

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Speciální chemicko-biologické obory (BMOBIBO)



Josef Haltuf

Syntéza buněčné stěny rostlin

Synthesis of plant cell wall

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel:

RNDr. Kateřina Schwarzerová Ph.D.

Praha, 2019

Prohlášení:

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

V Praze, 10. 5. 2019

Podpis

Poděkování

Moc děkuji mé úžasné školitelce RNDr. Kateřině Schwarzerové, Ph.D. za všechno věnovaný čas, rady a nekonečnou trpělivost. Dále zde chci poděkovat mojí drahé sestře Bc. Kristýně Haltufové za veškerou podporu a rady. Také chci poděkovat zbytku své rodiny, která při mně vždy stojí a naplno mě podporuje, mým přátelům a všem, kteří mě podporovali a díky kterým je život úžasnou cestou.

Abstrakt

Buněčná stěna jako hlavní sink karbohydrátů vytvořených fotosyntézou stojí na začátku potravního řetězce. Buněčná stěna rostlin je kompozitní matrix tvořená nejdůležitějšími polysacharidy na světě: celulórou, kalórou, hemicelulórou a pektiny. Z těchto polymerů jsou celulóza a kalóza syntetizované na plasmatické membráně speciálními syntázami. Pro syntézu celulózy se sdružují v proteinové komplexy, jejichž pohyb v plasmatické membráně je kontrolován kortikálními mikrotubuly. Necelulózní typ polysacharidů buněčné stěny je syntetizován v Golgiho aparátu pomocí enzymů glykosyltransferáz a vezikuly jsou dopraveny na plasmatickou membránu. V této lineární rešerši jsou shrnuty dosavadní znalosti o syntéze hlavních složek rostlinné buněčné stěny a o enzymech, které tyto složky syntetizují.

Klíčová slova: buněčná stěna, celulóza, hemicelulóza, pektin, kalóza, syntéza

Abstract

As the main sink of carbohydrates synthesized during photosynthesis, plant cell wall stands at the beginning of the food chain. The plant cell wall is a composite matrix of the most important polysaccharides in the world: cellulose, callose, hemicellulose and pectins. Cell wall polysaccharides cellulose and callose are synthesized on the plasma membrane by special synthases. For cellulose synthesis, cellulose synthases are assembled into large protein complexes, which move in the plasma membrane under the control of cortical microtubules. Non-cellulosic types of plant cell wall polysaccharides are synthesized in the Golgi apparatus by number of enzymes glycosyltransferases and delivered to the plasma membrane by vesicular transport. In this work the current knowledge on the synthesis of the main cell wall polysaccharide components and respective enzymes are summarized.

Key words: cell wall, cellulose, hemicellulose, pectin, callose, synthesis

Obsah

Úvod.....	1
1. Buněčná stěna.....	2
1.1. Buněčná stěna.....	2
1.2. Typy buněčné stěny.....	3
1.3. Funkce buněčné stěny.....	3
2. Stavební jednotky buněčné stěny.....	4
2.1. Celulóza.....	4
2.2. Pektiny.....	4
2.3. Hemicelulóza.....	5
2.4. Kalóza.....	7
2.5. Proteiny buněčné stěny.....	7
3. Syntéza.....	8
3.1. Úvod do glykosyltransferáz a jejich rozdělení.....	8
3.2. Celúzasyntáza a její struktura.....	9
3.3. Kalózasyntáza a její struktura.....	13
3.4. Pektin a jeho syntéza.....	15
3.4.1. Homogalakturonan.....	16
3.4.2. Rhamnogalakturonan I.....	16
3.4.3. Rhamnogalakturonan II.....	17
3.5. Hemicelulóza a její syntéza.....	17
3.5.1. Manany.....	17
3.5.2. Xylan.....	17
3.5.3. Xyloglukan.....	18
3.6. Syntéza proteinů buněčné stěny.....	18
4. Interakce mezi složkami buněčné stěny.....	18
Závěr.....	21
Seznam zkratk.....	22
Seznam použité literatury.....	23

Úvod

Buněčná stěna rostlin představuje hlavní složku rostlinné buňky, která jí udává tvar a vlastnosti. Bez buněčných stěn by z buněk byly jen protoplasty (Cosgrove, 2005). Rostlinná buněčná stěna je univerzální, subtilní, dynamická struktura s jedinečnými funkcemi a vlastnostmi (Burton, Gidley, & Fincher, 2010). Buněčná stěna je složena hlavně z polysacharidů a malého množství proteinů. Polysacharidy buněčné stěny jsou klasifikovány do celulózy, hemicelulózy, kalózy a pektinů. Polysacharidy buněčné stěny jsou syntetizovány glykosyltransferázami (GT) (Scheible & Pauly, 2004).

Nejvíce zastoupeným polysacharidem je celulóza. Tvoří hlavní nosnou konstrukci a skládá se z nerozvětvených nesubstituovaných $\beta(1,4)$ -D-glukanových řetězců (Burton et al., 2010). Kalóza je podobná celulóze, jen má $\beta(1,3)$ -vazbu na místo $\beta(1,4)$ -vazby. Nachází se jen ve specializovaných buňkách (Turner & Kumar, 2018a). Hemicelulózy jsou polysacharidy, které lze extrahovat jen za pomoci alkalických látek. Zahrnují xylany, xyloglukany a manany (Scheller & Ulvskov, 2010). Pektiny jsou poslední komplexní a různorodá skupina polysacharidů, která je obohacena o kyselinu galakturonovou (GalA). Patří sem homogalakturonany a rhamnogalakturonany I a II (Harholt, Suttangkakul, & Vibe Scheller, 2010). Celulóza, obsažená v buněčné stěně rostlin, je nejhojnějším a nejužitečnějším biopolymerem na světě a bez ní by život, tak jak ho známe, nemohl existovat. Proto je studium rostlinných buněčných stěn velmi důležité (Cosgrove, 2005).

Cílem této bakalářské práce je vytvoření lineární rešerše o syntéze buněčné stěny rostlin. Shrnu zde poznatky o hlavních složkách, které buněčná stěna obsahuje, jaké mechanismy jsou potřeba k jejich syntéze a způsob, jakým jsou tyto složky včleněny do buněčné stěny.

1) Buněčná stěna

1.1 Buněčná stěna

Buněčná stěna rostoucí rostlinné buňky je dynamická a metabolicky aktivní struktura, která má jedinečné vlastnosti a obrovský význam nejenom pro život rostlinné buňky (Burton et al., 2010). Procesy probíhající v buněčné stěně jsou nezbytné udržení růstu buňky a rostliny nebo dozrávání plodů a semen (Kępczkowski, 2003). Jak buňka roste působením turgoru, tlaku plazmatické membrány a cytosolu na buněčnou stěnu, musí být buněčná stěna dostatečně pevná, aby zabránila buňce v prasknutí, ale zároveň i dostatečně pružná, aby umožnila organizované rozpínání buňky. Toho je dosaženo kompozitním složením buněčné stěny, kde je pružná polysacharidová matrix spojena s pevnými polysacharidovými polymery zajišťující pevnost buněčné stěny. Buněčná stěna je tvořena polysacharidovou kostrou, která je největším úložištěm uhlíku v rostlině a představuje tak největší sink uhlíkových produktů fotosyntézy (Lampugnani, Khan, Somssich, & Persson, 2018).

1.2 Typy buněčné stěny

V závislosti na fázi vývoje rozlišujeme dva typy buněčných stěn – stěnu primární a sekundární. Primární buněčná stěna je roztažitelná a umožňuje další růst buňky a schopnost vytvářet a udržet si turgor. Tato stěna je syntetizována během buněčného růstu a obvykle dosahuje tloušťky 50 - 100 nm (Kępczkowski, 2003). Primární buněčná stěna je vysoce hydratovaná a flexibilní. Nejčastěji se skládá ze sítě pevných celulózových mikrofibril, které jsou dohromady propletené rozvětvenými polysacharidy hemicelulózou a pektinem (Cosgrove, 2005). U některých typů buněk, jako jsou například buňky vodivých pletiv, se po ukončení růstu uvnitř primární buněčné stěny může tvořit stěna sekundární. Sekundární buněčná stěna je silná a tuhá, a tím umožňuje vodivým pletivům odolávat podtlaku způsobenému transpirací. Poskytují i mechanickou odolnost, oporu a ochranu rostliny. Sekundární buněčné stěny jsou obvykle složeny z celulózy, hemicelulózy, malého množství strukturních proteinů a enzymů. Tento typ stěny často obsahuje hydrofobní lignin, jehož ukládání ve stěně má za následek zvýšení hydrofobicity stěny (Zhong, Cui, & Ye, 2018).

1.3 Funkce buněčné stěny

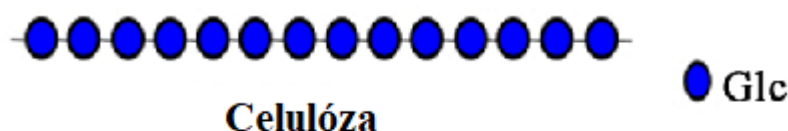
Buněčná stěna slouží nejenom jako opora jednotlivým buňkám, ale kumulativní silou všech buněčných stěn jako opora i celé rostlině. Stěny musí být dostatečně pružné, aby dokázaly vydržet značné tlakové a tahové síly, které vznikají mechanickým působením vnějších faktorů i osmotickým tlakem zevnitř. Buněčné stěny musí být porézní, aby jimi voda, fytohormony a nízkomolekulární živiny mohly volně prostupovat a šířit se tak mezi buňkami po celé rostlině. Naopak ve specializovaných buňkách cévních svazků musí být stěny nepropustné a vyztužené, aby buňky mohly fungovat jako transportní dráha i pro dálkový přesun vody, živin a dalších složek. Ve většině struktur jsou buněčné stěny také důležité pro mezibuněčnou adhezi (Burton et al., 2010).

Buněčné stěny také mohou být pro rostlinu zdrojem energie. V některých zásobních buňkách semen mohou být polysacharidy buněčné stěny alternativním zdrojem energie a v této funkci tak nahrazovat škrob. Tyto buňky pak mohou mít velmi silné buněčné stěny, i když nemají strukturální funkci (Burton et al., 2010). Fragmenty necelulóзовých polysacharidů buněčných stěn také slouží k regulaci buněčného růstu a účastní se mnoha signálních drah, které mohou iniciovat mnoho buněčných změn, jako jsou například obranné odpovědi (Cantu, Vicente, Labavitch, Bennett, & Powell, 2008).

2) Stavební jednotky buněčné stěny

2.1 Celulóza

Celulóza je běžnou součástí většiny rostlinných buněčných stěn a je to nejhojnější a nejužitečnější biopolymer na zemi (Cosgrove, 2005). Tato makromolekula se skládá z nerozvětvených nesubstituovaných (1,4) - β -D-glukanových (Glc) řetězců (obrázek 1), které jsou schopny tvořit mikrofibrilární komplexy prostřednictvím četných inter- a intramolekulárních vodíkových vazeb a hydrofobních interakcí.

