABRERA, J. C., A. BOLAND, J. MESSIAEN, P. CAMBIER a P. VAN CUTSEM, 2008. Egg box conformation of oligogalacturonides: The time-dependent stabilization of the elicitor-active conformation increases its biological activity. *Glycobiology* [online]. **18**(6), 473–482. ISSN 0959-6658, 1460-2423. Dostupné z: doi:10.1093/glycob/cwn027

CAFFALL, Kerry Hosmer a Debra MOHNEN, 2009. The structure, function, and biosynthesis of plant cell wall pectic polysaccharides. *Carbohydrate Research* [online]. **344**(14), 1879–1900. ISSN 00086215. Dostupné z: doi:10.1016/j.carres.2009.05.021

- CAMPBELL, Liam a Simon R. TURNER, 2017. A Comprehensive Analysis of RALF Proteins in Green Plants Suggests There Are Two Distinct Functional Groups. *Frontiers in Plant Science* [online]. **8** [vid. 2022-04-20]. ISSN 1664-462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2017.00037
- CANO-DELGADO, Ana, Steven PENFIELD, Caroline SMITH, Merryn CATLEY a Michael BEVAN, 2003. Reduced cellulose synthesis invokes lignification and defense responses in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal* [online]. **34**(3), 351–362. ISSN 0960-7412, 1365-313X. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-313X.2003.01729.x
- CAVALIER, David M., Olivier LEROUXEL, Lutz NEUMETZLER, Kazuchika YAMAUCHI, Antje REINECKE, Glenn FRESHOUR, Olga A. ZABOTINA, Michael G. HAHN, Ingo BURGERT, Markus PAULY, Natasha V. RAIKHEL a Kenneth KEEGSTRA, 2008. Disrupting Two *Arabidopsis thaliana* Xylosyltransferase Genes Results in Plants Deficient in Xyloglucan, a Major Primary Cell Wall Component. *The Plant Cell* [online]. **20**(6), 1519–1537. ISSN 1532-298X. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.108.059873
- COSGROVE, Daniel J., 2005. Growth of the plant cell wall. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* [online]. **6**(11), 850–861. ISSN 1471-0072, 1471-0080. Dostupné z: doi:10.1038/nrm1746
- COSGROVE, Daniel J., 2016. Plant cell wall extensibility: connecting plant cell growth with cell wall structure, mechanics, and the action of wall-modifying enzymes. *Journal of Experimental Botany* [online]. **67**(2), 463–476. ISSN 0022-0957, 1460-2431. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/erv511
- COUTO, Daniel a Cyril ZIPFEL, 2016. Regulation of pattern recognition receptor signalling in plants. *Nature Reviews Immunology* [online]. **16**(9), 537–552. ISSN 1474-1733, 1474-1741. Dostupné z: doi:10.1038/nri.2016.77
- DAHER, Firas Bou a Siobhan A. BRAYBROOK, 2015. How to let go: pectin and plant cell adhesion. *Frontiers in Plant Science* [online]. **6** [vid. 2021-10-26]. ISSN 1664-462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2015.00523
- DE SMET, Ive, Ute VOSS, Gerd JÜRGENS a Tom BEECKMAN, 2009. Receptor-like kinases shape the plant. *Nature Cell Biology* [online]. **11**(10), 1166–1173. ISSN 1465-7392, 1476-4679. Dostupné z: doi:10.1038/ncb1009-1166
- DENNESS, Lucinda, Joseph Francis MCKENNA, Cecile SEGONZAC, Alexandra WORMIT, Priya MADHOU, Mark BENNETT, John MANSFIELD, Cyril ZIPFEL a Thorsten HAMANN, 2011. Cell Wall Damage-Induced Lignin Biosynthesis Is Regulated by a Reactive Oxygen Species- and Jasmonic Acid-Dependent Process in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* [online]. **156**(3), 1364–1374. ISSN 1532-2548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.111.175737
- DESLAURIERS, Stephen D. a Paul B. LARSEN, 2010. FERONIA Is a Key Modulator of Brassinosteroid and Ethylene Responsiveness in *Arabidopsis* Hypocotyls. *Molecular Plant* [online]. **3**(3), 626–640. ISSN 16742052. Dostupné z: doi:10.1093/mp/ssq015
- DICK-PÉREZ, Marilú, Yuan ZHANG, Jennifer HAYES, Andre SALAZAR, Olga A. ZABOTINA a Mei HONG, 2011. Structure and Interactions of Plant Cell-Wall Polysaccharides by Two- and Three-Dimensional Magic-Angle-Spinning Solid-State NMR. *Biochemistry* [online]. **50**(6), 989–1000. ISSN 0006-2960, 1520-4995. Dostupné z: doi:10.1021/bi101795q
- DRAEGER, Christian, Tohnyui NDINYANKA FABRICE, Emilie GINEAU, Grégory MOUILLE, Benjamin M. KUHN, Isabel MOLLER, Marie-Therese ABDOU, Beat FREY, Markus PAULY, Antony BACIC a Christoph RINGLI, 2015. *Arabidopsis* leucine-rich repeat extensin (LRX) proteins modify cell wall composition and influence plant growth. *BMC Plant Biology* [online]. **15**(1), 155. ISSN 1471-2229. Dostupné z: doi:10.1186/s12870-015-0548-8
- DRESSELHAUS, Thomas, Stefanie SPRUNCK a Gary M. WESSEL, 2016. Fertilization Mechanisms in Flowering Plants. *Current Biology* [online]. **26**(3), R125–R139. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2015.12.032
- DUAN, Qiaohong, Daniel KITA, Eric A. JOHNSON, Mini AGGARWAL, Laura GATES, Hen-Ming WU a Alice Y. CHEUNG, 2014. Reactive oxygen species mediate pollen tube rupture to release sperm

for fertilization in *Arabidopsis*. *Nature Communications* [online]. **5**(1), 3129. ISSN 2041-1723. Dostupné z: doi:10.1038/ncomms4129

DUAN, Qiaohong, Daniel KITA, Chao LI, Alice Y. CHEUNG a Hen-Ming WU, 2010. FERONIA receptor-like kinase regulates RHO GTPase signaling of root hair development. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. **107**(41), 17821–17826. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.1005366107

