

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Ema Albrechtová

Vnímání teploty na buněčné a molekulární úrovni

Reception of temperature on the cellular and molecular level

Bakalářská práce

Vedoucí práce:
Mgr. Stanislav Vosolsobě, Ph.D.

Praha, 2022

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli Stanislavovi Vosolsobě za cenné připomínky a trpělivost při tvorbě mé bakalářské práce.

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, 1. 8. 2022

Ema Albrechtová

Abstrakt

Teplota ovlivňuje celou škálu procesů v rostlinné buňce. Přestože je teplotní odpověď rostlin relativně dobře známá, mechanismy podílející se na samotném vnímání změn teploty nejsou objasněny. Rostliny teplotu vnímají komplexně v celé buňce pomocí širokého spektra procesů a odpověď rostliny na změnu teploty je tak výsledkem integrace signálů z několika různých organel a úrovní buněčné complexity. Na mechanismu termosenzitivity u rostlin se podílí změna fyzikálních vlastností membrány, membránové proteiny, změna konformace proteinů, fotoreceptory, sekundární struktura RNA a DNA. V této práci jsou základní mechanismy vnímání teploty u rostlin shrnuty a dány do širšího kontextu buněčného metabolismu a evoluce.

Klíčová slova

vnímání teploty u rostlin, termosenzitivní role membrány, teplotní stres, fluidita membrány, teplotou indukované změny konformace proteinů, termosenzorická funkce DNA a RNA, cytoskelet

Abstract

Temperature is a key factor modulating a wide range of processes in the plant cell. While the signaling pathways that triggered temperature changes are described, the way plants sense temperature is not well understood. Plants perceive temperature changes by a complex network of processes and response to temperature change is regulated by signals from different organelles and cellular complexity levels. The main mechanisms taking part in temperature perception in plants are changes in physical membrane properties, membrane proteins, changes in protein conformation, photoreceptors, and secondary structure of RNA and DNA. My thesis is focused on these main mechanisms by which plants sense temperature and their context in cellular metabolism and evolution.

Keywords

plant temperature sensing, membrane heat stress response, heat stress, membrane fluidity, thermally induced conformational changes protein, DNA and RNA thermosensors, cytoskeleton

Obsah

1. Úvod	11
2. Vývojové procesy rostliny ovlivněné teplotou	12
2.1. Regulace kvetení	12
2.1.1. Fotoperiodická dráha	13
2.1.2. Termosenzorická dráha	13
2.1.3. Vernalizace	14
2.1.4. Endogenní faktory	14
3. Podíl membrány na termosenzitivitě	15
3.1. Stavba membrány	15
3.2. Fluidita membrány jako hlavní termosenzor	16
3.2.1. Zpětnovazebný mechanismus	17
3.2.2. Vnímání fluidity	18
3.3. Další možné mechanismy termosenzitivity membrány	18
3.3.1. Fázový přechod membrány	18
3.3.2. Role mikrodomén	18
4. Membránové proteiny a jejich role ve vnímání teploty	19
4.1. Histidin kinázy	19
4.2. Receptor-like kinázy	21
4.3. Iontové kanály	22
5. Vnímání teploty prostřednictvím konformačních změn proteinů	23
6. Fotosenzory jako termosenzory	24
7. Termosenzitivní funkce DNA a RNA	26
7.1. DNA a chromatin	26
7.2. Teplotně řízená modulace RNA	27
7.2.1. Sekundární struktura	27
7.2.2. Alternativní sestřih	28
8. Role semiautonomních organel	29
9. Depolymerace cytoskeletu jako termosenzor	30
10. Diskuze	30
11. Seznam literatury	34

1. Úvod

Rostliny musejí být schopné reagovat na nepříznivé abiotické podmínky, mezi které patří i změny teploty. Každý rostlinný druh má své specifické rozmezí optimálních teplot pro růst a vývoj a pokud se teplota pohybuje mimo toto rozmezí, dostává se rostlina do teplotního stresu. Rostliny osídlují celou planetu a v některých prostředích se mohou denní teploty lišit až o desítky stupňů, dobrým příkladem může být i hlavní modelová rostlina huseniček rolní (*Arabidopsis thaliana*). Jde o ranou jarní rostlinu, rostoucí na osluněných stanovištích, kde teplota může během dne výrazně kolísat ([Iba 2002](#)). S velkými denními výkyvy teplot se musí vypořádat i horské rostliny. Některé druhy horských rostlin jsou schopné se vypořádat s teplotou klesající až k -70°C ([Sakai and Otsuka 1970](#)). Schopnost rostlin čelit rozdílným teplotám může být i významným hráčem v evoluci. Například u huseničku písečného (*Arabidopsis arenosa*) je adaptace na mráz zcela klíčová pro vznik horského ekotypu ([Kaplenig et al. 2022](#)).