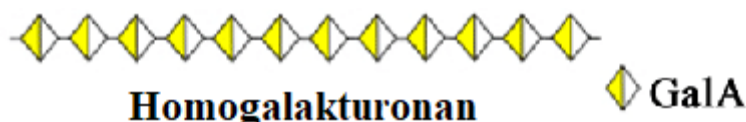


Obr. 1: Schematické znázornění celulózy, tvořené β -D-glukózovými podjednotkami (modré kroužky, Glc=glukóza) spojené vazbou (1,4) (Costa & Plazanet, 2016).

Vytváří tuhé a dlouhé mikrofibrily. Tyto se od sebe sice mohou lišit délkou a stupněm krystalinity, ale základní chemická struktura je v podstatě identická ve všech různých buněčných stěnách a rostlinných strukturách (Burton et al., 2010). Mikrofibrily tvoří kostru buněčné stěny a propojují se hemicelulózami a pektiny (Wang, Zabolina, & Hong, 2012).

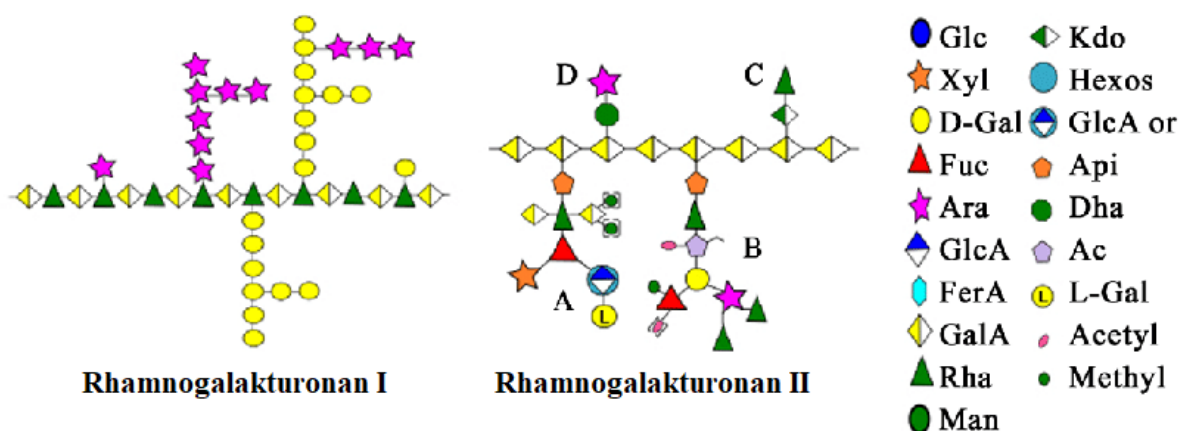
2.2 Pektin

Pektiny jsou jednou z hlavních složek primární buněčné stěny dvouděložných rostlin, ve které jsou zastoupeny 30 až 35 % (Smith & Harris, 1999). Jsou rozpustné ve vodě a hydratují buněčnou stěnu (Tan et al., 2013a). Jedná se o velice komplexní a různorodou třídu polysacharidů obohacenou o kyselinu galakturonovou (GalA) (Harholt, Suttangkakul, & Scheller, 2010).



Obr. 2: Schematické znázornění homogalakturonanu, tvořeného galakturonovou kyselinou, spojenou vazbou $\alpha(1,4)$. GalA = galakturonová kyselina (Costa & Plazanet, 2016).

U homogalakturonanů (HG) (obrázek 2) a rhamnogalakturonanů II (RGII) (obrázek 3) je hlavní řetězec tvořen galakturonovou kyselinou (GalA) s vazbou $\alpha(1,4)$. Hlavní řetězec dalšího pektinu rhamnogalakturonanu I (RGI) se skládá z opakované sekvence $\alpha(1,4)$ -GalA a $\alpha(1,2)$ -rhamnózy (obrázek3). Na tyto řetězce se dále mohou napojovat další oligosacharidy, metylové a acetylové skupiny a komplexní heteropolysacharidy (Lampugnani et al., 2018).

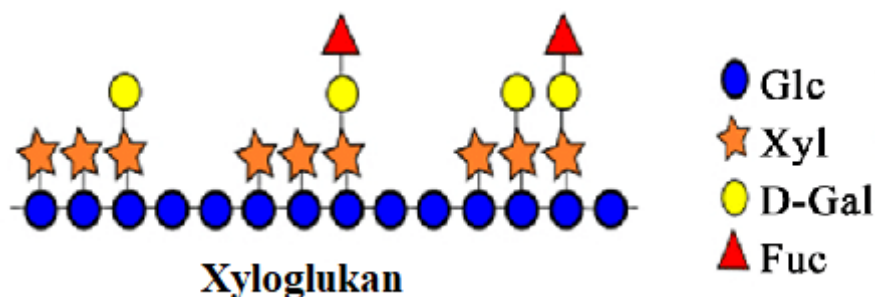


Obr. 3: Schematické znázornění rhamnogalakturonanu I a II (Costa & Plazanet, 2016)

U HG se na GalA, která není metyl-esterifikovaná, váží vápenaté ionty Ca^{2+} , a vytváří tak spoje mezi jednotlivými polymery. Podobně je tomu i u RG II, na který se váží bórové ionty B^{3+} a také vytvářejí spoje mezi polymery. Pomocí těchto vazeb je vytvářena pektinová matrix. Míra vytvoření vazeb v této matrix ovlivňuje flexibilitu buněčné stěny, čímž se pektiny stávají důležité při růstu buněk a rostlin (Hypocotyl, Peaucelle, & Wightman, 2015).

2.3 Hemicelulóza

Mezi hemicelulózy se obvykle řadí zbývající polysacharidy, které lze extrahovat za pomoci alkalických látek. Tyto polysacharidy se od sebe velmi liší strukturálně i fyzikálně-chemickými vlastnostmi (Scheller & Ulvskov, 2010).



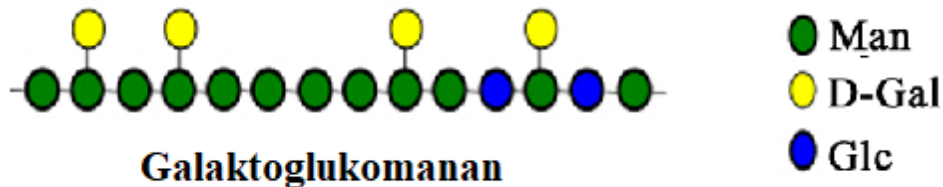
Obr. 4: Schematické znázornění xylanu. Glc = glykóza, Xyl = xylóza, D-Gal= D-galaktóza, Fuc = fukóza (Costa & Plazanet, 2016).

V primární buněčné stěně rostlin je nejhojnější hemicelulóza Xyloglukan (XyG), který je ve stěně obsažen 20 až 30 % (Scheller & Ulvskov, 2010). XyG je tvořen zbytky glukózy vázanými $\beta(1,4)$ vazbou s $\alpha(1,6)$ vázanými xylózovými (Xyl) řetězci, na které mohou být vázané další galaktózové (Gal) a fukózové (Fuc) zbytky (obrázek 4) (Pauly et al., 2013). Metabolismus XyG je důležitý při prodlužování buněk (Takeda et al., 2002).



Obr. 5: Schematické znázornění xylanu (Costa & Plazanet, 2016).

Dalším typem hemicelulóz jsou xylany, které se hojně vyskytují u jednoděložných rostlin. Xylany také obsahuje sekundární stěna dvouděložných rostlin, kde jsou pro vývin struktur obsahujících sekundární stěnu nezbytné (Pauly et al., 2013). Hlavní řetězec Xylanu je složen z $\beta(1,4)$ vázaných xylózových zbytků, na které se mohou vázat další složky, jako například kyselina glukuronová (GlcA) vázaná vazbou $\alpha(1,2)$ (obrázek 5) (Pauly et al., 2013).



Obr. 6: Schematické znázornění galaktoglukomananu. Man = manan, D-Gal = D-galaktóza, Glc = glukóza (Costa & Plazanet, 2016).

Do této skupiny dále patří manany, které jsou považovány za nejstarší hemicelulózy, protože byly nalezeny i v buněčných stěnách některých řas (Domozych et al., 2012). Jsou také hlavní hemicelulózou v sekundární buněčné stěně nahosemenných (Pauly & Keegstra, 2008). Podle složení hlavního a postranních řetězců můžeme manany rozdělit do čtyř skupin: na manany, glukomanany, galaktomanany a galaktoglukomanany (Scheller & Ulvskov, 2010). Manany a galaktomanany mají hlavní řetězec složen z manózy vázané $\beta(1,4)$ vazbou. Glukomanany a galaktoglukomanany mají manózové i glukózové jednotky (obrázek 6) (Scheller & Ulvskov, 2010).

2.4 Kalóza

Stejně jako celulóza, je i kalóza lineární homopolysacharid složený z glukózových zbytků, ale s tím rozdílem, že vytváří $\beta(1,3)$ -vazby na rozdíl od celulózových $\beta(1,4)$ -vazeb. Za normálních růstových podmínek se kalóza vyskytuje jen ve specializovaných buňkách, jako například v apikálním meristému, pylových láčkách nebo průduších a ve specifických buněčných kompartmentech jako jsou například plasmodesmy (Turner & Kumar, 2018a).

2.5 Proteiny buněčné stěny (CWP)

Buněčná stěna je u dvouděložných rostlin tvořena 5 až 10 % CWP a u jednoděložných je to jen 1 % hmotnosti buněčné stěny (Vogel, 2008). U modelové rostliny *Arabidopsis* bylo v současné době pomocí protetických analýz popsáno okolo 400 CWP (Jamet, Canut, Boudart,

& Pont-Lezica, 2006). Z těchto CWP se zatím u 13 % nepodařilo zjistit jejich funkci, avšak zbylých 87 % CWP můžeme podle biologické a biochemické funkce rozdělit do osmi kategorií. Největší z těchto skupin jsou CWP modifikující polysacharidy se zastoupením 26 % z CWP s určenou funkcí. Jedná se například o glykosidové hydrolázy (GH), sacharidové esterázy, sacharidové lyázy a expansiny. Další jsou tři funkční skupiny CWP. První oxido-reduktázy se zastoupením 12,4 %, do které patří peroxidázy a měďnaté oxidázy. Druhé proteázy zastoupené z 11,9 %, kam spadají subtilisiny, aspartik (Asp) proteázy, cystein (Cys) proteázy a serin (Ser) karboxypeptidázy. Třetí jsou proteiny, které mají interagující domény, o zastoupení 10,6 %, do kterých patří inhibitory pektin metylesterázy, inhibitory proteáz a inhibitory dalších enzymů, lektiny interagující s cukry a proteiny interagující s dalšími proteiny. Dalšími skupinami CWP jsou proteiny podílející se na signalizaci o zastoupení 7,4 %, proteiny související s metabolismem lipidů se zastoupením 5,4 % a několik strukturních proteinů se zastoupením 1,8 %. Zbývajících 11,9 % patří do skupiny s názvem různé, kde čekají na přesnější klasifikaci (Jamet et al., 2008).