DÜNSER, Kai, Shibu GUPTA, Aline HERGER, Mugurel I FERARU, Christoph RINGLI a Jürgen KLEINE-VEHN, 2019. Extracellular matrix sensing by FERONIA and Leucine-Rich Repeat Extensins controls vacuolar expansion during cellular elongation in *Arabidopsis thaliana*. *The EMBO Journal* [online]. **38**(7) [vid. 2022-02-21]. ISSN 0261-4189, 1460-2075. Dostupné z: doi:10.15252/embj.2018100353

ELLINGER, Dorothea a Christian A. VOIGT, 2014. Callose biosynthesis in arabidopsis with a focus on pathogen response: what we have learned within the last decade. *Annals of Botany* [online]. **114**(6), 1349–1358. ISSN 0305-7364, 1095-8290. Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcu120

ELLIS, Christine, Ioannis KARAFYLLIDIS, Claus WASTERNAK a John G. TURNER, 2002. The Arabidopsis Mutant *cev1* Links Cell Wall Signaling to Jasmonate and Ethylene Responses. *The Plant Cell* [online]. **14**(7), 1557–1566. ISSN 1040-4651, 1532-298X. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.002022

ENGELSDORF, Timo, Nora GIGLI-BISCEGLIA, Manikandan VEERABAGU, Joseph F. MCKENNA, Lauri VAAHTERA, Frauke AUGSTEIN, Dieuwertje VAN DER DOES, Cyril ZIPFEL a Thorsten HAMANN, 2018. The plant cell wall integrity maintenance and immune signaling systems cooperate to control stress responses in *Arabidopsis thaliana*. *Science Signaling* [online]. **11**(536), eaa03070. ISSN 1945-0877, 1937-9145. Dostupné z: doi:10.1126/scisignal.aa03070

ESCOBAR-RESTREPO, Juan-Miguel, Norbert HUCK, Sharon KESSLER, Valeria GAGLIARDINI, Jacqueline GHEYSELINCK, Wei-Cai YANG a Ueli GROSSNIKLAUS, 2007. The FERONIA Receptor-like Kinase Mediates Male-Female Interactions During Pollen Tube Reception. *Science* [online]. **317**(5838), 656–660. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.1143562

FENG, Wei, Daniel KITA, Alexis PEAUCELLE, Heather N. CARTWRIGHT, Vinh DOAN, Qiaohong DUAN, Ming-Che LIU, Jacob MAMAN, Leonie STEINHORST, Ina SCHMITZ-THOM, Robert YVON, Jörg KUDLA, Hen-Ming WU, Alice Y. CHEUNG a José R. DINNENY, 2018. The FERONIA Receptor Kinase Maintains Cell-Wall Integrity during Salt Stress through Ca²⁺ Signaling. *Current Biology* [online]. **28**(5), 666-675.e5. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2018.01.023

FRANCK, Christina Maria, Jens WESTERMANN a Aurélien BOISSON-DERNIER, 2018a. Plant Malectin-Like Receptor Kinases: From Cell Wall Integrity to Immunity and Beyond. *Annual Review of Plant Biology* [online]. **69**(1), 301–328. ISSN 1543-5008, 1545-2123. Dostupné z: doi:10.1146/annurev-arplant-042817-040557

FRANCK, Christina Maria, Jens WESTERMANN, Simon BÜRSSNER, Roswitha LENTZ, Dmytro Sergiiiovych LITUIEV a Aurélien BOISSON-DERNIER, 2018b. The Protein Phosphatases ATUNIS1 and ATUNIS2 Regulate Cell Wall Integrity in Tip-Growing Cells. *The Plant Cell* [online]. **30**(8), 1906–1923. ISSN 1040-4651, 1532-298X. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.18.00284

FRULEUX, Antoine, Stéphane VERGER a Arezki BOUDAUD, 2019. Feeling Stressed or Strained? A Biophysical Model for Cell Wall Mechanosensing in Plants. *Frontiers in Plant Science* [online]. **10**, 757. ISSN 1664-462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2019.00757

GACHOMO, Emma W, Lyla JNO BAPTISTE, Timnit KEFELA, William M SAIDEL a Simeon O KOTCHONI, 2014. The Arabidopsis CURVY1 (CVY1) gene encoding a novel receptor-like protein kinase regulates cell morphogenesis, flowering time and seed production. *BMC Plant Biology* [online]. **14**(1), 221. ISSN 1471-2229. Dostupné z: doi:10.1186/s12870-014-0221-7

GALINDO-TRIGO, Sergio, Noel BLANCO-TOURIÑÁN, Thomas A DEFALCO, Eloise S WELLS, Julie E GRAY, Cyril ZIPFEL a Lisa M SMITH, 2020. Cr RLK 1L receptor-like kinases HERK 1 and

ANJEA are female determinants of pollen tube reception. *EMBO reports* [online]. **21**(2) [vid. 2022-04-21]. ISSN 1469-221X, 1469-3178. Dostupné z: doi:10.15252/embr.201948466

GE, Zengxiang, Tabata BERGONCI, Yuling ZHAO, Yanjiao ZOU, Shuo DU, Ming-Che LIU, Xingju LUO, Hao RUAN, Liliána E. GARCÍA-VALENCIA, Sheng ZHONG, Saiying HOU, Qingpei HUANG, Luhua LAI, Daniel S. MOURA, Hongya GU, Juan DONG, Hen-Ming WU, Thomas DRESSELHAUS, Junyu XIAO, Alice Y. CHEUNG a Li-Jia QU, 2017. *Arabidopsis* pollen tube integrity and sperm release are regulated by RALF-mediated signaling. *Science* [online]. **358**(6370), 1596–1600. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.aao3642

GE, Zengxiang, Yuling ZHAO, Ming-Che LIU, Liang-Zi ZHOU, Lele WANG, Sheng ZHONG, Saiying HOU, Jiahao JIANG, Tianxu LIU, Qingpei HUANG, Junyu XIAO, Hongya GU, Hen-Ming WU, Juan DONG, Thomas DRESSELHAUS, Alice Y. CHEUNG a Li-Jia QU, 2019. LLG2/3 Are Co-receptors in BUPS/ANX-RALF Signaling to Regulate Arabidopsis Pollen Tube Integrity. *Current Biology* [online]. **29**(19), 3256-3265.e5. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2019.08.032