S aktuální hrozbou globálního oteplování se problém adaptace rostlin na extrémní teploty stává velmi aktuální i mimo vědeckou komunitu. Po dlouhá léta bylo oteplení planety o $1,5^{\circ}\text{C}$ oproti teplotě před začátkem industriální éry jakousi pomyslnou hranicí a hrozbou, které jsme se jako civilizace měli snažit za každou cenu předejít. Mezivládní panel pro změnu klimatu ve své Šesté hodnotící zprávě z roku 2022 označil nárůst teploty o $1,5^{\circ}\text{C}$ během následujících dvaceti let za nevyhnutelný. V této zprávě bylo také poprvé panelem oficiálně potvrzeno, že právě lidská aktivita je hlavní hnací silou globální změny klimatu. Dle zprávy může současný děj událostí zvrátit pouze drastický pokles v užívání fosilních paliv, i když i tento, v optice dnešního světa bohužel zcela nereálný krok, nemusí být nutně dostatečný ([IPCC 2022](#)).

Šlechtění plodin odolných proti extrémním abiotickým podmínkám je tak jedním z klíčových zájmů vědců, stejně jako celé civilizace. Není tedy divu, že porozumění vnímání teploty u rostlin je velmi populární a prudce se rozvíjející téma mezi rostlinnými buněčnými biology. V této práci se snažím nejnovější poznatky na tomto vědecké poli shrnout a dát do širšího kontextu.

Téma termosenzitivity rostlin je opravdu nesmírně široké a má práce shrnuje jen hlavní, nejvíce objasněné mechanismy. Základním mechanismem odpovědi na teplotní stres je změna genové exprese, která vede k optimalizaci rostlinného metabolismu pro danou teplotu ([Iba 2002](#)). Součástí reakce na změnu teploty jsou ale i rychlejší mechanismy, ve kterých se mimo jiné uplatňuje změna konformace proteinů, sekundární struktury RNA, vlastností membrány nebo lokalizace proteinů do jednotlivých kompartmentů.

Rostliny vnímají teplotu komplexně v celé buňce pomocí fyzikálních změn vlastních molekul, organel a metabolických drah. Odpověď rostliny na změnu teploty je tak výsledkem integrace signálů z několika různých úrovní buněčné komplexity. Rostlina využívá skutečně

široké spektrum procesů, pomocí kterých je teplotní odpověď regulována a modulována na základě intenzity a délky teplotního stresu. Výsledkem všech těchto procesů je neobyčejně komplexní systém, který rostlinám umožňuje přežít i na těch nejextrémnějších stanovištích naší planety.

2. Vývojové procesy rostliny ovlivněné teplotou

Teplota má zásadní vliv na regulaci růstu a vývoje rostlin. Podílí se na regulaci dormance semen i pupenů, klíčení a skrz termomorfogenezi ovlivňuje i architekturu rostliny (viz kapitola [7.2.1.](#)). Variace v teplotě během vývoje semene vede ke změně transkriptomu a prodloužení dormance ([Kendall et al. 2011](#)). Teplota je tak považována za nejdůležitější environmentální signál pro regulaci dormance a klíčení semen ([Chahtane et al. 2017](#)). Teplota se také podílí na regulaci cirkadiálních hodin ([Gould et al. 2006](#)) a regulaci kvetení. Tato regulace je hezkým modelovým příkladem integrace vnímání teploty a regulace fyziologických dějů a je v následující kapitole podrobněji popsána. Dalším procesům se vzhledem k rozsahu práce není možné podrobněji věnovat.

2.1. Regulace kvetení

Přechod z vegetativní do generativní fáze je pro rostlinu klíčovým okamžikem života a správné načasování kvetení je zásadním faktorem rozhodujícím o evoluční úspěšnosti druhu.

Načasování kvetení je ovlivněno dvěma protichůdnými selekčními tlaky: čím delší je vegetativní fáze, tím větší rostlina je a tím více semen může vyprodukovat, zároveň je ale nezbytné, aby rostlina stihla vykvést v období příznivých podmínek, aby došlo k opylení, semena mohla dozrát a případně se i rozšířit. Regulace kvetení je tedy velmi komplexní a kombinuje v sobě jak signály environmentální, tak endogenní signalizaci. Mezi základní vnější faktory, které se na regulaci podílí, patří délka dne a noci (fotoperiodická dráha), období chladu (vernalizace), teplota (termosenzorická dráha) nebo dostupnost vody a živin. Důležitými endogenními faktory jsou pak stáří a velikost rostliny, fytohormon giberelin nebo dostupnost cukrů ([Kinoshita and Richter 2020](#)).

Kvetení a tvorba semen je klíčová pro zemědělství, a je tak vědci zkoumána již po dlouhá léta. Postupně se ukazuje, že téměř všechny metabolické dráhy a procesy v rostlině jsou nějak napojeny na tuto složitou regulační kaskádu a vnímání teploty a regulace teplotní odpovědi není výjimkou. Pro účel této bakalářské práce bude regulace kvetení jen stručně shrnuta.