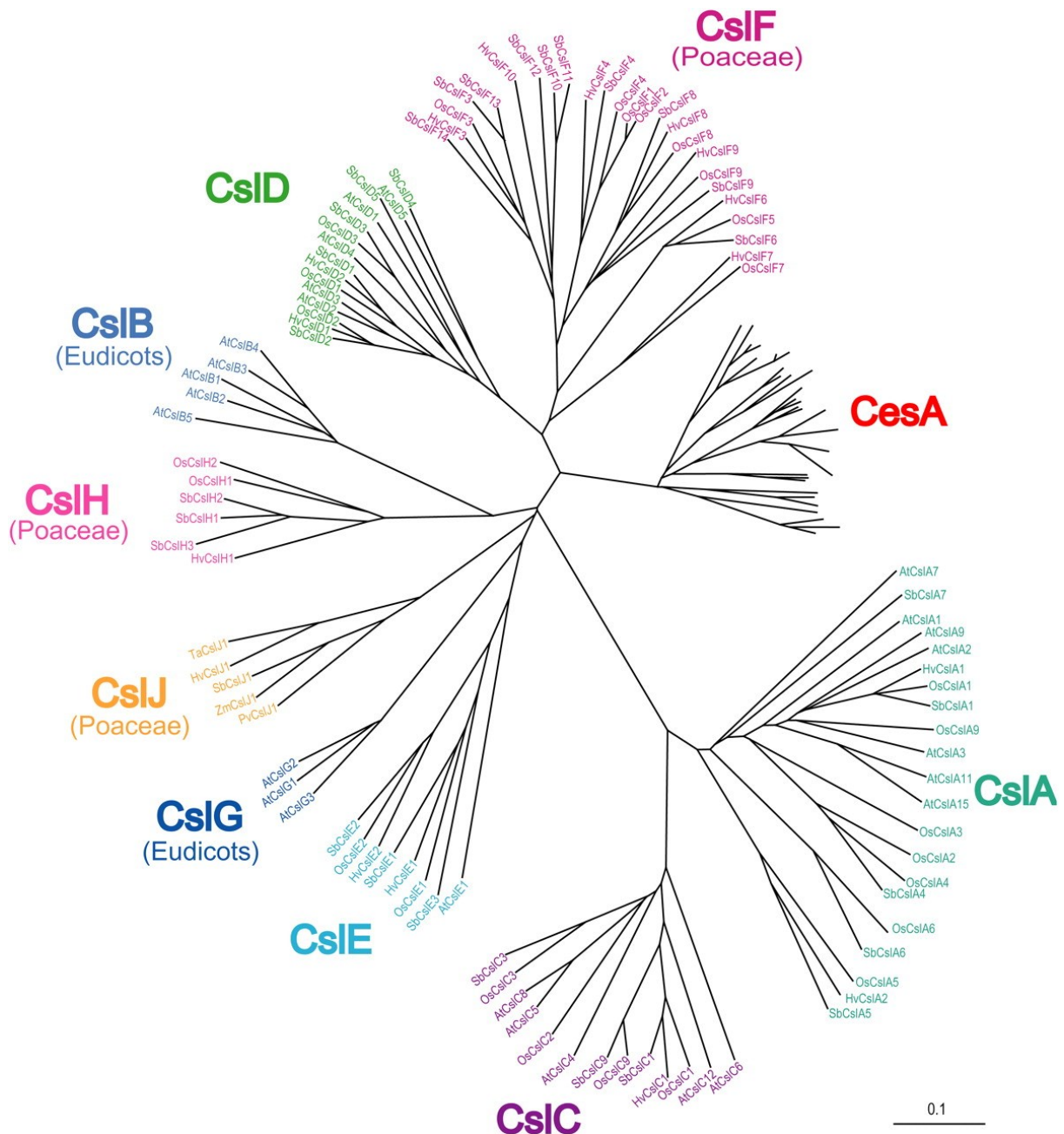
Kromě toho mohou být CWP rozděleny do tří skupin podle interakce se složkami buněčné stěny. Volně vázané proteiny, které s polysacharidy buněčné stěny nejsou spojeny a mohou se tak pohybovat volně v mezibuněčném prostoru. Slabě vázané proteiny, které interagují s matrix buněčné stěny pomocí Van der Waalsových interakcí, vodíkovými vazbami nebo iontovými silami a podílejí se na signalizaci, remodelaci, obraně a interakcích s plazmatickou membránou. Poslední skupinou jsou silně vázané proteiny, které mohou být spojeny kovalentními vazbami (Tan et al., 2013b).

3) Syntéza

3.1 Úvod do glykosyltransferáz a jejich rozdělení

Enzymy syntetizující složky buněčné stěny vyšších rostlin spadají do velké genové rodiny GT. V databázi CAZY (<http://www.cazy.org/>) jsou GT rozděleny do 106 rodin a některé z těchto rodin GT se podílejí na syntéze polysacharidů buněčné stěny. Rodina GT2 obsahuje celulózasyntázovou superskupinu, která se dále dělí na celulózasyntézy (CesA) a na devět skupin celulózasyntázám podobným enzymům (CsL) (obrázek 7) (Yanbin Yin, Huang, & Xu, 2009). Do těchto skupin se dělí na základě fylogenetické analýzy. Tyto skupiny obsahují geny pro téměř 50 enzymů a byly rozděleny do řady podskupin (Fincher, 2009). Skupina genů

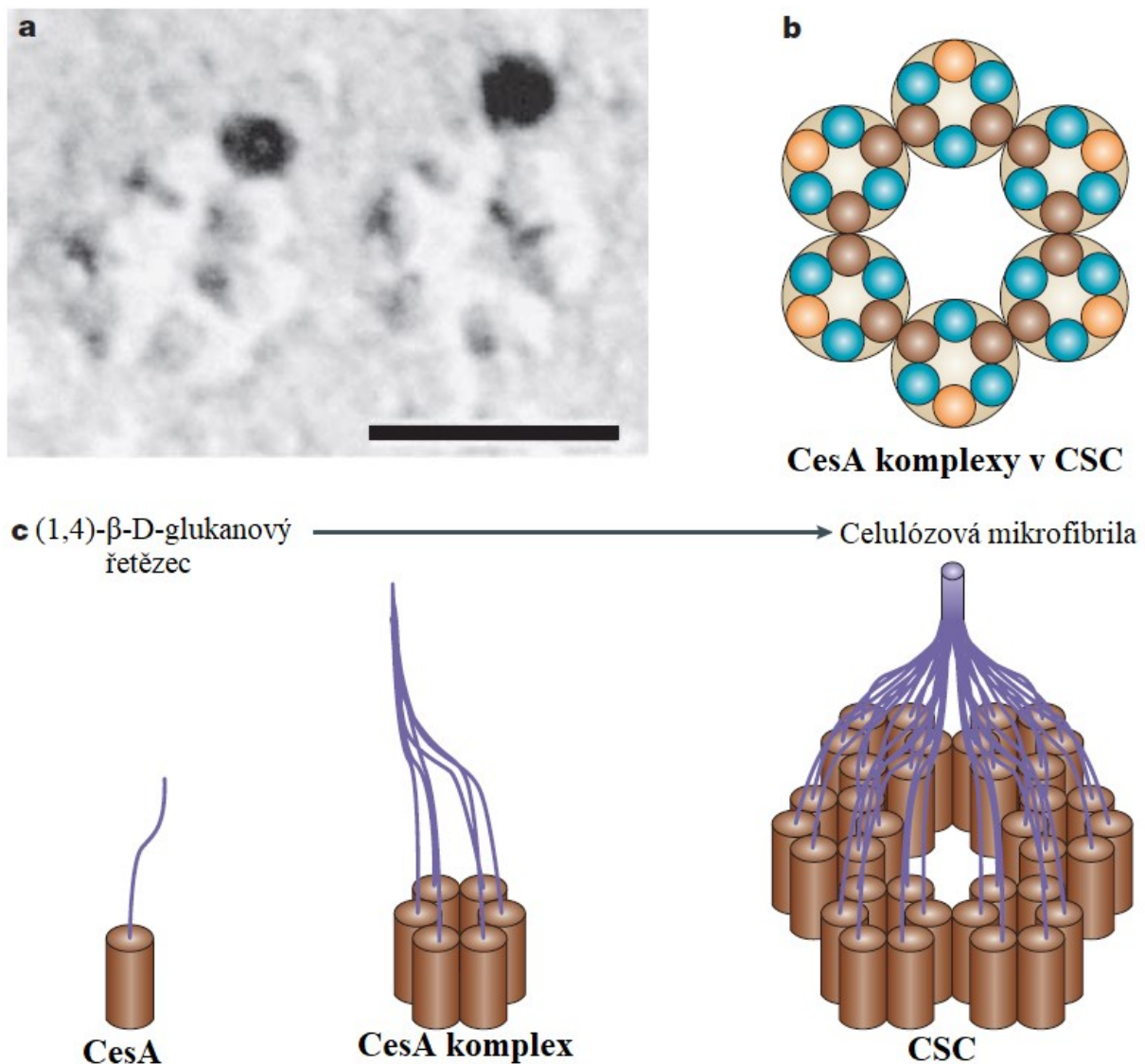
CsIA kóduje syntézy mannanu, skupina CsIC je zapojena do biosyntézy xyloglukanů, skupiny CsIF a CslH kódují cik-cak glukán syntézy a skupina CslJ se nachází pouze u obilovin. Co kódují ostatní skupiny zatím, nevíme (Yanbin Yin et al., 2009). Rodina GT8, GT47 a GT48 obsahuje kandidáty na enzymy podílející se na syntéze xylanů. Syntéza pektinů je prostudována méně a některé enzymy podílející se na jejich syntéze jsou řazeny do rodiny GT8 (Y. Yin, Chen, Hahn, Mohnen, & Xu, 2010).



Obr. 7: Fylogenetický strom celulózasyntáz a celulózasyntázám podobných genových rodin vyšších rostlin (rodina GT2) (Fincher, 2009).

3.2 Celulózasyntáza a její struktura

U rostlin je celulóza syntetizována velkým, na plazmatickou membránu vázaným komplexem, který je znám jako celulózasyntázový komplex, (celulose synthase komplex, CSC). Předpokládá se, že tyto komplexy jsou tvořeny 36 různými celulózasyntázovými proteiny (CesA). Šest těchto CesA proteinů vytváří jeden CesA komplex a šest těchto CesA komplexů vytváří jeden CSC (obrázek 8) (Persson et al., 2007). Tento počet CesA je však zpochybňován několika studiemi, podle kterých jsou celulózové řetězce složeny z 18 až 24 mikrofibril, a tudíž by i CSC měl mít 18 až 24 CesA podjednotek (Turner & Kumar, 2018a). Je však možné, že celulózové řetězce nemusí vytvářet všechny jednotky CesA komplexu (Turner & Kumar, 2018b).



Obr. 8: Zobrazení celulózasyntázového komplexu a jeho podjednotek (Cosgrove, 2005)

V genom modelové rostliny *Arabidopsis thaliana* je detekováno 10 genů CesA proteinů (Persson et al., 2007). Dle dostupných dat se předpokládá, že v jednotlivých CSC jsou tyto proteiny zastoupeny v poměru 1:1:1. Komplexy pro syntézu primární buněčné stěny obsahují proteiny CesA1, CesA2 a CesA6 a komplexy pro sekundární buněčnou stěnu CesA4, CesA7 a CesA8 (Turner & Kumar, 2018b). CesA6 na své pozici může být nahrazen funkčně redundantními proteiny, jako jsou CesA2, CesA5 a CesA9 (Desprez et al., 2007; Persson et al., 2007).