GIGLI-BISCEGLIA, Nora, Timo ENGELSDORF a Thorsten HAMANN, 2020. Plant cell wall integrity maintenance in model plants and crop species-relevant cell wall components and underlying guiding principles. *Cellular and Molecular Life Sciences* [online]. **77**(11), 2049–2077. ISSN 1420-682X, 1420-9071. Dostupné z: doi:10.1007/s00018-019-03388-8

GONNEAU, Martine, Thierry DESPREZ, Marjolaine MARTIN, Verónica G. DOBLAS, Laura BACETE, Fabien MIART, Rodnay SORMANI, Kian HÉMATY, Julien RENOU, Benoit LANDREIN, Evan MURPHY, Brigitte VAN DE COTTE, Samantha VERNHETTES, Ive DE SMET a Herman HÖFTE, 2018. Receptor Kinase THESEUS1 Is a Rapid Alkalinization Factor 34 Receptor in Arabidopsis. *Current Biology* [online]. **28**(15), 2452-2458.e4. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2018.05.075

GOU, Jin-Ying, Lisa M. MILLER, Guichuan HOU, Xiao-Hong YU, Xiao-Ya CHEN a Chang-Jun LIU, 2012. Acetyltransferase-Mediated Deacetylation of Pectin Impairs Cell Elongation, Pollen Germination, and Plant Reproduction. *The Plant Cell* [online]. **24**(1), 50–65. ISSN 1532-298X, 1040-4651. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.111.092411

GUO, H., L. LI, H. YE, X. YU, A. ALGREEN a Y. YIN, 2009a. Three related receptor-like kinases are required for optimal cell elongation in Arabidopsis thaliana. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. **106**(18), 7648–7653. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.0812346106

GUO, Hongqing, Huaxun YE, Lei LI a Yanhai YIN, 2009b. A family of receptor-like kinases are regulated by BES1 and involved in plant growth in Arabidopsis thaliana. *Plant Signaling & Behavior* [online]. **4**(8), 784–786. ISSN 1559-2324. Dostupné z: doi:10.4161/psb.4.8.9231

HAN, Zhifu, Yadong SUN a Jijie CHAI, 2014. Structural insight into the activation of plant receptor kinases. *Current Opinion in Plant Biology* [online]. **20**, 55–63. ISSN 13695266. Dostupné z: doi:10.1016/j.pbi.2014.04.008

HARUTA, Miyoshi, Gabriele MONSHAUSEN, Simon GILROY a Michael R. SUSSMAN, 2008. A Cytoplasmic Ca²⁺ Functional Assay for Identifying and Purifying Endogenous Cell Signaling Peptides in Arabidopsis Seedlings: Identification of AtRALF1 Peptide. *Biochemistry* [online]. **47**(24), 6311–6321. ISSN 0006-2960, 1520-4995. Dostupné z: doi:10.1021/bi8001488

HARUTA, Miyoshi, Grzegorz SABAT, Kelly STECKER, Benjamin B. MINKOFF a Michael R. SUSSMAN, 2014. A Peptide Hormone and Its Receptor Protein Kinase Regulate Plant Cell Expansion. *Science* [online]. **343**(6169), 408–411. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.1244454

HE, Zheng-Hui, Masaaki FUJIKI a Bruce D. KOHORN, 1996. A Cell Wall-associated, Receptor-like Protein Kinase. *Journal of Biological Chemistry* [online]. **271**(33), 19789–19793. ISSN 00219258. Dostupné z: doi:10.1074/jbc.271.33.19789

- HÉMATY, Kian, Pierre-Etienne SADO, Ageeth VAN TUINEN, Soizic ROCHANGE, Thierry DESNOS, Sandrine BALZERGUE, Sandra PELLETIER, Jean-Pierre RENOU a Herman HÖFTE, 2007. A Receptor-like Kinase Mediates the Response of Arabidopsis Cells to the Inhibition of Cellulose Synthesis. *Current Biology* [online]. **17**(11), 922–931. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2007.05.018
- HERGER, Aline, Kai DÜNSER, Jürgen KLEINE-VEHN a Christoph RINGLI, 2019. Leucine-Rich Repeat Extensin Proteins and Their Role in Cell Wall Sensing. *Current Biology* [online]. **29**(17), R851–R858. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2019.07.039
- HERGER, Aline, Shibu GUPTA, Gabor KADLER, Christina Maria FRANCK, Aurélien BOISSON-DERNIER a Christoph RINGLI, 2020. Overlapping functions and protein-protein interactions of LRR-extensins in Arabidopsis. *PLOS Genetics* [online]. **16**(6), e1008847. ISSN 1553-7404. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pgen.1008847
- HÖFTE, Herman, 2015. The Yin and Yang of Cell Wall Integrity Control: Brassinosteroid and FERONIA Signaling. *Plant and Cell Physiology* [online]. **56**(2), 224–231. ISSN 1471-9053, 0032-0781. Dostupné z: doi:10.1093/pcp/pcu182
- HÖFTE, Herman a Aline VOXEUR, 2017. Plant cell walls. *Current Biology* [online]. **27**(17), R865–R870. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2017.05.025
- HOOKE, Robert, 1665. *Micrographia Some Physiological Descriptions of Minute Bodies Made by Magnifying Glasses with Observations and Inquiries Thereupon* [online] [vid. 2022-02-28]. Dostupné z: <https://www.gutenberg.org/ebooks/15491>
- HUCK, Norbert, James M. MOORE, Michael FEDERER a Ueli GROSSNIKLAUS, 2003. The *Arabidopsis* mutant *feronia* disrupts the female gametophytic control of pollen tube reception. *Development* [online]. **130**(10), 2149–2159. ISSN 1477-9129, 0950-1991. Dostupné z: doi:10.1242/dev.00458
- JAMIESON, Pierce A., Libo SHAN a Ping HE, 2018. Plant cell surface molecular cypher: Receptor-like proteins and their roles in immunity and development. *Plant Science* [online]. **274**, 242–251. ISSN 01689452. Dostupné z: doi:10.1016/j.plantsci.2018.05.030
- JENDRETZKI, Arne, Janina WITTLAND, Sabrina WILK, Andrea STRAEDE a Jürgen J. HEINISCH, 2011. How do I begin? Sensing extracellular stress to maintain yeast cell wall integrity. *European Journal of Cell Biology* [online]. **90**(9), 740–744. ISSN 01719335. Dostupné z: doi:10.1016/j.ejcb.2011.04.006
- JI, Dongchao, Tong CHEN, Zhanquan ZHANG, Boqiang LI a Shiping TIAN, 2020. Versatile Roles of the Receptor-Like Kinase Feronia in Plant Growth, Development and Host-Pathogen Interaction. *International Journal of Molecular Sciences* [online]. **21**(21), 7881. ISSN 1422-0067. Dostupné z: doi:10.3390/ijms21217881
- KAYA, Hidetaka, Ryo NAKAJIMA, Megumi IWANO, Masahiro M. KANAOKA, Sachie KIMURA, Seiji TAKEDA, Tomoko KAWARAZAKI, Eriko SENZAKI, Yuki HAMAMURA, Tetsuya HIGASHIYAMA, Seiji TAKAYAMA, Mitsutomo ABE a Kazuyuki KUCHITSU, 2014. Ca²⁺-Activated Reactive Oxygen Species Production by *Arabidopsis* RbohH and RbohJ Is Essential for Proper Pollen Tube Tip Growth. *The Plant Cell* [online]. **26**(3), 1069–1080. ISSN 1040-4651, 1532-298X. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.113.120642
- KESSLER, Sharon A, Heike LINDNER, Daniel S JONES a Ueli GROSSNIKLAUS, 2015. Functional analysis of related Cr RLK 1L receptor-like kinases in pollen tube reception. *EMBO reports* [online]. **16**(1), 107–115. ISSN 1469-221X, 1469-3178. Dostupné z: doi:10.15252/embr.201438801
- KESSLER, Sharon A., Hiroko SHIMOSATO-ASANO, Nana F. KEINATH, Samuel E. WUEST, Gwyneth INGRAM, Ralph PANSTRUGA a Ueli GROSSNIKLAUS, 2010. Conserved Molecular Components for Pollen Tube Reception and Fungal Invasion. *Science* [online]. **330**(6006), 968–971. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.1195211