Centrálním bodem regulace kvetení je FLOWERING LOCUS T (FT), který tvoří jakousi křižovatku, kde se environmentální i endogenní signalizace propojují (obrázek 1). FT je dlouho hledaný florigen, tedy protein, který je z listů floémem transportován do apikálního meristému, kde spouští přechod vegetativního meristému na meristém květní ([Corbesier et al. 2007](#)).

2.1.1. Fotoperiodická dráha

Rostliny lze na základě fotoperiodicity rozdělit na 3 skupiny: krátkodenní rostliny, které kvetou, když délka noci překročí kritickou délku, dlouhodenní rostliny, které kvetou, pokud

je noc kratší než kritická délka, a rostliny neutrální k délce dne, jejichž kvetení není délkou dne ovlivněno ([Andrés and Coupland 2012](#)). U huseníčku, který patří mezi dlouhodobní rostliny, bylo identifikováno hned několik genů, které se podílí na vnímání fotoperiodicity a indukci kvetení. Centrálním proteinem pro fotoperiodickou dráhu je CONSTANS (CO).

CO se váže na promotor FT a aktivuje tak jeho expresi. Hladina CO během dne osciluje, což je zajištěno několika různými regulacemi na transkripční, posttranskripční a posttranslační úrovni ([rev. in Kinoshita and Richter 2020](#)).

Transkripční regulace je založená na světlem řízené degradaci proteinů, které se podílejí na represí CO. Ubiquitin ligáza KELCH REPEAT, F-BOX1 (FKF1) je stabilizována tvorbou komplexu s GIGANTEA (GI). Tvorba FKF1-GI komplexu je závislá na modrém světle. Expresie obou těchto genů je regulována cirkadiálními hodinami a hladiny proteinů jsou synchronizovány jen při dlouhém dni. Vzniklý komplex ubiquitínuje CYCLING DOF FACTORS (CDFs) a určí je tak k degradaci. CDFs se v komplexu s TOPLESS (TPL) podílí na represí exprese CO. Degradací CDFs se tedy celá dráha negativní regulace rozpadá a exprese CO je aktivována. Na regulaci se podílí i další transkripční aktivátory ([Sawa et al. 2008](#)).

Posttranskripční regulace je závislá na alternativním sestřihu CO. Alternativa CO β vede k zvýšení ubiquitinace CO, jeho rychlejší degradaci a tím k poklesu hladiny proteinu v buňce ([Gil et al. 2017](#)).

Posttranslační regulace CO je založena na jeho fotosenzitivitě. CO je komplexem E3 ubiquitin ligázy CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 1 (COP1) a SUPPRESSOR OF PHYTOCHROME A-105 (SPA) určen k degradaci a degradován v proteazomu. FKF1 aktivována modrým světlem reprimuje COP1 a zvyšuje tak hladinu CO v buňce. Receptory modrého světla CRY1 a CRY2, stejně jako receptory pro červené světlo phyB a phyA, regulují stabilitu CO během dne ([Liu et al. 2016](#)).