CesA proteiny jsou pravděpodobně syntetizovány v endoplazmatickém retikulu, stejně jako ostatní proteiny sekreční dráhy, a v endoplazmatickém retikulu a Golgiho aparátu jsou dále modifikovány. Podle dnešních výzkumů se domníváme, že CesA jsou sestavovány do CSC již v ER nebo v Golgiho aparátu (Mcfarlane & Anett, 2014). Když jsou CSC sestaveny, jsou směřovány na plazmatickou membránu. S velkou pravděpodobností jsou transportovány z trans-Golgi sítě (TGN) ve vezikulárních kompartmentech, které nazýváme Microtubule-Associated Cellulose Synthase Compartments, zkráceně MASCs (obrázek 9) (Faris Crowell et al., 2009). Tyto MASCs vezikuly se k plazmatické membráně dostávají pomocí cytoskeletu a splynou s membránou v blízkosti kortikálních mikrotubulů (Mcfarlane & Anett, 2014; Turner & Kumar, 2018b). Je nutné podotknout, že tyto informace byly získány během výzkumu hypokotylových epidermálních buněk a nemusí být reprezentativní pro všechny typy buněk (Mcfarlane & Anett, 2014).

Po vložení komplexu do membrány se CSC nejdříve začne pohybovat nepravidelně a poté se komplex zastaví a ve stabilní poloze setrvá po dobu 62 ± 23 s. Zatím není známo, proč se tak děje, ale předpokládá se, že se buď jedná o dobu, kdy se CSC dodaný na membránu stabilizuje, anebo CesA podjednotky nově dodaného komplexu ještě nejsou schopny syntetizovat dostatek celulózy pro vytvoření pohybu (Gutierrez, Lindeboom, Paredez, Emons, & Ehrhardt, 2009).

Během doby ve stabilní poloze se CesA zatím neznámým mechanismem aktivují a začínají syntetizovat celulózové mikrofibrily do buněčné stěny, ve které jsou zapletené do ostatních polymerů v ní obsažených a nemohou se již dále hýbat (Turner & Kumar, 2018b).

Syntetizovaná celulóza tak odtlačuje celý CSC, který se tím pohybuje v plazmatické membráně (Turner & Kumar, 2018a) podél mikrotubulů (Paredez, Somerville, & Ehrhardt, 2006). Rychlost pohybu je přibližně 300 až 350 nm za minutu (Paredez et al., 2006). Rychlost komplexu ale závisí i na dalších okolnostech, jako je okolní teplota, která mění tuhost membrány. S narůstající teplotou se tuhost membrány zmenšuje a komplex je rychlejší. (Diotallevi & Mulder, 2007).

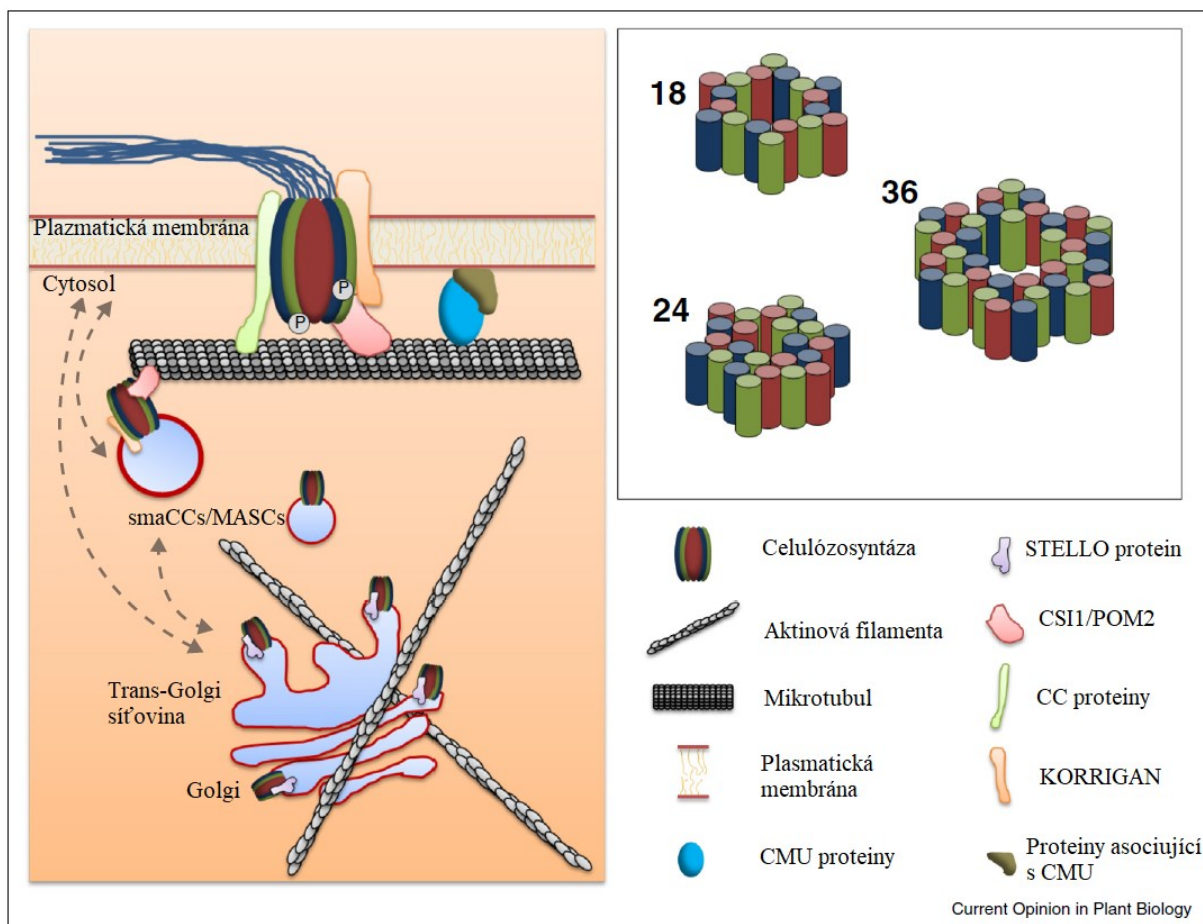
Množství a délku celulóзовých mikro fibril dále ovlivňuje fosforylace CSC. Předpokládá se totiž, že mikrotubuly mají s CSC postranní interakce, čímž vznikají dvě lineární řady CSC, jedna na každé straně mikrotubulu. Tyto řady komplexů se vůči sobě pohybují opačným směrem. Kterým směrem se CSC bude pohybovat, záleží na jeho polarizaci vůči mikrotubulu. Polarizace se však může měnit fosforylací komplexu, čímž dochází k ovlivnění množství CSC syntetizujících celulózu ve stejném či opačném směru, a tímto způsobem může buňka regulovat expanzi buněčné stěny. Tato hypotéza je podpořena pokusem, při kterém byl studován rostlinný mutant *Arabidopsis thaliana* s problémem fosforylovat CSC, což u něj způsobuje nerovnoměrný pohyb komplexu v obou směrech. Pokud u vzorků odstraníme mikrotubuly působením látky oryzalin, rozdíly v obousměrném pohybu CSC zmizí, protože už směr jejich pohybu není ovlivňován jejich polarizací (Chen, Ehrhardt, & Somerville, 2010).

Rychlost CSC může ovlivňovat i jejich asociace s kortikálními mikrotubuly. Interakci mikrotubulů a CSC zajišťuje protein Cellulose Synthase Interacting (CSI1), někdy nazývaný POM2 podle označení mutace, na které byla poprvé pozorována funkce tohoto proteinu. Tento protein nejspíše přispívá mimo jiné k pohybu CSC. (Turner & Kumar, 2018b). CSI protein se složí do dlouhé, smyčce podobné struktury, ve které N a C terminálními konci interaguje s mikrotubuly, zatímco centrální smyčka interaguje s CSC, aby vytvořila vazbu mezi CSC a mikrotubuly (Lei et al., 2015).

Dalšími proteiny, které asociují s mikrotubuly a ovlivňují CSC, jsou Cellulose Synthase-Microtubule Uncoupling (CMU). Rozmístění těchto proteinů je napevno dané podél mikrotubulů. CMU zajišťují hladké a plynulé odpojení CSC od mikrotubulu během pohybu CSC v nesprávném směru, aby nenastal příliš velký tah na mikrotubul. CSC se poté může k mikrotubulu znovu správně připojit (Liu et al., 2016).

V neposlední řadě jsou pro asociaci CesA a mikrotubulů důležité proteiny Companion of Cellulose Synthase 1 až 4 (CC1-4). Tyto proteiny interagují svojí C-terminální doménou s CesA a svojí N- koncovou doménou se váží na mikrotubuly. Co je ovšem na tomto proteinu zajímavé je to, že chrání CSC komplex při solném stresu. Po vystavení tomuto stresu mikrotubuly depolymerují a CSC se přemístí z plasmatické membrány do váčků MASCs. Cytosolická N-koncová část CC proteinu, který je stále připojen k CSC, vytváří nejspíš ve spolupráci s dalšími proteiny krátké části mikrotubulů tolerantních vůči soli. Po ukončení solného stresu a znovuvytvoření mikrotubulů se CSC vrací opět do plasmatické membrány a syntéza celulózy může pokračovat (Endler et al., 2015).

Po ukončení funkčnosti CSC je potřeba CSC odstranit z membrány, aby nové komplexy mohly začít syntézu dalších celulózových mikrofibril. O procesech, které při tom probíhají, toho není zatím moc známo. Předpokládá se, že to znamená zastavení komplexu, odštěpení celulózových řetězců od CSC a vnoření celého komplexu dovnitř buňky, které má nejspíše na svědomí endocytóza zprostředkovaná klatrinem (clathrin-mediated endocytosis, CME) (Turner & Kumar, 2018b).