- KOHORN, B. D., 2001. WAKs, cell wall associated kinases. *Current Opinion in Cell Biology* [online]. **13**(5), 529–533. ISSN 09550674. Dostupné z: doi:10.1016/S0955-0674(00)00247-7
- KOHORN, Bruce D., 2016. Cell wall-associated kinases and pectin perception. *Journal of Experimental Botany* [online]. **67**(2), 489–494. ISSN 0022-0957, 1460-2431. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/erv467
- KOHORN, Bruce D., Susan JOHANSEN, Akira SHISHIDO, Tanya TODOROVA, Rhysly MARTINEZ, Elita DEFEO a Pablo OBREGON, 2009. Pectin activation of MAP kinase and gene expression is WAK2 dependent: Wall associated kinase-dependent pectin activation. *The Plant Journal* [online]. **60**(6), 974–982. ISSN 09607412, 1365313X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-313X.2009.04016.x
- KOHORN, Bruce D., Masaru KOBAYASHI, Sue JOHANSEN, Jeff RIESE, Li-Fen HUANG, Karen KOCH, Sarita FU, Anjali DOTSON a Nicole BYERS, 2006. An Arabidopsis cell wall-associated kinase required for invertase activity and cell growth. *The Plant Journal* [online]. **46**(2), 307–316. ISSN 09607412, 1365313X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-313X.2006.02695.x
- KOHORN, Bruce D., Susan L. KOHORN, Tanya TODOROVA, Gillian BAPTISTE, Kevin STANSKY a Meghan MCCULLOUGH, 2012. A Dominant Allele of Arabidopsis Pectin-Binding Wall-Associated Kinase Induces a Stress Response Suppressed by MPK6 but Not MPK3 Mutations. *Molecular Plant* [online]. **5**(4), 841–851. ISSN 16742052. Dostupné z: doi:10.1093/mp/ssr096
- KWON, Taegun, J. Alan SPARKS, Fuqi LIAO a Alison B. BLANCAFLOR, 2018. ERULUS Is a Plasma Membrane-Localized Receptor-Like Kinase That Specifies Root Hair Growth by Maintaining Tip-Focused Cytoplasmic Calcium Oscillations. *The Plant Cell* [online]. **30**(6), 1173–1177. ISSN 1040-4651, 1532-298X. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.18.00316
- LI, Chao, H.-M. WU a Alice Y. CHEUNG, 2016. FERONIA and Her Pals: Functions and Mechanisms. *Plant Physiology* [online]. **171**(4), 2379–2392. ISSN 0032-0889, 1532-2548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.16.00667
- LI, Chao, Fang-Ling YEH, Alice Y CHEUNG, Qiaohong DUAN, Daniel KITA, Ming-Che LIU, Jacob MAMAN, Emily J LUU, Brendan W WU, Laura GATES, Methun JALAL, Amy KWONG, Hunter CARPENTER a Hen-Ming WU, 2015. Glycosylphosphatidylinositol-anchored proteins as chaperones and co-receptors for FERONIA receptor kinase signaling in Arabidopsis. *eLife* [online]. **4**, e06587. ISSN 2050-084X. Dostupné z: doi:10.7554/eLife.06587
- LIN, Wenwei, Wenxin TANG, Xue PAN, Aobo HUANG, Xiuqin GAO, Charles T. ANDERSON a Zhenbiao YANG, 2022. Arabidopsis pavement cell morphogenesis requires FERONIA binding to pectin for activation of ROP GTPase signaling. *Current Biology* [online]. **32**(3), 497-507.e4. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2021.11.030
- LINDNER, Heike, Sharon A. KESSLER, Lena M. MÜLLER, Hiroko SHIMOSATO-ASANO, Aurélien BOISSON-DERNIER a Ueli GROSSNIKLAUS, 2015. TURAN and EVAN Mediate Pollen Tube Reception in Arabidopsis Synergids through Protein Glycosylation. *PLOS Biology* [online]. **13**(4), e1002139. ISSN 1545-7885. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pbio.1002139
- LINDNER, Heike, Lena Maria MÜLLER, Aurélien BOISSON-DERNIER a Ueli GROSSNIKLAUS, 2012. CrRLK1L receptor-like kinases: not just another brick in the wall. *Current Opinion in Plant Biology* [online]. **15**(6), 659–669. ISSN 13695266. Dostupné z: doi:10.1016/j.pbi.2012.07.003
- LIU, Chen, Lianping SHEN, Yu XIAO, David VYSHEDSKY, Chao PENG, Xiang SUN, Zhiwen LIU, Lijun CHENG, Hua ZHANG, Zhifu HAN, Jijie CHAI, Hen-Ming WU, Alice Y. CHEUNG a Chao LI, 2021. Pollen PCP-B peptides unlock a stigma peptide–receptor kinase gating mechanism for pollination. *Science* [online]. **372**(6538), 171–175. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.abc6107
- MALIVERT, Alice, Özer ERGUVAN, Antoine CHEVALLIER, Antoine DEHEM, Rodrigue FRIAUD, Mengying LIU, Marjolaine MARTIN, Théophile PEYRAUD, Olivier HAMANT a Stéphane VERGER, 2021. FERONIA and microtubules independently contribute to mechanical integrity in the Arabidopsis