2.1.2. Termosenzorická dráha

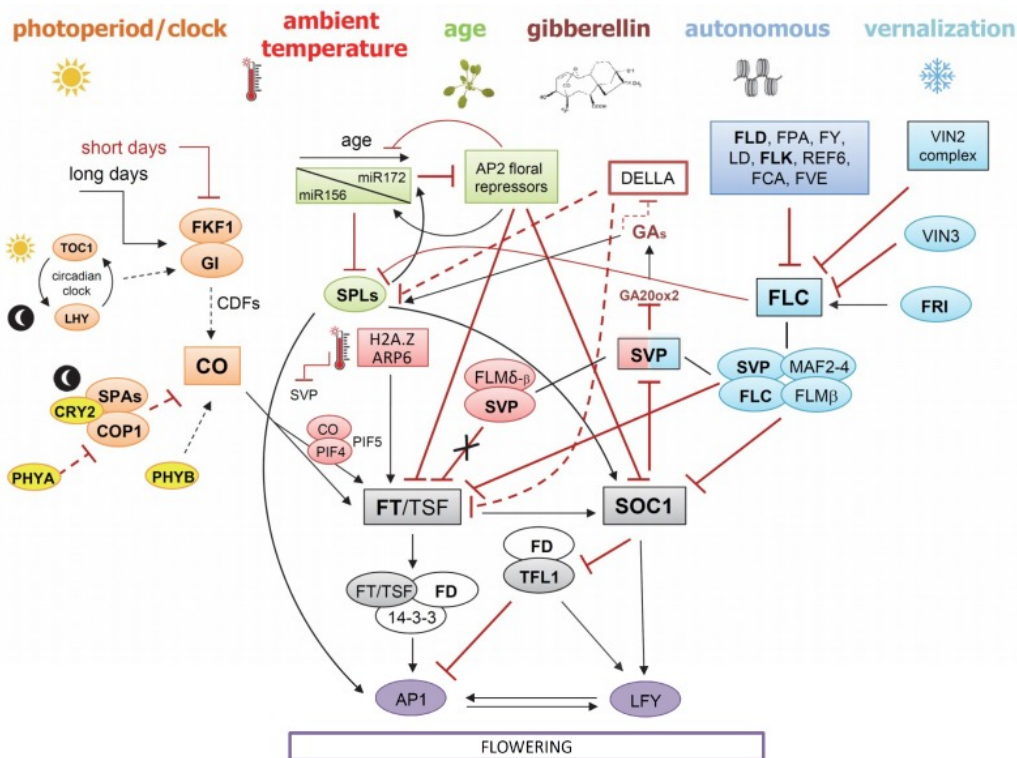
Kvetení v závislosti na teplotě je regulováno pomocí represe květních aktivátorů. Mezi nejdůležitější represory termosenzorické dráhy u huseníčku patří SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP) a FLOWERING LOCUS M (FLM). Zmíněné proteiny při nízké teplotě společně s dalšími proteiny vytváří komplex, který reprimuje expresi aktivátorů kvetení SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 (SOC1) a FT ([Capovilla et al. 2015](#)). Dalším důležitým mechanismem v této regulaci je alternativní sestřih proteinů v závislosti na teplotě ([Posé et al. 2013](#)) a histonová varianta H2A.Z, která je zodpovědná za teplotně závislou kondenzaci chromatinu ([Kumar and Wigge 2010](#)) (viz kapitola 7.1.). Mezi geny downstream od H2A.Z patří například PHYTOCHROME INTERACTING PROTEIN 4 (PIF4), který je společně s CO a PHYTOCHROME INTERACTING PROTEIN 5 (PIF5) zodpovědný za interakce mezi fotoperiodickou a termosenzorickou dráhou ([Fernández et al. 2016](#)).

2.1.3. Vernalizace

Vernalizace do regulační kaskády vstupuje skrz supresor kvetení FLOWERING LOCUS C (FLC), který je aktivována pomocí proteinu FRIGIDA (FRI). Dlouhé období chladu spouští expresi genů, které pomocí metylace histonů a remodelace chromatinu reprimují FLC a tím aktivují expresi FT, SOC1 a dalších květních regulátorů ([rev. in Xu and Chong 2018](#)).

2.1.4. Endogenní faktory

Klíčovým endogenním faktorem je věk rostliny. Molekulární mechanismus vnímání stáří je založen na rovnováze dvou microRNA. Hladina miR156 je nejvyšší v semenáčku a během života rostliny se postupně snižuje. Když hladina klesne pod určitou úroveň, aktivuje se exprese SQUAMOSA PROMOTER-BINDING PROTEIN (SBP)-LIKE (SPLs), která spustí transkripci miR172. Molekula miR172 následně funguje jako posttranskripční inhibitor represoru kvetení APETALA2 (AP2) ([Yamaguchi et al. 2009](#)). Významnou roli v endogenní regulaci kvetení hrají i gibereliny a autonomní dráha. Autonomní dráha zahrnuje geny, jejichž mutace reprimuje kvetení pomocí zvýšené hladiny FLC, ale zároveň mutace nikterak nepostihuje regulační dráhy závislé na prostředí ([Amasino 2010](#)).



Obrázek 1: **Diagramm molekularních mechanismů regulace kvetení u huseníčku rolního**

Diagramm ilustruje propojení fotoperiodické dráhy (photoperiodic), termosenzitivní dráhy (ambient temperature), vernalizace (vernalization) a endogenních faktorů, které jsou na obrázku rozděleny na věk rostliny (age), giberelinovou signalizaci (gibberellin) a autonomní dráhu (autonomous).

Převzato z Leijten et al. ([2018](#)).

3. Podíl membrány na termosenzitivitě

Změny okolní teploty zásadně ovlivňují fyzikální vlastnosti membrány, její složení a interakce mezi lipidy a proteiny i lipidy navzájem mezi sebou. Vzhledem k velkému povrchu je tak membrána často označována za největší termosenzitivní strukturu v buňce.