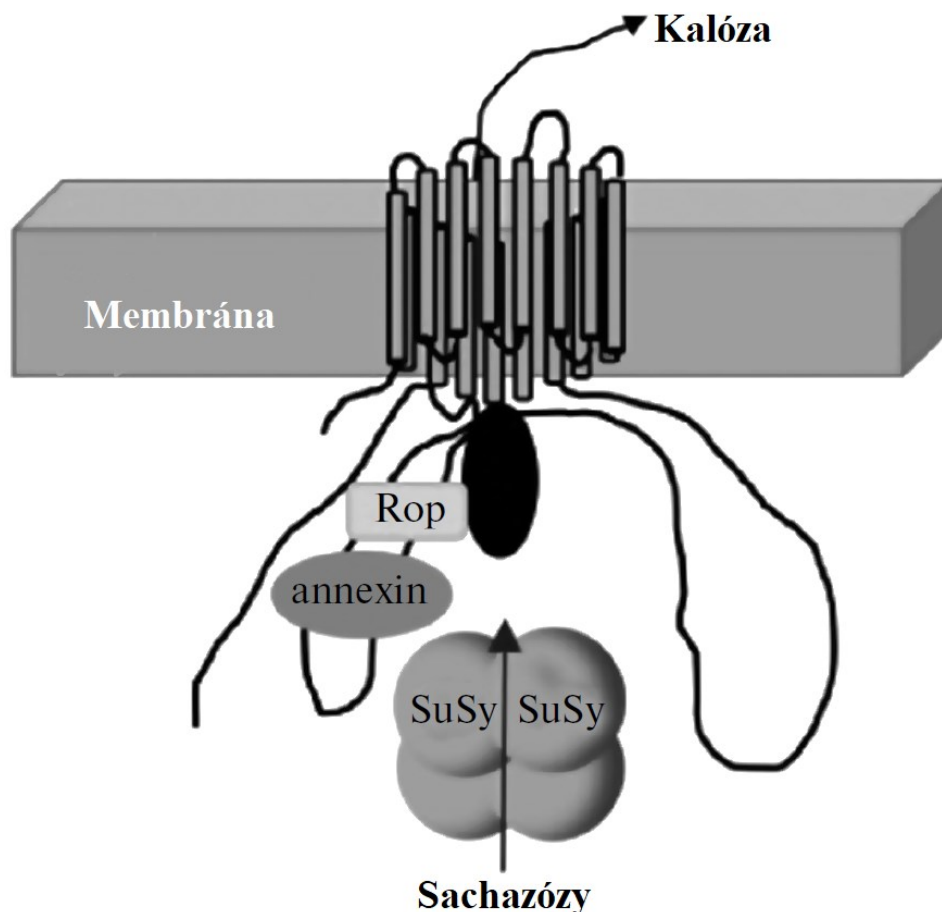
Obr. 9: V levé části obrázku vidíme schematické zobrazení transportu celulózasyntázového komplexu z Golgiho aparátu na plasmatickou membránu. V pravé části obrázku vidíme schematické zobrazení celulózasyntázového komplexu o tradičním počtu 36 CesA, ale i o spekulovaném počtu 18 a 24 CesA (Hanak, Persson, & Voigt, 2016)

3.3 Kalózasyntáza a její struktura

V průběhu vývoje je v rostlině kalóza syntetizovaná na mnoha speciálních místech a také jako reakce na biotický a abiotický stres. Mechanismy, jak je kalóza syntetizovaná v odpovědi na různé signály na různých místech, nám nejsou prozatím známy. (Verma & Hong, 2001).

Kalóza je syntetizována enzymem kalózasyntáza (callose synthase, CalS) a *Arabidopsis thaliana* má 12 genů kódujících tyto enzymy. V některých publikacích se pro označení těchto proteinů používá též název Glucan synthase-like (GSL) (Richmond & Somerville, 2000).

CalS geny dělíme do dvou skupin. Do první skupiny spadají geny AtCalS1, AtCalS5, AtCalS9, AtCalS10 a AtCalS11, které se podílejí na syntéze kalózy během buněčného dělení a zrání pylu. Druhá skupina pak obsahuje geny AtCalS3, AtCalS7 a AtCalS12, podílející se na syntéze kalózy při vytváření oporných struktur buněčné stěny a vytváření bariér. Funkce zbývajících čtyř genů AtCalS2, AtCalS4, AtCalS6 a AtCalS8 je zatím stále neznámá (Ellinger & Voigt, 2014).



Obr. 10: Schematický model kalóza-syntázového komplexu (Nedukha, 2015).

Všechny CalS proteiny *Arabidopsis thaliana* mají několik transmembránových helixů. Kupříkladu CalS5 má těchto helixů 16. Ty jsou lokalizovány ve dvou skupinách v blízkosti N-terminální a C-terminální domény a mezi sebou vytvářejí velkou hydrofilní centrální smyčku. Tato smyčka obsahuje doménu, která váže vápník a $\beta(1,3)$ -glukan-syntázu. Stavba ostatních CalS je podobná Cas15 (Dong, Hong, Sivaramakrishnan, Mahfouz, & Verma, 2005).

Dalšími složkami, které patří do tohoto enzymatického komplexu, jsou UDP-glukosyltransferáza (UGT1) a sacharózo-syntáza (SuSy), které buňce zajišťují UDP-glukózu pro syntézu kalózy, a součástí komplexu je také signální protein ROP1 (obrázek 10) (Verma & Hong, 2001).

Syntéza kalózy probíhá na specializovaných místech. Je nezbytná pro vývoj, zrání pylu a jeho životaschopnost. Kalóza syntetizovaná izoformami AtCalS11 a AtCalS12 zajišťuje oddělení tetrad a zrání pylových zrn (Enns, Kanaoka, Torii, Comai, & Cleland, 2005).

Pokud je syntéza kalózy zahájena v reakci na stres z napadení nebo zranění, uplatňuje se kalózasyntáza AtCalS12. Tato CalS syntetizuje kalózu do papil, zesílených míst buněčné stěny, které jsou v místech napadení patogenem nebo zranění (Jacobs et al., 2003). Kalózasyntázy AtCalS1 a AtCalS10 mají důležitou roli při tvorbě střední lamely a společně s AtCalS3 a AtCalS10 přispívají k ukládání kalózy v plazmodesmech (Sevilem, Miyashima, & Helariutta, 2013).

Regulace syntézy kalózy je regulovaná víceúrovňová. Zdá se, že může být syntéza CalS regulována na transkripční úrovni, avšak systém regulace nám není dosud znám (Ellinger & Voigt, 2014).

Dále může být CalS regulována post-translačně fosforylací. Nicméně fosfatáza (nebo kináza), která by fosforylací regulovala syntézu CalS v odpovědi na stres nebo část vývoje nebyla objevena (Ellinger & Voigt, 2014).

CalS jsou se vši pravděpodobností syntetizovány v endoplasmatickém retikulu, odkud jsou díky TGN transportovány na plasmatickou membránu (Cai, Faleri, Casino, Emons, & Cresti, 2011). Zde Golgiho váčky obsahující CalS splynou s plasmatickou membránou pomocí procesů, které zprostředkovávají mikrotubuly a CalS začne se syntézou kalózy. Když přestane být enzym CalS potřeba, je z membrány endocytózou vyjmut a posléze recyklován. Tyto děje byly zatím pozorovány pouze u pylových láček tabáku, ale předpokládá se, že u buněk budou velice podobné (Cai et al., 2011).

3.4 Pektin a jeho syntéza

Protože jsou struktury jednotlivých pektinů velice složité, předpokládá se, že je na jejich syntézu potřeba přibližně 67 různých enzymatických aktivit glykosyltransferáz, metyltransferáz a acetyltransferáz (Harholt, Suttangkakul, & Vibe Scheller, 2010). Podle současných informací se pektiny syntetizují v lumen Golgiho aparátu pomocí membránově vázaných nebo asociovaných GT, které přenášejí glykosylové zbytky z cukrů aktivovaných

vazbou na nukleotid na polysacharidové nebo oligosacharidové akceptory (Cumming et al., 2005). Předpokládá se, že GT účastníci se syntézy se sdružují v komplexy, avšak pro potvrzení stále chybí data. Jediným důkazem potvrzujícím tuto hypotézu jsou enzymy galakturonosyltransferáza 1 a 7, které spolu tvoří komplex při syntéze homogalacturonanu (Mohnen, 2008).

Syntéza pektinu probíhá v mnoha částech Golgiho aparátu při procesech, které zahrnují kompartmentaci specifických biosyntetických enzymů, které tak konstruují stále komplexnější pektinové polysacharidy přes cis, mediální a trans Golgiho cisterny (Nebenführ & Staehelin, 2001). Některé glykosylové zbytky jsou během syntézy modifikovány methyltransferázami katalyzovanou esterifikací nebo O-methylací, a nebo acetyltransferázami katalyzovanou acetylací. U *Chenopodiaceae* byla pozorována ferulace, která je řízena feruloyltransferázami (Harholt, Suttangkakul, & Vibe Scheller, 2010). Předpokládá se, že substrátem pro tyto modifikace jsou S-adenosylmethioniny (SAM), acetylCoA a feruloylCoA (Ibar & Orellana, 2007). Tyto substráty jsou pravděpodobně transportovány z cytosolu do Golgiho aparátu přes membránové transportéry (Pelloux, Rustérucchi, & Mellerowicz, 2007).

Z Golgiho aparátu jsou pektiny po dokončení syntézy transportovány k plazmatické membráně a do buněčné stěny pomocí membránových váčků, pravděpodobně podél aktinových filament za pomoci myozinových motorů (Mohnen, 2008; Oa et al., 2010).

3.4.1 Homogalakturonan (HG)

Syntéza HG v in vitro podmínkách je již dlouho popsána, avšak identifikace biosyntetické enzymy pektinu v buňkách byla velmi obtížná (Doong & Mohnen, 1998). Aktivita in vitro naznačila, že endogenní α -1,4-GalA transferáza přenáší GalA zbytky na neredukující konec rostoucího HG řetězce (Scheller, Doong, Ridley, & Mohnen, 1999). Prvním identifikovaným enzymem je galakturonosyltransferáza 1 (GAUT1), u kterého se předpokládá, že je to membránový protein typu II, tedy protein s hlavní globulární doménou uvnitř lumen Golgiho aparátu a s jedním N-koncovým transmembránovým helixem. GAUT1 je schopná syntetizovat kyselinu polygalakturonovou a v podmínkách in vivo tvoří komplex s galakturonosyltransferázou 7 (GUAT7) (Mohnen, 2008). Dále se předpokládá, že na syntéze redukujícího koncového oligosacharidu se podílí GUAT12 (Pena et al., 2007).

3.4.2 Rhamnogalakturonan I (RGI)

RGI je relativně hojně zastoupený polysacharid, nacházející se na Golgiho vezikulech. RGI se chová jako mutáza (mění polohu fosfátové skupiny v molekule), protože heterologně exprimovaný rýžový protein měl jasnou aktivitu UDP-arabinomutázy, ale předpokládá se, že může mít i další funkce (KONISHI et al., 2010). I když je syntéza arabinanu a galaktanu značně studovaná, ví se jen velice málo o specifických GT, které se účastní syntézy RGI. Pouze dvě GT byly identifikovány jako účastníci syntézy RGI. Jedná se o protein Arabinan Deficient 1 (ARAD1) a Xylogalakturonan Deficient 1 (XGD1) (Jensen et al., 2008). Podle lokalizačních studií fluorescenčně fúzních proteinů se zřejmě jedná o membránové proteiny typu II, protože byly lokalizované v Golgiho aparátu (Jensen et al., 2008).

3.4.3 Rhamnogalakturonan II (RGII)

Syntéza RGII zatím nebyla moc studována. Proteiny, u kterých byla zjištěna účast na syntéze RGII, mají α -1,3-xylosyltransferázovou aktivitu a mohou přenášet xylózu z uridin-difosforyláty (UDP-Xyl) na fukózu. Tato glykosidová vazba se vyskytuje pouze u RGII, a to indikuje úlohu těchto proteinů při syntéze pektinů (Egelund et al., 2008). Předpokládá se, že na syntézu RGII je potřeba veliké množství GT, protože RGII mají unikátní cukerné vazby a složitou strukturu, avšak žádný z těchto GT nebyl zatím identifikován (Harholt, Suttangkakul, & Vibe Scheller, 2010).