- shoot. *PLOS Biology* [online]. **19**(11), e3001454. ISSN 1545-7885. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pbio.3001454
- MARTINIÈRE, Alexandre, Philippe GAYRAL, Chris HAWES a John RUNIONS, 2011. Building bridges: formin1 of Arabidopsis forms a connection between the cell wall and the actin cytoskeleton: AtFH1 links the cell wall and actin cytoskeleton. *The Plant Journal* [online]. **66**(2), 354–365. ISSN 09607412. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-313X.2011.04497.x
- MECCHIA, Martin A., Gorka SANTOS-FERNANDEZ, Nadine N. DUSS, Sofia C. SOMOZA, Aurélien BOISSON-DERNIER, Valeria GAGLIARDINI, Andrea MARTÍNEZ-BERNARDINI, Tohnyui Ndinyanka FABRICE, Christoph RINGLI, Jorge P. MUSCHIETTI a Ueli GROSSNIKLAUS, 2017. RALF4/19 peptides interact with LRX proteins to control pollen tube growth in *Arabidopsis*. *Science* [online]. **358**(6370), 1600–1603. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.aao5467
- MOHNEN, Debra, Ron Lou DOONG, Karen LILJEBJELKE, Gregory FRALISH a Jinlene CHAN, 1996. Cell free synthesis of the pectic polysaccharide homogalacturonan. In: *Progress in Biotechnology* [online]. B.m.: Elsevier, s. 109–126 [vid. 2022-03-18]. ISBN 978-0-444-82330-4. Dostupné z: doi:10.1016/S0921-0423(96)80250-4
- MOUSSU, Steven, Caroline BROYART, Gorka SANTOS-FERNANDEZ, Sebastian AUGUSTIN, Sarah WEHRLE, Ueli GROSSNIKLAUS a Julia SANTIAGO, 2020. Structural basis for recognition of RALF peptides by LRX proteins during pollen tube growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. **117**(13), 7494–7503. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.2000100117
- MURPHY, Evan a Ive DE SMET, 2014. Understanding the RALF family: a tale of many species. *Trends in Plant Science* [online]. **19**(10), 664–671. ISSN 13601385. Dostupné z: doi:10.1016/j.tplants.2014.06.005
- NGO, Quy A., Hannes VOGLER, Dmytro S. LITUIEV, Anna NESTOROVA a Ueli GROSSNIKLAUS, 2014. A Calcium Dialog Mediated by the FERONIA Signal Transduction Pathway Controls Plant Sperm Delivery. *Developmental Cell* [online]. **29**(4), 491–500. ISSN 15345807. Dostupné z: doi:10.1016/j.devcel.2014.04.008
- NIBAU, Candida, Hen-ming WU a Alice Y. CHEUNG, 2006. RAC/ROP GTPases: ‘hubs’ for signal integration and diversification in plants. *Trends in Plant Science* [online]. **11**(6), 309–315. ISSN 13601385. Dostupné z: doi:10.1016/j.tplants.2006.04.003
- O’NEILL, Malcolm A., Dennis WARRENFELTZ, Keith KATES, Patrice PELLERIN, Thierry DOCO, Alan G. DARVILL a Peter ALBERSHEIM, 1996. Rhamnogalacturonan-II, a Pectic Polysaccharide in the Walls of Growing Plant Cell, Forms a Dimer That Is Covalently Cross-linked by a Borate Ester. *Journal of Biological Chemistry* [online]. **271**(37), 22923–22930. ISSN 00219258. Dostupné z: doi:10.1074/jbc.271.37.22923
- PARDEZ, Alexander R., Christopher R. SOMERVILLE a David W. EHRHARDT, 2006. Visualization of Cellulose Synthase Demonstrates Functional Association with Microtubules. *Science* [online]. **312**(5779), 1491–1495. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.1126551
- PARK, Yong Bum a Daniel J. COSGROVE, 2012. Changes in Cell Wall Biomechanical Properties in the Xyloglucan-Deficient *xt1/xt2* Mutant of Arabidopsis. *Plant Physiology* [online]. **158**(1), 465–475. ISSN 1532-2548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.111.189779
- PARRE, Elodie a Anja GEITMANN, 2005. Pectin and the role of the physical properties of the cell wall in pollen tube growth of *Solanum chacoense*. *Planta* [online]. **220**(4), 582–592. ISSN 0032-0935, 1432-2048. Dostupné z: doi:10.1007/s00425-004-1368-5
- PEARCE, Gregory, Daniel S MOURA, Johannes STRATMANN a Clarence A RYAN, 2001. RALF, a 5-kDa ubiquitous polypeptide in plants, arrests root growth and development. *Proceedings of the*

National Academy of Sciences [online]. **98**(22), 12843–12847. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.201416998

PEAUCELLE, Alexis, Siobhan A. BRAYBROOK, Laurent LE GUILLOU, Emeric BRON, Cris KUHLEMEIER a Herman HÖFTE, 2011. Pectin-Induced Changes in Cell Wall Mechanics Underlie Organ Initiation in Arabidopsis. *Current Biology* [online]. **21**(20), 1720–1726. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2011.08.057

PEAUCELLE, Alexis, Romain LOUVET, Jorunn N. JOHANSEN, Herman HÖFTE, Patrick LAUFS, Jérôme PELLOUX a Grégory MOUILLE, 2008. Arabidopsis Phyllotaxis Is Controlled by the Methyl-Esterification Status of Cell-Wall Pectins. *Current Biology* [online]. **18**(24), 1943–1948. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2008.10.065

PURUSHOTHAM, Pallinti, Ruoya HO a Jochen ZIMMER, 2020. Architecture of a catalytically active homotrimeric plant cellulose synthase complex. *Science* [online]. **369**(6507), 1089–1094. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.abb2978