3.1. Stavba membrány

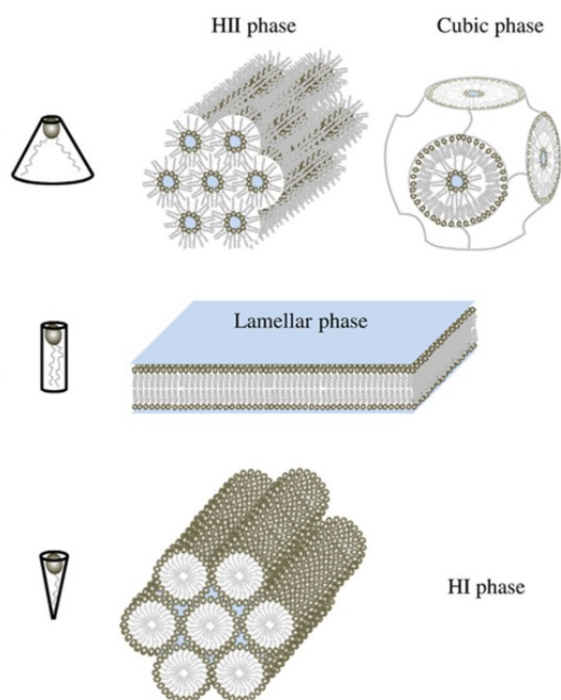
Biologická membrána je mozaika tvořená vysoce uspořádanou lipidovou dvouvrstvou a proteiny. Představa membrány jako fluidní mozaiky z roku 1972 ([Singer and Nicolson 1972](#)) je již v současné době překonána. A aktuálně se za platnou hypotézu považuje teorie membránových mikrodomén, podle které je biologická membrána komplexně uspořádána do domén, které umožňují specializaci jednotlivých oblastí membrány ([Malinsky et al. 2013](#)).

Základní stavební jednotkou membrán jsou lipidické molekuly tvořené polární “hlavičkou” a hydrofobními “ocásky” z mastných kyselin. Díky amfipatické povaze tyto molekuly ve vodním prostředí samovolně tvoří dvouvrstvu. Membránové lipidy můžeme rozdělit do tří základních skupin: glycerolipidy, sfingolipidy a steroly. Nejdůležitějšími glycerolipidy jsou pak fosfolipidy a galaktolipidy ([Luckey 2014](#)).

Složení membrán se mezi jednotlivými organelami liší a rozdílnou skladbu mají i vnější a vnitřní vrstva membrány. Asymetrie jednotlivých vrstev je udržována pomocí flipáz za spotřeby ATP ([van Meer et al. 2008](#)).

Tvar a velikost jednotlivých částí amfipatických molekul zásadně ovlivňují vlastnosti membrány ([Furt et al. 2011](#)). Cylindrické lipidy, které mají stejný poloměr hydrofobní a hydrofilní části, tvoří dvouvrstvu, lipidy s rozdílným poloměrem hydrofobní a hydrofilní části pak mají kuželovitý tvar a způsobují zakřivení membrány. Molekuly s větším poloměrem hlavičky než ocásku tvoří pozitivní zakřivení, a naopak lipidy s větším poloměrem hydrofobní části dávají vzniknout negativně zakřivené membráně ([Luckey 2014](#)).

Membránové struktury můžeme rozdělit do 3 základních uspořádání: lamelární, hexagonální a kubické (obrázek 2). Nejběžnější struktury jsou lamelární, kam patří i dvouvrstva, která je základní strukturou biologických membrán. Lamelárně uspořádaná membrána se může nacházet ve fázi tekutého krystalu, kdy jsou molekuly dál od sebe a membrána je fluidní, nebo ve fázi gelového krystalu, kdy jsou molekuly blíže a membrána je rigidnější. Teplota, kdy membrána přechází z gelové fáze do fáze tekutého krystalu, se nazývá teplota fázového přechodu a záleží na konkrétním složení membrány ([Jouhet 2013](#)). Pokud teplota dále roste, může membrána přejít do neuspořádaného stavu - hexagonální fáze, což může hrát důležitou roli v signalizaci teplotní odpovědi (viz kapitola [3.3.1.](#)) ([Marrink and Mark 2004](#)).



Obrázek 2: **Základní uspořádání membrány**

Molekuly s větším poloměrem hydrofobní části způsobují negativní zakřivení membrány a vedou k invertovanému hexagonálnímu (HII) a kubickému (cubic phase) uspořádání. Cylindrické molekuly se stejným poloměrem hydrofilní a hydrofobní části vedou k lamelárnímu uspořádání (lamellar phase) do dvouvrstvy. Molekuly s větší hydrofilní částí způsobují pozitivní zakřivení membrány a vedou k hexagonálnímu uspořádání (HI phase).

Upraveno z Jouhet ([2013](#)).

Fyzikální vlastnosti membrány jsou ovlivněné tvarem, délkou a mírou nasycenosti mastných kyselin. Přítomnost *cis*-dvojnás vazby způsobí ohnutí řetězce o 30°, což vede k větší vzdálenosti mezi jednotlivými molekulami a tím k zvýšení fluidity a zároveň snížení teploty fázového přechodu. Délka mastné kyseliny také hraje ve vlastnosti membrány důležitou roli. Delší řetězce mastných kyselin mají díky větší ploše hydrofobních interakcí vyšší teplotu tání a snižují tak fluiditu membrány ([Huang et al. 1997](#); [Fujimoto and Parmryd 2016](#)).

Důležitým specifickým znakem rostlinné plazmatické membrány je přítomnost buněčné stěny, která ještě zvyšuje potenciál membrány podílet se na signalizaci a metabolismu buňky, ale zároveň představuje i omezení pro její strukturu a funkci ([Malinsky et al. 2013](#)).