3.5 Hemicelulóza a její syntéza

3.5.1 Manany

Manany jsou syntetizovány z aktivovaných cukrů s vázaným nukleotidem stejně jako ostatní polysacharidy buněčné stěny rostlin. Tyto nukleotidové cukry jsou produkovány GDP-manózou, GDP-glukózou a UDP-galaktosou (Liepman, Wilkerson, & Keegstra, 2005). V Golgiho aparátu jsou tyto cukry zpracovány vysoce specifickými GT, které umožňují tvorbu specifických vazeb mezi monomery (Breton, Lenka, Jeanneau, Ko, & Imberty, 2006). První taková syntáza byla objevena u guarových semen. Jednalo se o β -manan syntázu (ManS), spadající do skupiny proteinů podobných celulózasyntázám A (CslA) z GT2 rodiny (Dhugga et al., 2004).

3.5.2 Xylan

Oproti jiným hemicelulózám se u xylanů zatím nepodařilo prokázat, že v jejich syntéze hraje celulózasyntézám podobné GT nějakou roli. Avšak několik GT z rodin GT8, GT43 a GT48 se podílejí na vytváření xylanu (Brown et al., 2007). Jednou z těchto GT je PARVUS, který je výjimečný svojí lokalizací jak v Golgiho aparátu, tak i v endoplasmatickém retikulu (Lee et al., 2007).

3.5.3 Xyloglukan

U xyloglukanů se předpokládá, že jejich glukonová kostra je syntetizovaná jedním nebo vícero enzymy celulózasyntézám podobné rodiny C (CslC) (Cocuron et al., 2007). Jeden ze členů CslC, přesněji AtCSLC4, byl lokalizován do Golgiho aparátu, kde se předpokládá, že jeho katalytická doména je umístěna na cytosolické straně Golgi membrány zpracovávající UDP-glukózu (Davis, Brandizzi, Liepman, Keegstra, & Lansing, 2010). Během syntézy xyloglukanů je vznikající glukonový řetězec veden do lumen Golgiho aparátu multi-membránovou doménou, která obsahuje CslC a kde je řetěz ovlivňován xylosyltransferázou (Davis et al., 2010).

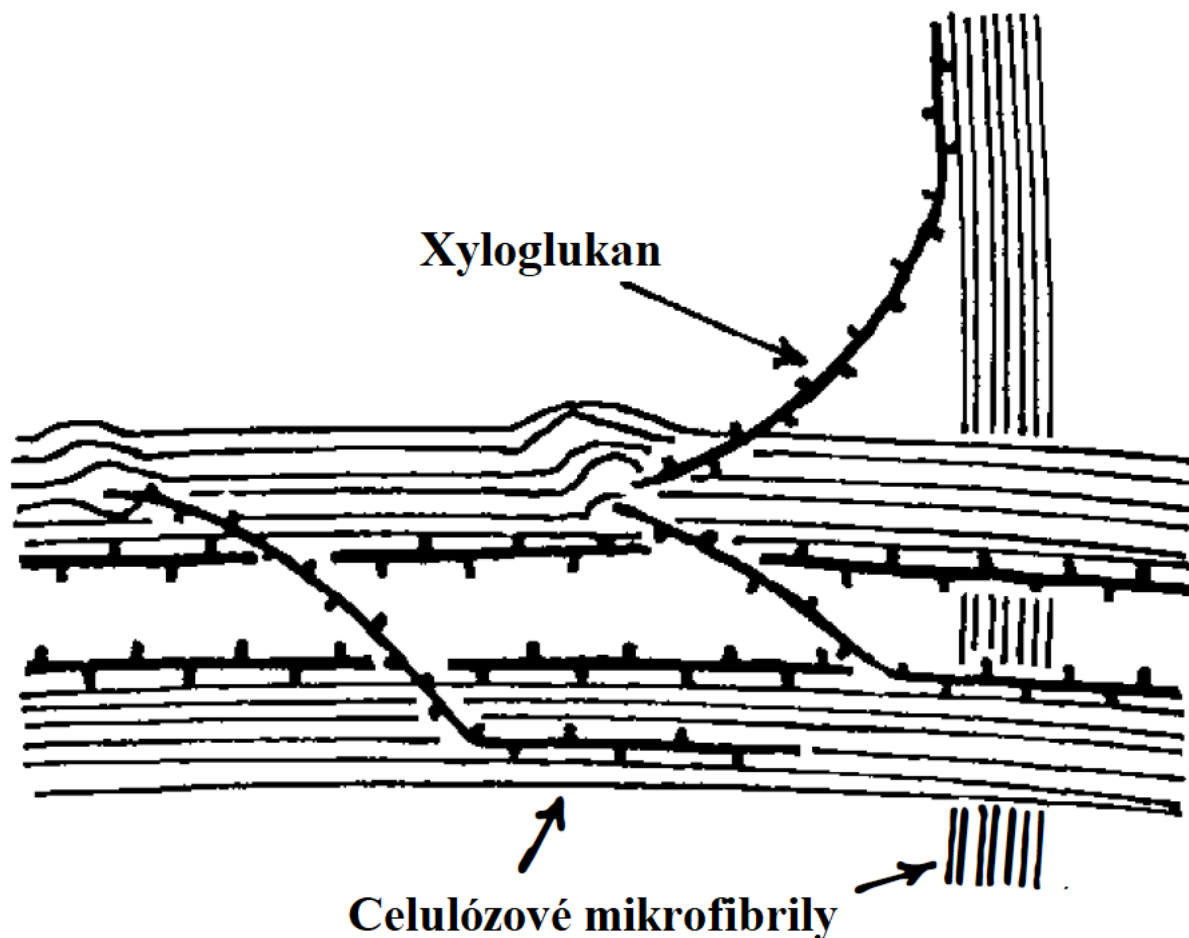
3.6 Syntéza proteinů buněčné stěny

Proteosyntéza CWP probíhá podle modelu eukaryotické syntézy proteinů, tedy transkripce v jádře z DNA do mRNA a translace mRNA na proteiny v drsném ER. Odtud jsou proteiny sekreční dráhou transportovány z ER do Golgiho aparátu, kde jsou sbaleny do vezikulů a transportovány dále do buněčné stěny a extracelulární matrix. Avšak je možné, že zde funguje i neklasická sekreční dráha nezávislá na ER- Golgi síti, protože transport některých CWP není ovlivněn inhibitory klasické sekreční dráhy (Jamet et al., 2008; Tanudji, 2002).

4) Interakce mezi složkami buněčné stěny

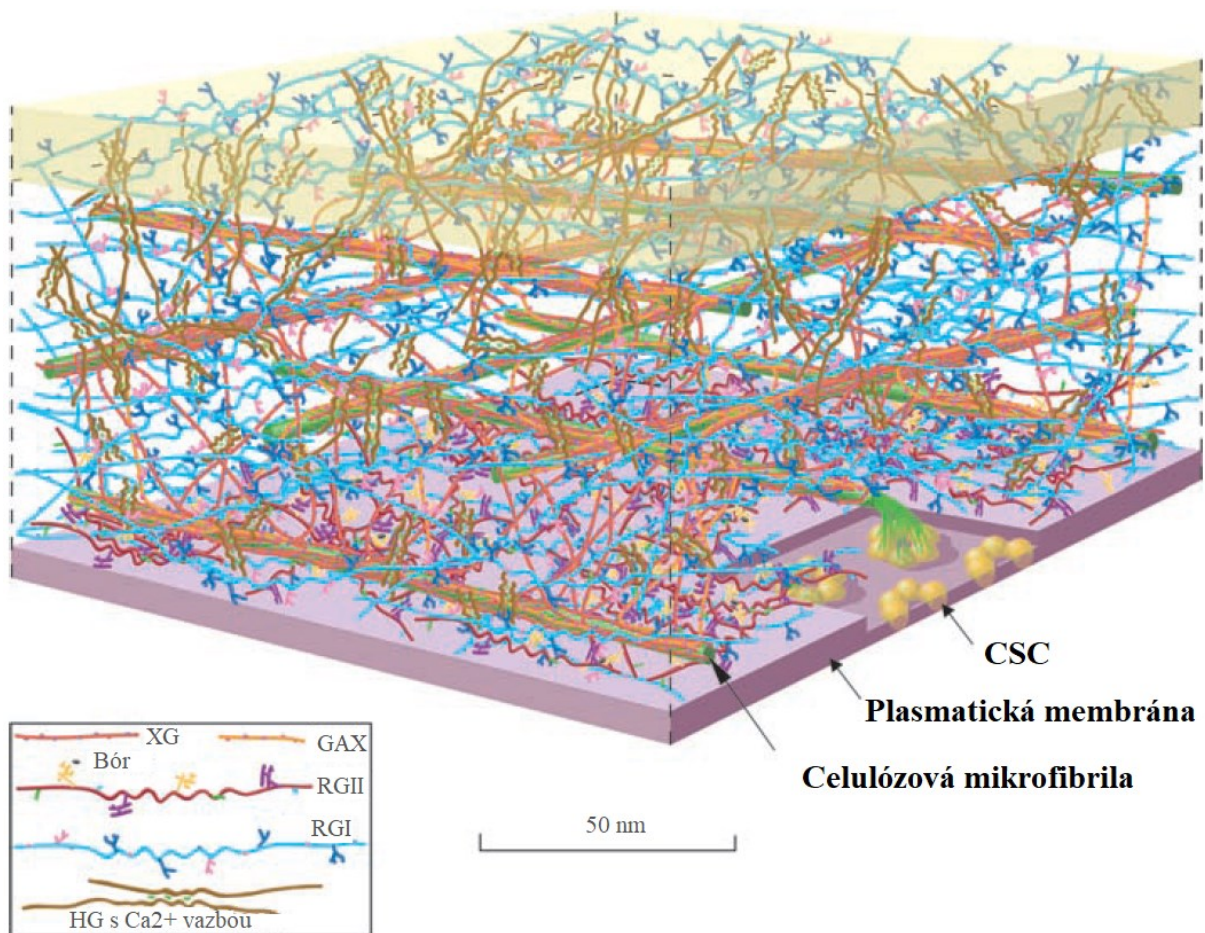
Xyloglukan (Xyg), jako nejhojnější hemicelulóza v buněčné stěně, vytváří vodíkové vazby podél celulózových mikrofibril, a tím vytváří zesílení mezi jednotlivými mikrofibrilami (obrázek 11). Existují dva modely, které toto zesílení popisují. První předpokládá, že xyloglukanové řetězce přímo spojují dvě nebo více mikrofibrily, pokud jsou do nich vloženy během krystalizace mikrofibril. Druhý naproti tomu předpokládá, že xyloglukany se

kovalentně vážou na pektiny a spojují tak mikrofibrily nepřímo přes síť pektinových polysacharidů (Hayashi, 1989).



Obr. 11: Schematické znázornění vazby mezi xyloglukanem a celulózu (Hayashi, 1989).

Data z in vitro párování xyloglukanu a mikrofibril, experimentů s enzymovým štěpením a z mikroskopických vizualizací podporují první z těchto dvou modelů, kde mikrofibrily a xyloglucany tvoří síť, která je vložena do pektinové matrix (Pauly, Albersheim, Darvill, & York, 1999; Yuan, 2002).



Obr. 12: Model buněčné stěny listu *Arabidopsis* a polysacharidů, které obsahuje. Množství jednotlivých polysacharidů je zobrazeno k poměru celulózy. Množství celulózy bylo sníženo pro lepší zřetelnost (Somerville et al., 2004).