QU, Shaofeng, Xi ZHANG, Yutong SONG, Jinxing LIN a Xiaoyi SHAN, 2017. THESEUS1 positively modulates plant defense responses against *Botrytis cinerea* through GUANINE EXCHANGE FACTOR4 signaling: THE1 functions in plant defense responses. *Journal of Integrative Plant Biology* [online]. **59**(11), 797–804. ISSN 16729072. Dostupné z: doi:10.1111/jipb.12565

ROTMAN, Nicolas, Frédérique ROZIER, Leonor BOAVIDA, Christian DUMAS, Frédéric BERGER a Jean-Emmanuel FAURE, 2003. Female Control of Male Gamete Delivery during Fertilization in Arabidopsis thaliana. *Current Biology* [online]. **13**(5), 432–436. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/S0960-9822(03)00093-9

SAMPATHKUMAR, Arun, Pawel KRUPINSKI, Raymond WIGHTMAN, Pascale MILANI, Alexandre BERQUAND, Arezki BOUDAUD, Olivier HAMANT, Henrik JÖNSSON a Elliot M MEYEROWITZ, 2014. Subcellular and supracellular mechanical stress prescribes cytoskeleton behavior in Arabidopsis cotyledon pavement cells. *eLife* [online]. **3**, e01967. ISSN 2050-084X. Dostupné z: doi:10.7554/eLife.01967

SASAKI, Go, Kazutaka KATOH, Nozomi HIROSE, Hiroshi SUGA, Kei-ichi KUMA, Takashi MIYATA a Zhi-Hui SU, 2007. Multiple receptor-like kinase cDNAs from liverwort Marchantia polymorpha and two charophycean green algae, Closterium ehrenbergii and Nitella axillaris: Extensive gene duplications and gene shufflings in the early evolution of streptophytes. *Gene* [online]. **401**(1–2), 135–144. ISSN 03781119. Dostupné z: doi:10.1016/j.gene.2007.07.009

SÉNÉCHAL, Fabien, Christopher WATTIER, Christine RUSTÉRUCCI a Jérôme PELLOUX, 2014. Homogalacturonan-modifying enzymes: structure, expression, and roles in plants. *Journal of Experimental Botany* [online]. **65**(18), 5125–5160. ISSN 1460-2431, 0022-0957. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/eru272

SERPE, Marcelo D. a Mark A. MATTHEWS, 1994. Growth, Pressure, and Wall Stress in Epidermal Cells of Begonia argenteo-guttata L. Leaves during Development. *International Journal of Plant Sciences* [online]. **155**(3), 291–301. ISSN 1058-5893, 1537-5315. Dostupné z: doi:10.1086/297168

SHEDLETZKY, Esther, Miri SHMUEL, Deborah P. DELMER a Derek T. A. LAMPORT, 1990. Adaptation and Growth of Tomato Cells on the Herbicide 2,6-Dichlorobenzonitrile Leads to Production of Unique Cell Walls Virtually Lacking a Cellulose-Xyloglucan Network. *Plant Physiology* [online]. **94**(3), 980–987. ISSN 0032-0889, 1532-2548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.94.3.980

SHIH, Han-Wei, Nathan D. MILLER, Cheng DAI, Edgar P. SPALDING a Gabriele B. MONSHAUSEN, 2014. The Receptor-like Kinase FERONIA Is Required for Mechanical Signal Transduction in Arabidopsis Seedlings. *Current Biology* [online]. **24**(16), 1887–1892. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2014.06.064

SHIU, S.-H. a A. B. BLEECKER, 2001a. Receptor-like kinases from Arabidopsis form a monophyletic gene family related to animal receptor kinases. *Proceedings of the National Academy of Sciences*

[online]. **98**(19), 10763–10768. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.181141598

SHIU, Shin-Han a Anthony B. BLEECKER, 2001b. Plant Receptor-Like Kinase Gene Family: Diversity, Function, and Signaling. *Science's STKE* [online]. **2001**(113) [vid. 2022-02-11]. ISSN 1525-8882. Dostupné z: doi:10.1126/stke.2001.113.re22

SHIU, Shin-Han a Anthony B. BLEECKER, 2003. Expansion of the Receptor-Like Kinase/Pelle Gene Family and Receptor-Like Proteins in Arabidopsis. *Plant Physiology* [online]. **132**(2), 530–543. ISSN 1532-2548, 0032-0889. Dostupné z: doi:10.1104/pp.103.021964

SCHALLUS, Thomas, Christine JAECKH, Krisztina FEHÉR, Angelina S. PALMA, Yan LIU, Jeremy C. SIMPSON, Mukram MACKEN, Gunter STIER, Toby J. GIBSON, Ten FEIZI, Tomas PIELER a Claudia MUHLE-GOLL, 2008. Malectin: A Novel Carbohydrate-binding Protein of the Endoplasmic Reticulum and a Candidate Player in the Early Steps of Protein *N*-Glycosylation. *Molecular Biology of the Cell* [online]. **19**(8), 3404–3414. ISSN 1059-1524, 1939-4586. Dostupné z: doi:10.1091/mbc.e08-04-0354

SCHOENAERS, Sébastien, Daria BALCEROWICZ, Gordon BREEN, Kristine HILL, Malgorzata ZDANIO, Grégory MOUILLE, Tara J. HOLMAN, Jaesung OH, Michael H. WILSON, Natalia NIKONOROVA, Lam Dai VU, Ive DE SMET, Ranjan SWARUP, Winnok H. DE VOS, Isabel PINTELON, Dirk ADRIAENSEN, Claire GRIERSON, Malcolm J. BENNETT a Kris VISSENBERG, 2018. The Auxin-Regulated CrRLK1L Kinase ERULUS Controls Cell Wall Composition during Root Hair Tip Growth. *Current Biology* [online]. **28**(5), 722-732.e6. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2018.01.050

SCHULZE-MUTH, Paul, Stefan IRMLER, Gudrun SCHRÖDER a Joachim SCHRÖDER, 1996. Novel Type of Receptor-like Protein Kinase from a Higher Plant (*Catharanthus roseus*). *Journal of Biological Chemistry* [online]. **271**(43), 26684–26689. ISSN 00219258. Dostupné z: doi:10.1074/jbc.271.43.26684