3.2. Fluidita membrány jako hlavní termosenzor

Fluidita je zásadní proměnlivou vlastností všech membrán v buňce. Pomocí změn fluidity je regulovaná funkce membrány, stejně jako aktivita, konformace a mobilita membránových proteinů ([Cournia et al. 2015](#)). Fluidita membrány je dána kombinací čtyř základních parametrů: rotačním pohybem fosfolipidových molekul, jejich laterální difúzí, uspořádaností řetězců mastných kyselin v hydrofobní vrstvě a hustotou a uspořádáním fosfátových hlaviček v hydrofilních vrstvách membrány ([Los and Murata 2004](#)).

Se zvyšující se teplotou roste rotační pohyb i laterální difúze, což vede k vyšší neuspořádanosti mastných kyselin a k větším mezerám mezi fosfátovými hlavičkami molekul. Výsledkem je zvýšení fluidity membrány, které může spouštět celou kaskádu signálních a regulačních procesů v buňce ([Los and Murata 2004](#)). Právě samotná změna fluidity membrány se tedy nabízí jako elegantní mechanismus vnímání teploty, pro který známe i zpětnovazebnou smyčku.

3.2.1. Zpětnovazebný mechanismus

Zvýšení fluidity při teplotním stresu je vyrovnáváno změnou složení membrány pomocí procesu zvaného homeoviskózní adaptace ([Sinensky 1974](#)). Principem homeoviskózní adaptace je zvýšení obsahu nasyčených mastných kyselin v membráně, které vede k vyšší uspořádanosti fosfátových hlaviček a snížení fluidity membrány ([Hazel 1995](#)). Důležitým aktérem tohoto procesu jsou proteiny z rodiny FATTY ACID DESATURASE (FAD). Jde o enzymy, které se podílí na syntéze nenasyčených mastných kyselin. Právě délka a obsah nenasyčených vazeb je jedním z klíčových faktorů ovlivňujícím fluiditu membrány. Násobné vazby v nenasyčených mastných kyselinách prostorově znemožňují těsnou blízkost fosfátových hlaviček a zvyšují tak fluiditu ([Aguilar and de Mendoza 2006](#); [Fujimoto and Parmryd 2016](#)).

Jak přesně je aktivita proteinů rodiny FAD v rostlinné buňce regulována není popsáno, ale existuje hypotéza založená na regulaci aktivity FAD pomocí termolabilní domény. FAD8, desaturáza, která se podílí na syntéze kyseliny linolenové s třemi nenasyčenými vazbami v plastidech, obsahuje autoregulační doménu, která protein destabilizuje při přechodu do 27°C. Destabilizace desaturázy vede ke snížení obsahu kyseliny linolenové v buňce, což vede ke snížení membránové fluidity ([Matsuda et al. 2005](#)). Desaturázy v endoplazmatickém retikulu FAD2 a FAD3 jsou pravděpodobně regulovány pomocí degradace. Při zvýšení teploty dochází k jejich ubiquitinaci a degradaci v proteazomu ([Tang et al. 2005](#); [O'Quin et al. 2010](#)). Mechanismus, pomocí kterého jsou desaturázy opět aktivovány při poklesu teploty je zatím neznámý.

Změna fluidity membrány pomocí homeoviskózní adaptace je velmi pomalý proces, který může trvat až několik dní ([Falcone et al. 2004](#)). Lze tedy předpokládat existenci rychlejšího mechanismu reagujícího na změny fluidity. Tento mechanismus by mohl být založený na využití sekundárních posílů. Během prvních minut po zvýšení teploty se v buňce aktivují fosfolipáza D (PLD) a fosfatidylinositol fosfát kináza (PIPK) a vzrůstá koncentrace sekundárních posílů: fosfatidylinositol 4,5-bisfosfátu (PIP2) a kyseliny fosfatidové (PA) ([Mishkind et al. 2009](#)). Přesná funkce této signalizace není zatím známá, ale PA a PIP2 se podílí na regulaci velké škály dějů v buňce, včetně membránové dynamiky ([Testerink and Munnik 2005](#)). Je tedy možné, že by se tato signalizace mohla podílet i na udržení integrity membrány při změnách teploty. Důležitou roli v rychlé odpovědi na změnu fluidity membrány by mohly hrát i mikrodomény (viz kapitola [3.3.2.](#)).