Pektinová matrix je tvořená jednotlivými pektinovými doménami, které jsou mezi sebou kovalentně vázané a vytvářejí tak onu makromolekulární matrix, ve které slouží rhamnogalakturonan I jako páteř, na kterou se podobně jako větve napojují další pektinové domény (Vincken, 2003). Homogalakturonan vytváří tuhé gely prostřednictvím Ca²⁺ a karboxylových skupin a rhamnogalakturonan II tvoří bor-diesterovou vazbou dimery (obrázek 12) (Cosgrove, 2005). Pokud je xyloglukanu ve stěně málo, se vší pravděpodobností přebírají jeho zesilující funkci pektiny a arabinoxylany (Zykwinska, 2005).

Závěr

Syntéza buněčné stěny rostlin je velmi složitý a pro rostlinu životně důležitý proces. Bez buněčné stěny nemůže rostlinná buňka v přírodě v podstatě existovat. Udává buňce tvar, velikost a do jisté míry i specializaci dané buňky, tvoří oporu a ochranu rostlinné buňce i celé rostlině. Existovat bez ní nemůžeme ani my. Jsou do ní ukládány produkty fotosyntézy a stojí na začátku celého potravního řetězce. I uhlí a ropa jsou hlavně buněčné stěny rostlin. Z těchto a mnoha dalších důvodů je potřeba rozšiřovat naše znalosti o rostlinné buněčné stěně, od její syntézy, přes složení, po funkce a vše mezi tím. Avšak buněčná stěna rostlin se dá jen obtížně zkoumat, protože se jedná o kompozitní materiál a jednotlivé složky buněčné stěny se jen velice těžce dají z buněčné stěny izolovat. V poslední době nám však mnoho nových poznatků prozrazuje zkoumání rostlinných mutantů, u kterých můžeme pozorovat funkce jednotlivých proteinů účastnících se formování buněčné stěny rostlin bez potřeby jejich izolace. Z toho důvodu dnes máme o buněčné stěně a celkově o rostlinách více a více poznatků.

Seznam použitých zkratk:

(At)CalS – (*Arabidopsis thaliana*) Callose synthase = kalózasyntáza

ARAD – Arabinan Deficient

Asp = aspartik

CME – Clathrin-mediated endocytosis = klatrinem zprostředkovaná endocytóza

CMU – Cellulose synthase-microtubule uncoupling =

CC – Companion of cellulose synthase =

CSI – Cellulose synthase interacting =

CSC – Cellulose-synthase complex = celulózasyntázový komplex

CesA – Cellulose-synthase = celulózasyntázový enzym A

Csl – cellulose synthase-like = celulózasyntázám podobné

CWP – Cell wall protein = Proteiny buněčné stěny

Cys = cystein

ER = endoplasmatické retikulum

Fuc = fukóza

GA = Golgiho aparát

GalA – Galacturonic acid = Galakturonová kyselina

GAUT = Galakturonosyltransferáza

GDP – Guanosine diphosphate

GH = glykosidové hydrolázy

GT = glykosyltransferáza

HG = Homogalakturonan

ManS – β -mannan syntézu

MASCs – Microtubule-associated cellulose synthase compartments = vezikulární kompartmenty

RGI = Rhamnogalakturonan I

RGII = Rhamnogalakturonan II

SAM – S-adenosylmethionin

Ser = serin

SuSy = sacharózo-syntáza

TGN – trans Golgi network = Golgiho síť

UDP – Uridine diphosphate

UGT – UDP-glukosyl-transferáza

XGD – Xylogalakturonan Deficient

XyG = Xyloglukan

XYL – Xylan

Seznam použité literatury

- Breton, C., Lenka, Š., Jeanneau, C., Ko, J., & Imberty, A. (2006). *Structures and mechanisms of glycosyltransferases*. *16*(2), 29–37. <https://doi.org/10.1093/glycob/cwj016>
- Brown, D. M., Goubet, F., Wong, V. W., Goodacre, R., Stephens, E., Dupree, P., & Turner, S. R. (2007). *Comparison of five xylan synthesis mutants reveals new insight into the mechanisms of xylan synthesis*. 1154–1168. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03307.x>
- Burton, R. A., Gidley, M. J., & Fincher, G. B. (2010). Heterogeneity in the chemistry, structure and function of plant cell walls. *Nature Chemical Biology*, *6*(10), 724–732. <https://doi.org/10.1038/nchembio.439>
- Cai, G., Faleri, C., Casino, C. Del, Emons, A. M. C., & Cresti, M. (2011). *Distribution of Callose Synthase, Cellulose Synthase, and Sucrose Synthase in Tobacco Pollen Tube Is Controlled in Dissimilar Ways by Actin Filaments and Microtubules I [W]*. *155*(March), 1169–1190. <https://doi.org/10.1104/pp.110.171371>
- Cantu, D., Vicente, A. R., Labavitch, J. M., Bennett, A. B., & Powell, A. L. T. (2008). *Strangers in the matrix: plant cell walls and pathogen susceptibility*. (September). <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.09.002>
- Chen, S., Ehrhardt, D. W., & Somerville, C. R. (2010). *Mutations of cellulose synthase (CESA1) phosphorylation sites modulate anisotropic cell expansion and bidirectional mobility of cellulose synthase*. *107*(40). <https://doi.org/10.1073/pnas.1012348107>
- Cocuron, J., Lerouxel, O., Drakakaki, G., Alonso, A. P., Liepman, A. H., Keegstra, K., ... Wilkerson, C. G. (2007). *A gene from the cellulose synthase-like C family encodes a β -1,4 glucan synthase*.
- Cosgrove, D. J. (2005). Growth of the plant cell wall. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, *6*(11), 850–861. <https://doi.org/10.1038/nrm1746>

- Costa, G., & Plazanet, I. (2016). Plant Cell Wall, a Challenge for Its Characterisation. *Advances in Biological Chemistry*, 06(03), 70–105.
<https://doi.org/10.4236/abc.2016.63008>
- Cumming, C. M., Rizkallah, H. D., McKendrick, K. A., Abdel-Massih, R. M., Baydoun, E. A. H., & Brett, C. T. (2005). Biosynthesis and cell-wall deposition of a pectin-xyloglucan complex in pea. *Planta*, 222(3), 546–555. <https://doi.org/10.1007/s00425-005-1560-2>
- Davis, J., Brandizzi, F., Liepman, A. H., Keegstra, K., & Lansing, E. (2010). *Arabidopsis* mannan synthase *CSLA9* and glucan synthase *CSLC4* have opposite orientations in the Golgi membrane. 1028–1037. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04392.x>
- Desprez, T., Juraniec, M., Crowell, E. F., Jouy, H., Pochylova, Z., Parcy, F., ... Vernhettes, S. (2007). Organization of cellulose synthase complexes involved in primary cell wall synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(39), 15572–15577.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0706569104>
- Dhugga, K. S., Barreiro, R., Whitten, B., Stecca, K., Hazebroek, J., Randhawa, G. S., ... Anderson, P. (2004). *Guar Seed* \square -Mannan Synthase Is a Member of the Cellulose Synthase Super Gene Family. 303(January), 363–367.
- Diotallevi, F., & Mulder, B. (2007). The Cellulose Synthase Complex : A Polymerization Driven Supramolecular Motor. *Biophysical Journal*, 92(8), 2666–2673.
<https://doi.org/10.1529/biophysj.106.099473>
- Domozych, D. S., Ciancia, M., Fangel, J. U., Mikkelsen, M. D., Ulvskov, P., & Willats, W. G. T. (2012). The Cell Walls of Green Algae: A Journey through Evolution and Diversity. *Frontiers in Plant Science*, 3(May), 82.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00082>
- Dong, X., Hong, Z., Sivaramakrishnan, M., Mahfouz, M., & Verma, D. P. S. (2005). *Callose synthase (Cals5) is required for exine formation during microgametogenesis and for pollen viability in Arabidopsis*. 315–328. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02379.x>
- Doong, R. Lou, & Mohnen, D. (1998). Solubilization and characterization of a galacturonosyltransferase that synthesizes the pectic polysaccharide homogalacturonan.

- Plant Journal*, 13(3), 363–374. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1998.00042.x>
- Egelund, J., Damager, I., Faber, K., Olsen, C. E., Ulvskov, P., & Petersen, B. L. (2008). Functional characterisation of a putative rhamnogalacturonan II specific xylosyltransferase. *FEBS Letters*, 582(21–22), 3217–3222. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2008.08.015>
- Ellinger, D., & Voigt, C. A. (2014). *Callose biosynthesis in arabidopsis with a focus on pathogen response : what we have learned within the last decade*. 1349–1358. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu120>
- Endler, A., Kesten, C., Schneider, R., Zhang, Y., Ivakov, A., Froehlich, A., ... Persson, S. (2015). A Mechanism for Sustained Cellulose Synthesis during Salt Stress. *Cell*, 162(6), 1353–1364. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.08.028>
- Enns, L. C., Kanaoka, M. M., Torii, K. U., Comai, L., & Cleland, R. E. (2005). *Two callose synthases , GSL1 and GSL5 , play an essential and redundant role in plant and pollen development and in fertility*. 333–349. <https://doi.org/10.1007/s11103-005-4526-7>
- Faris Crowell, E., Bischoff, V., Desprez, T., lia Rolland, A., Stierhof, Y.-D., Schumacher, K., ... Vernhettes, S. (2009). *Pausing of Golgi Bodies on Microtubules Regulates Secretion of Cellulose Synthase Complexes in Arabidopsis*. 21(April), 1141–1154. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.065334>
- Fincher, G. B. (2009). *Revolutionary Times in Our Understanding of Cell Wall Biosynthesis and Remodeling in the Grasses I*. 149(January), 27–37. <https://doi.org/10.1104/pp.108.130096>
- Gutierrez, R., Lindeboom, J. J., Paredez, A. R., Emons, A. M. C., & Ehrhardt, D. W. (2009). Arabidopsis cortical microtubules position cellulose synthase delivery to the plasma membrane and interact with cellulose synthase trafficking compartments. *Nature Publishing Group*, 11(7), 797–806. <https://doi.org/10.1038/ncb1886>
- Hanak, T., Persson, S., & Voigt, C. A. (2016). *ScienceDirect Cellulose and callose synthesis and organization in focus , what ' s new ?* 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.07.007>
- Harholt, J., Suttangkakul, A., & Scheller, H. V. (2010). *Biosynthesis of Pectin I*. 153(June),

384–395. <https://doi.org/10.1104/pp.110.156588>

Harholt, J., Suttangkakul, A., & Vibe Scheller, H. (2010). Biosynthesis of Pectin. *PLANT PHYSIOLOGY*, *153*(2), 384–395. <https://doi.org/10.1104/pp.110.156588>

Hayashi, T. (1989). Xyloglucans in the Primary Cell Wall. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, *40*(1), 139–168.
<https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.001035>

Hypocotyl, A., Peaucelle, A., & Wightman, R. (2015). *The Control of Growth Symmetry Breaking in the Report The Control of Growth Symmetry Breaking in the Arabidopsis Hypocotyl*. 1746–1752. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.05.022>

Ibar, C., & Orellana, A. (2007). The Import of S-Adenosylmethionine into the Golgi Apparatus Is Required for the Methylation of Homogalacturonan. *Plant Physiology*, *145*(2), 504–512. <https://doi.org/10.1104/pp.107.104679>