SINGH, Amar Pal a Sigal SAVALDI-GOLDSTEIN, 2015. Growth control: brassinosteroid activity gets context. *Journal of Experimental Botany* [online]. **66**(4), 1123–1132. ISSN 1460-2431, 0022-0957. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/erv026

SRIVASTAVA, Renu, Jian-Xiang LIU, Hongqing GUO, Yanhai YIN a Stephen H. HOWELL, 2009. Regulation and processing of a plant peptide hormone, AtRALF23, in Arabidopsis. *The Plant Journal* [online]. **59**(6), 930–939. ISSN 09607412, 1365313X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-313X.2009.03926.x

STEGMANN, Martin, Jacqueline MONAGHAN, Elwira SMAKOWSKA-LUZAN, Hanna ROVENICH, Anita LEHNER, Nicholas HOLTON, Youssef BELKHADIR a Cyril ZIPFEL, 2017. The receptor kinase FER is a RALF-regulated scaffold controlling plant immune signaling. *Science* [online]. **355**(6322), 287–289. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.aal2541

SUGIMOTO, Keiko, Richard E. WILLIAMSON a Geoffrey O. WASTENEYS, 2000. New Techniques Enable Comparative Analysis of Microtubule Orientation, Wall Texture, and Growth Rate in Intact Roots of Arabidopsis. *Plant Physiology* [online]. **124**(4), 1493–1506. ISSN 1532-2548, 0032-0889. Dostupné z: doi:10.1104/pp.124.4.1493

SUN, Yu, Xi-Ying FAN, Dong-Mei CAO, Wenqiang TANG, Kun HE, Jia-Ying ZHU, Jun-Xian HE, Ming-Yi BAI, Shengwei ZHU, Eunkyoo OH, Sunita PATIL, Tae-Wuk KIM, Hongkai JI, Wing Hong WONG, Seung Y. RHEE a Zhi-Yong WANG, 2010. Integration of Brassinosteroid Signal Transduction with the Transcription Network for Plant Growth Regulation in Arabidopsis. *Developmental Cell* [online]. **19**(5), 765–777. ISSN 15345807. Dostupné z: doi:10.1016/j.devcel.2010.10.010

TAIZ, Lincoln, Eduardo ZEIGER, Ian Max MOLLER a Angus MURPHY, 2015. *Plant Physiology and Development*, Sixth Edition. **2015**, 888.

TAN, Li, Stefan EBERHARD, Sivakumar PATTATHIL, Clayton WARDER, John GLUSHKA, Chunhua YUAN, Zhangying HAO, Xiang ZHU, Utku AVCI, Jeffrey S. MILLER, David BALDWIN,

- Charles PHAM, Ronald ORLANDO, Alan DARVILL, Michael G. HAHN, Marcia J. KIELISZEWSKI a Debra MOHNEN, 2013. An *Arabidopsis* Cell Wall Proteoglycan Consists of Pectin and Arabinoxylan Covalently Linked to an Arabinogalactan Protein. *The Plant Cell* [online]. **25**(1), 270–287. ISSN 1532-298X, 1040-4651. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.112.107334
- TEN HOVE, Colette A., Zoltán BOCHDANOVITS, Vera M. A. JANSWEIJER, Fenne G. KONING, Lidija BERKE, Gabino F. SANCHEZ-PEREZ, Ben SCHERES a Renze HEIDSTRA, 2011. Probing the roles of LRR RLK genes in *Arabidopsis thaliana* roots using a custom T-DNA insertion set. *Plant Molecular Biology* [online]. **76**(1–2), 69–83. ISSN 0167-4412, 1573-5028. Dostupné z: doi:10.1007/s11103-011-9769-x
- THIELE, Knut, Gerhard WANNER, Viktoria KINDZIERSKI, Gerd JÜRGENS, Ulrike MAYER, Fiona PACHL a Farhah F. ASSAAD, 2009. The timely deposition of callose is essential for cytokinesis in *Arabidopsis*: Callose is essential for plant cytokinesis. *The Plant Journal* [online]. **58**(1), 13–26. ISSN 09607412. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-313X.2008.03760.x
- TORRES, Miguel Angel, Hitoshi ONOUCHI, Susuma HAMADA, Chiyoko MACHIDA, Kim E. HAMMOND-KOSACK a Jonathan D. G. JONES, 1998. Six *Arabidopsis thaliana* homologues of the human respiratory burst oxidase (*gp91^{phox}*). *The Plant Journal* [online]. **14**(3), 365–370. ISSN 0960-7412, 1365-313X. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-313X.1998.00136.x
- VALENTIN, Romain, Carole CERCLIER, Nathalie GENEIX, Véronique AGUIÉ-BÉGHIN, Cédric GAILLARD, Marie-Christine RALET a Bernard CATHALA, 2010. Elaboration of Extensin–Pectin Thin Film Model of Primary Plant Cell Wall. *Langmuir* [online]. **26**(12), 9891–9898. ISSN 0743-7463, 1520-5827. Dostupné z: doi:10.1021/la100265d
- VELASQUEZ, S. M., M. M. RICARDI, J. G. DOROSZ, P. V. FERNANDEZ, A. D. NADRA, L. POL-FACHIN, J. EGELUND, S. GILLE, J. HARHOLT, M. CIANCIA, H. VERLI, M. PAULY, A. BACIC, C. E. OLSEN, P. ULVSKOV, B. L. PETERSEN, C. SOMERVILLE, N. D. IUSEM a J. M. ESTEVEZ, 2011. O-Glycosylated Cell Wall Proteins Are Essential in Root Hair Growth. *Science* [online]. **332**(6036), 1401–1403. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.1206657
- VIJ, Shubha, Jitender GIRI, Prasant Kumar DANSANA, Sanjay KAPOOR a Akhilesh K. TYAGI, 2008. The Receptor-Like Cytoplasmic Kinase (OsRLCK) Gene Family in Rice: Organization, Phylogenetic Relationship, and Expression during Development and Stress. *Molecular Plant* [online]. **1**(5), 732–750. ISSN 16742052. Dostupné z: doi:10.1093/mp/ssn047
- VOXEUR, Aline a Stephen C. FRY, 2014. Glycosylinositol phosphorylceramides from *Rosa* cell cultures are boron-bridged in the plasma membrane and form complexes with rhamnogalacturonan II. *The Plant Journal* [online]. **79**(1), 139–149. ISSN 09607412. Dostupné z: doi:10.1111/tpj.12547
- VOXEUR, Aline a Herman HÖFTE, 2016. Cell wall integrity signaling in plants: “To grow or not to grow that’s the question”. *Glycobiology* [online]. **26**(9), 950–960. ISSN 0959-6658, 1460-2423. Dostupné z: doi:10.1093/glycob/cww029
- WAGNER, Tanya A a Bruce D KOHORN, 2001. Wall-Associated Kinases Are Expressed throughout Plant Development and Are Required for Cell Expansion. *The Plant Cell* [online]. **13**(2), 303–318. ISSN 1040-4651. Dostupné z: doi:10.1105/tpc.13.2.303
- WANG, Ludi, Lisa A. CLARKE, Russell J. EASON, Christopher C. PARKER, Baoxiu QI, Rod J. SCOTT a James DOUGHTY, 2017. PCP -B class pollen coat proteins are key regulators of the hydration checkpoint in *Arabidopsis thaliana* pollen–stigma interactions. *New Phytologist* [online]. **213**(2), 764–777. ISSN 0028-646X, 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.14162
- WANG, Yanbing, Joshua COOMEY, Kari MILLER, Gregory S JENSEN a Elizabeth S HASWELL, 2022. Interactions between a mechanosensitive channel and cell wall integrity signaling influence pollen germination in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany* [online]. **73**(5), 1533–1545. ISSN 0022-0957, 1460-2431. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/erab525
- WILLATS, William G.T., Caroline ORFILA, Gerrit LIMBERG, Hans Christian BUCHHOLT, Gert-Jan W.M. VAN ALEBEEK, Alphons G. . VORAGEN, Susan E. MARCUS, Tove M.I.E.