3.2.2. Vnímání fluidity

U některým organismů je způsob, kterým se signál o změně fluidity plazmatické membrány přenese do cytosolu buňky, známý (viz kapitola 4). U rostlin je ale problematika přenosu signálu zatím nevysvětlená. Součástí teplotní stresové odpovědi rostlin je i vtok vápníku do buňky. Vysoká koncentrace vápníku následně spouští například expresi heat shock proteinů ([Finka et al. 2012](#); [Saidi et al. 2009](#)). Vtok vápníku by mohl být teoreticky regulován právě změnou fluidity. Tuto hypotézu potvrzují i experimenty s chemikáliemi, které fluiditu membrány uměle ovlivňují. Dimetylsulfoxid (DMSO) způsobí snížení fluidity a aktivuje tak chladovou odpověď ([Furuya et al. 2014](#)), naopak benzyl alkohol (BA) uměle fluiditu zvyšuje a spouští tak vtok vápníku a expresi heat shock proteinů ([Saidi et al. 2009](#)). Využití DMSO a BA pro potvrzení hypotézy o fluiditě jako hlavním rostlinném termosenzoru je ale přinejmenším diskutabilní ([Rütgers et al. 2017](#)) a neposkytuje přímý důkaz o fungování tohoto mechanismu.

3.3. Další možné mechanismy termosenzitivity membrány

3.3.1. Fázový přechod membrány

Dalším mechanismem podílejícím se na udržení membránové integrity při teplotním stresu jsou i samotné změny fyzikálních vlastností membrány. Membrány pod teplotním stresem podléhají fázovému přechodu. Tyto změny struktury mohou vést k navázání proteinů na membránu. Navázané proteiny následně fungují jako stabilizátory dvouvrstvy. Tuto dráhu můžeme pozorovat například v plastidech. ([Heckathorn et al. 1998](#); [Zhang et al. 2016](#)). Vzhledem k tomu, že tento děj není závislý na změně exprese, ale pouze na navázání proteinů, může probíhat v podstatě okamžitě a mohl by tak představovat rychlý a elegantní mechanismus, pomocí kterého může rostlina na změnu teploty zareagovat.

Fázový přechod membrány je mimo jiné klíčový pro teplotní signalizaci a aklimaci v thylakoidech. Membrány thylakoidů jsou kvůli svému tvaru a složení vždy blízko přechodu do hexagonální fáze. Agregace Light-harvesting complex II (LHCII) způsobená nárůstem teploty vede k vytlačení fosfolipidů z membrány do lumen a jejich přechodu do invertované hexagonální fáze ([Schaller et al. 2010](#)). Přestože je potřeba nekontrolovanému fázovému přechodu membrány zabránit pomocí heat shock proteinů ([Tsvetkova et al. 2002](#)), má hexagonální fáze svou zásadní roli pro aklimaci. Vzniklé membránové struktury kompartmentalizují a aktivují enzymy xantofylového cyklu, který je klíčový pro ochranu fotosyntetického aparátu při teplotním stresu ([Dlouhý et al. 2020](#)). Role chloroplastů ve vnímání teploty a teplotní aklimaci není zcela objasněna, ale nové studie ukazují že hraje v teplotní toleranci huseníčku zcela zásadní roli ([Dickinson et al. 2018](#)) (viz kapitola 8).

3.3.2. Role mikrodomén

Většina lipidů v membráně se nachází v tekutém neuspořádaném stavu, ale některé oblasti membrány mohou nabývat i uspořádané fáze a tvořit tak nano a mikrodomény se specifickými vlastnostmi a složením. Mikrodomény tvoří specializované oblasti membrány

a hrají klíčovou roli v signalizaci, transportu, udržování integrity a dynamiky membrány, ale i ve vnímání okolního prostředí buňky. Funkce a struktura mikrodomén je pro rostlinu klíčová i vzhledem k omezením vlastností membrány, které s sebou přináší buněčná stěna ([Jaillais and Ott 2020](#)).

Nickels et al. ([2019](#)) navrhli hypotézu, podle které by další rolí membránových nanodomén mohlo být pufování fyzikální vlastností membrány v reakci na abiotický stres. Podle této hypotézy by mikrodomény mohly fungovat jako jakési rezervoáry lipidů, které by při výchylných teploty mohly vyrovnávat změny fluidity. Tento mechanismus je na rozdíl od homeoviskozní adaptace vysvětlením rychlého přizpůsobení fluidity membrány teplotním změnám, které je klíčové pro udržení homeostáze ([Nickels et al. 2019](#)).

Některé mikrodomény jsou propojeny s endoplazmatickým retikulem pomocí kontaktních míst - ER-plasma membrane contact sites (EPCSs). V kontaktních místech jsou membrány těsně propojené pomocí specifických proteinů - synaptogaminů ([Ruiz-Lopez et al. 2020](#)). V místech kontaktu dochází k transportu lipidů mezi dvěma membránami. Výměna lipidických molekul se zdá být klíčová pro udržení integrity membrány pod vlivem teplotního stresu u kvasinky ([Collado et al. 2019](#)) a nové studie ukazují, že by EPCSs mohly mít podobnou funkci i v rostlinné buňce ([Yan et al. 2017](#)).