Jacobs, A. K., Lipka, V., Burton, R. A., Panstruga, R., Strizhov, N., Schulze-iefert, P., & Fincher, G. B. (2003). *An Arabidopsis Callose Synthase , GSL5 , Is Required for Wound and Papillary Callose Formation*. *15*(November), 2503–2513.
<https://doi.org/10.1105/tpc.016097.and>

Jamet, E., Albenne, C., Boudart, G., Irshad, M., Canut, H., & Pont-Lezica, R. (2008). Recent advances in plant cell wall proteomics. *Proteomics*, *8*(4), 893–908.
<https://doi.org/10.1002/pmic.200700938>

Jamet, E., Canut, H., Boudart, G., & Pont-Lezica, R. F. (2006). Cell wall proteins: A new insight through proteomics. *Trends in Plant Science*, *11*(1), 33–39.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.11.006>

Jensen, J. K., Sorensen, S. O., Harholt, J., Geshi, N., Sakuragi, Y., Moller, I., ... Scheller, H. V. (2008). Identification of a Xylogalacturonan Xylosyltransferase Involved in Pectin Biosynthesis in Arabidopsis. *The Plant Cell Online*, *20*(5), 1289–1302.
<https://doi.org/10.1105/tpc.107.050906>

KONISHI, T., MIYAZAKI, Y., YAMAKAWA, S., IWAI, H., SATOH, S., & ISHII, T. (2010). Purification and Biochemical Characterization of Recombinant Rice UDP-Arabinopyranose Mutase Generated in Insect Cells. *Bioscience, Biotechnology, and*

- Biochemistry*, 74(1), 191–194. <https://doi.org/10.1271/bbb.90619>
- Kqczkowski, J. (2003). *Structure , function and metabolism of plant cell wall and their functions*. 25(3), 287–305.
- Lampugnani, E. R., Khan, G. A., Somssich, M., & Persson, S. (2018). Building a plant cell wall at a glance. *Journal of Cell Science*, 131(2), jcs207373. <https://doi.org/10.1242/jcs.207373>
- Lee, C., Zhong, R., Richardson, E. A., Himmelsbach, D. S., Mcphail, B. T., & Ye, Z. (2007). *The PARVUS Gene is Expressed in Cells Undergoing Secondary Wall Thickening and is Essential for Glucuronoxylan Biosynthesis*. 48(12), 1659–1672. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcm155>
- Lei, L., Singh, A., Bashline, L., Li, S., Yingling, Y. G., & Gu, Y. (2015). CELLULOSE SYNTHASE INTERACTIVE1 Is Required for Fast Recycling of Cellulose Synthase Complexes to the Plasma Membrane in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 27(October), tpc.15.00442. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00442>
- Liepman, A. H., Wilkerson, C. G., & Keegstra, K. (2005). *Expression of cellulose synthase-like (Csl) genes in insect cells reveals that CslA family members encode mannan synthases*. 102(6).
- Liu, Z., Schneider, R., Kesten, C., Zhang, Y., Fernie, A. R., Persson, S., ... Fernie, A. R. (2016). Cellulose-Microtubule Uncoupling Proteins Prevent Lateral Displacement of Microtubules during Cellulose Synthesis in Arabidopsis Article Cellulose-Microtubule Uncoupling Proteins Prevent Lateral Displacement of Microtubules during Cellulose Synthesis in A. *Developmental Cell*, 38(3), 305–315. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2016.06.032>
- Mcfarlane, H. E., & Anett, D. (2014). *The Cell Biology of Cellulose Synthesis*.
- Mohnen, D. (2008). Pectin structure and biosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 11(3), 266–277. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.03.006>
- Nebenführ, A., & Staehelin, L. A. (2001). Mobile factories: Golgi dynamics in plant cells. *Trends in Plant Science*, 6(4), 160–167. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)01891-X](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)01891-X)
- Nedukha, O. M. (2015). *Callose : Localization , Functions , and Synthesis in Plant Cells*.

49(1), 49–57. <https://doi.org/10.3103/S0095452715010090>

Oa, S. G. F. W., Yin, Y., Chen, H., Hahn, M. G., Mohnen, D., & Xu, Y. (2010). *Evolution and Function of the Plant Cell Wall*. 153(August), 1729–1746.

<https://doi.org/10.1104/pp.110.154229>

Paredez, A. R., Somerville, C. R., & Ehrhardt, D. W. (2006). *Visualization of Cellulose Synthase Demonstrates Functional Association with Microtubules*. 312(June), 1491–1496.

Pauly, M., Albersheim, P., Darvill, A., & York, W. S. (1999). Molecular domains of the cellulose/xyloglucan network in the cell walls of higher plants. *Plant Journal*, 20(6), 629–639. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1999.00630.x>

Pauly, M., Gille, S., Liu, L., Mansoori, N., de Souza, A., Schultink, A., & Xiong, G. (2013). Hemicellulose biosynthesis. *Planta*, 238(4), 627–642. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1921-1>

Pauly, M., & Keegstra, K. (2008). *Cell-wall carbohydrates and their modification as a resource for biofuels*. 559–568. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03463.x>

Pelloux, J., Rustérucchi, C., & Mellerowicz, E. J. (2007). New insights into pectin methylesterase structure and function. *Trends in Plant Science*, 12(6), 267–277. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.04.001>

Pena, M. J., Zhong, R., Zhou, G.-K., Richardson, E. A., O'Neill, M. A., Darvill, A. G., ... Ye, Z.-H. (2007). Arabidopsis irregular xylem8 and irregular xylem9: Implications for the Complexity of Glucuronoxylan Biosynthesis. *The Plant Cell Online*, 19(2), 549–563. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.049320>

Persson, S., Paredez, A., Carroll, A., Palsdottir, H., Doblin, M., Poindexter, P., ... Somerville, C. R. (2007). Genetic evidence for three unique components in primary cell-wall cellulose synthase complexes in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(39), 15566–15571. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706592104>

Richmond, T. A., & Somerville, C. R. (2000). *The Cellulose Synthase Superfamily 1*. 94305, 495–498.

Scheible, W. R., & Pauly, M. (2004). Glycosyltransferases and cell wall biosynthesis: Novel

- players and insights. *Current Opinion in Plant Biology*, 7(3), 285–295.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.006>
- Scheller, H. V., Doong, R. Lou, Ridley, B. L., & Mohnen, D. (1999). Pectin biosynthesis: A solubilized α 1,4-galacturonosyltransferase from tobacco, catalyzes the transfer of galacturonic acid from UDP-galacturonic acid onto the non-reducing end of homogalacturonan. *Planta*, 207(4), 512–517. <https://doi.org/10.1007/s004250050511>
- Scheller, H. V., & Ulvskov, P. (2010). Hemicelluloses. *Annual Review of Plant Biology*, 61(1), 263–289. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112315>
- Sevilem, I., Miyashima, S., & Helariutta, Y. (2013). Cell-to-cell communication via plasmodesmata in vascular plants. *Cell Adhesion & Migration*, 7(1), 27–32.
<https://doi.org/10.4161/cam.22126>
- Smith, B. G., & Harris, P. J. (1999). *The polysaccharide composition of Poales cell walls : Poaceae cell walls are not unique.* 27.
- Somerville, C., Bauer, S., Brininstool, G., Facette, M., Hamann, T., Milne, J., ... Youngs, H. (2004). *R EVIEW Toward a Systems Approach to.* (December), 2206–2212.
- Takeda, T., Furuta, Y., Awano, T., Mizuno, K., Mitsuishi, Y., & Hayashi, T. (2002). *Suppression and acceleration of cell elongation by integration of xyloglucans in pea stem segments.*
- Tan, L., Eberhard, S., Pattathil, S., Warder, C., Glushka, J., Yuan, C., ... Mohnen, D. (2013a). *An Arabidopsis Cell Wall Proteoglycan Consists of Pectin and Arabinoxylan Covalently Linked to an Arabinogalactan Protein.* 25(January), 270–287.
<https://doi.org/10.1105/tpc.112.107334>
- Tan, L., Eberhard, S., Pattathil, S., Warder, C., Glushka, J., Yuan, C., ... Mohnen, D. (2013b). *An Arabidopsis Cell Wall Proteoglycan Consists of Pectin and Arabinoxylan Covalently Linked to an Arabinogalactan Protein.* *The Plant Cell*, 25(1), 270–287.
<https://doi.org/10.1105/tpc.112.107334>
- Tanudji, M. (2002). Improperly folded green fluorescent protein is secreted via a non-classical pathway. *Journal of Cell Science*, 115(19), 3849–3857. <https://doi.org/10.1242/jcs.00047>
- Turner, S., & Kumar, M. (2018a). Cellulose synthase complex organization and cellulose

- microfibril structure. *Philosophical Transactions. Series A, Mathematical, Physical, and Engineering Sciences*, 376(2112), 9–16. <https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0048>
- Turner, S., & Kumar, M. (2018b). Cellulose synthase complex organization and cellulose microfibril structure. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 376(2112), 20170048. <https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0048>
- Verbančič, J., Lunn, J. E., Stitt, M., & Persson, S. (2018). Carbon Supply and the Regulation of Cell Wall Synthesis. *Molecular Plant*, 11(1), 75–94. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.10.004>
- Verma, D. P. S., & Hong, Z. (2001). Plant callose synthase complexes. *Plant Molecular Biology*, 47(6), 693–701. <https://doi.org/10.1023/A:1013679111111>
- Vincken, J.-P. (2003). If Homogalacturonan Were a Side Chain of Rhamnogalacturonan I. Implications for Cell Wall Architecture. *Plant Physiology*, 132(4), 1781–1789. <https://doi.org/10.1104/pp.103.022350>
- Vogel, J. (2008). Unique aspects of the grass cell wall. *Current Opinion in Plant Biology*, 11(3), 301–307. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.03.002>
- Wang, T., Zabolina, O., & Hong, M. (2012). Pectin–Cellulose Interactions in the *Arabidopsis* Primary Cell Wall from Two-Dimensional Magic-Angle-Spinning Solid-State Nuclear Magnetic Resonance. *Biochemistry*, 51(49), 9846–9856. <https://doi.org/10.1021/bi3015532>
- Yin, Y., Chen, H., Hahn, M. G., Mohnen, D., & Xu, Y. (2010). Evolution and Function of the Plant Cell Wall Synthesis-Related Glycosyltransferase Family 8. *Plant Physiology*, 153(4), 1729–1746. <https://doi.org/10.1104/pp.110.154229>
- Yin, Yanbin, Huang, J., & Xu, Y. (2009). The cellulose synthase superfamily in fully sequenced plants and algae. *BMC Plant Biology*, 9, 99. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-9-99>
- Yuan, S. (2002). A Fungal Endoglucanase with Plant Cell Wall Extension Activity. *Plant Physiology*, 127(1), 324–333. <https://doi.org/10.1104/pp.127.1.324>
- Zhong, R., Cui, D., & Ye, Z. H. (2018). Secondary cell wall biosynthesis. *New Phytologist*,

1703–1723. <https://doi.org/10.1111/nph.15537>

Zykwinska, A. W. (2005). Evidence for In Vitro Binding of Pectin Side Chains to Cellulose.

PLANT PHYSIOLOGY, 139(1), 397–407. <https://doi.org/10.1104/pp.105.065912>