- CHRISTENSEN, Jørn D. MIKKELSEN, Brent S. MURRAY a J. Paul KNOX, 2001. Modulation of the Degree and Pattern of Methyl-esterification of Pectic Homogalacturonan in Plant Cell Walls. *Journal of Biological Chemistry* [online]. **276**(22), 19404–19413. ISSN 00219258. Dostupné z: doi:10.1074/jbc.M011242200
- WOLF, Sebastian, 2017. Plant cell wall signalling and receptor-like kinases. *Biochemical Journal* [online]. **474**(4), 471–492. ISSN 0264-6021, 1470-8728. Dostupné z: doi:10.1042/BCJ20160238
- WOLF, Sebastian, Kian HÉMATY a Herman HÖFTE, 2012a. Growth Control and Cell Wall Signaling in Plants. *Annual Review of Plant Biology* [online]. **63**(1), 381–407. ISSN 1543-5008, 1545-2123. Dostupné z: doi:10.1146/annurev-arplant-042811-105449
- WOLF, Sebastian, Grégory MOUILLE a Jérôme PELLOUX, 2009. Homogalacturonan Methyl-Esterification and Plant Development. *Molecular Plant* [online]. **2**(5), 851–860. ISSN 16742052. Dostupné z: doi:10.1093/mp/ssp066
- WOLF, Sebastian, Jozef MRAVEC, Steffen GREINER, Grégory MOUILLE a Herman HÖFTE, 2012b. Plant Cell Wall Homeostasis Is Mediated by Brassinosteroid Feedback Signaling. *Current Biology* [online]. **22**(18), 1732–1737. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2012.07.036
- WOLF, Sebastian, Dieuwertje VAN DER DOES, Friederike LADWIG, Carsten STICHT, Andreas KOLBECK, Ann-Kathrin SCHÜRHOLZ, Sebastian AUGUSTIN, Nana KEINATH, Thomas RAUSCH, Steffen GREINER, Karin SCHUMACHER, Klaus HARTE, Cyril ZIPFEL a Herman HÖFTE, 2014. A receptor-like protein mediates the response to pectin modification by activating brassinosteroid signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. **111**(42), 15261–15266. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.1322979111
- XIAO, Yu, Martin STEGMANN, Zhifu HAN, Thomas A. DEFALCO, Katarzyna PARYS, Li XU, Youssef BELKHADIR, Cyril ZIPFEL a Jijie CHAI, 2019. Mechanisms of RALF peptide perception by a heterotypic receptor complex. *Nature* [online]. **572**(7768), 270–274. ISSN 0028-0836, 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/s41586-019-1409-7
- ZABLACKIS, E., J. HUANG, B. MULLER, A. G. DARVILL a P. ALBERSHEIM, 1995. Characterization of the Cell-Wall Polysaccharides of *Arabidopsis thaliana* Leaves. *Plant Physiology* [online]. **107**(4), 1129–1138. ISSN 0032-0889, 1532-2548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.107.4.1129
- ZHANG, Yao, Jingyi YU, Xuan WANG, Daniel M. DURACHKO, Sulin ZHANG a Daniel J. COSGROVE, 2021. Molecular insights into the complex mechanics of plant epidermal cell walls. *Science* [online]. **372**(6543), 706–711. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.abf2824
- ZHAO, Yunjun, Dongliang SONG, Jiayan SUN a Laigeng LI, 2013. *Populus* endo-beta-mannanase PtrMAN6 plays a role in coordinating cell wall remodeling with suppression of secondary wall thickening through generation of oligosaccharide signals. *The Plant Journal* [online]. **74**(3), 473–485. ISSN 09607412. Dostupné z: doi:10.1111/tpj.12137
- ZHONG, Sheng, Ling LI, Zhijuan WANG, Zengxiang GE, Qiyun LI, Andrea BLECKMANN, Jizong WANG, Zihan SONG, Yihao SHI, Tianxu LIU, Luhan LI, Huabin ZHOU, Yanyan WANG, Li ZHANG, Hen-Ming WU, Luhua LAI, Hongya GU, Juan DONG, Alice Y. CHEUNG, Thomas DRESSELHAUS a Li-Jia QU, 2022. RALF peptide signaling controls the polytubey block in *Arabidopsis*. *Science* [online]. **375**(6578), 290–296. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.abl4683
- ZHU, Sirui, Qiong FU, Fan XU, Heping ZHENG a Feng YU, 2021. New paradigms in cell adaptation: decades of discoveries on the *Cr* RLK1L receptor kinase signalling network. *New Phytologist* [online]. **232**(3), 1168–1183. ISSN 0028-646X, 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.17683