4. Membránové proteiny a jejich role ve vnímání teploty

Změna fluidity membrány je považována za jeden z hlavních senzoričkových mechanismů u huseníčku, přestože je tato signalizace stále obklopená velkým množstvím otázek. Nejpalčivější z nich je mechanismus transdukce signálu z membrány do cytosolu buňky. Změna fluidity je pravděpodobně vnímána pomocí transmembránových proteinů. Mezi hlavní kandidáty na membránový termosenzor rostlin patří histidin kinázy (HKs), receptor-like-kinázy (RLKs) a iontové kanály.

4.1. Histidin kinázy

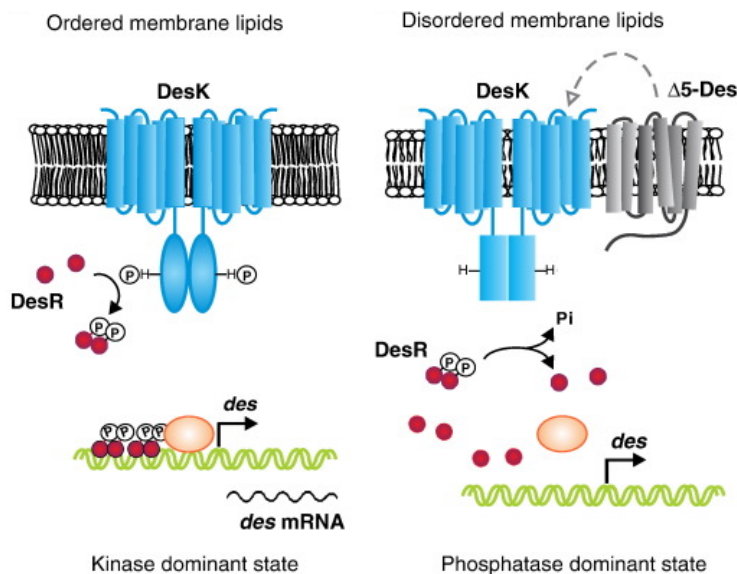
Histidinové kinázy jsou složkou dvoukomponentního signalizačního systému, který se skládá z membránové histin kinázy (HK) a z proteinu, který se označuje jako response regulator (RR). Při environmentálním stimulu dochází k aktivaci HK pomocí autofosforylace histidinu. Aktivovaná HK fosforyluje RR, který potom spouští signalizační kaskádu v buňce. U rostlin je tato signalizační dráha často komplexnější a podílí se na ní více kináz, které fungují v kaskádě. Základní mechanismus přenosu fosfátu z histidinu na kyselinu asparagovou je ale zachován. Shrnutí podle přehledových článků ([Schaller et al. 2008](#); [Hoang et al. 2021](#)).

Přesný mechanismus vnímání teploty pomocí histidinové kinázy je popsán pro DesK, kinázu regulující Des signální dráhu u bakterie *Bacillus subtilis*. Des signální dráha je

zodpovědná za aktivaci $\Delta 5$ desaturázy mastných kyselin. $\Delta 5$ desaturáza v rámci aklimace na chladový stres zvyšuje obsah nenasycených mastných kyselin ve fosfolipidové dvouvrstvě a reguluje tím její fluiditu ([Aguilar et al. 1998](#)).

DesK je lokalizovaná v plazmatické membráně, kde vnímá teplotu skrz změny fluidity ([Aguilar et al. 2001](#)). Chladem indukovaná rigidita membrány vede ke změně konformace transmembránové domény DesK. Přesný mechanismus, pomocí kterého DesK změnu fluidity vnímá, by mohl být založený na změně tloušťky membrány. Zvýšení teploty vede k přechodu gelové fáze do fáze tekutého krystalu a dvouvrstva se tak stává výrazně tenčí. Chladem indukovaná změna fluidity membrány vede naopak k vzniku tlustší dvouvrstvy. V proteinu tedy při ochlazení vzniká mismatch mezi transmembránovými helixy a lipidickou vrstvou membrány, který vede ke změně konformace ([Cybulski et al. 2010](#)).

Změna konformace je pomocí helikální coiled-coil domény přenesena na cytosolickou část proteinu, kde vede k uvolnění aktivního místa pro vazbu ATP ([Albanesi et al. 2009](#)). Dochází k autofosforylaci a aktivovaná DesK fosforyluje svůj response regulator DesR ([Aguilar et al. 2001](#)). Fosforylovaný DesR se váže na promotor genu *des* a aktivuje jeho expresi (obrázek 3) ([Cybulski et al. 2004](#)). Exprimovaná $\Delta 5$ desaturáza následně zvyšuje podíl nenasycených mastných kyselin v cytoplazmatické membráně a tím i její fluiditu. Zvýšení fluidity vede skrz změnu konformace membránové domény ke změně konformace DesK ([Aguilar et al. 2001](#)) a deaktivaci její kinázové aktivity ([Albanesi et al. 2009](#)). Samotná změna fluidity tedy funguje jako elegantní zpětnovazebný mechanismus regulující celou kaskádu.



Obrázek 3: **Regulace Des signální u *Bacillus subtilis***

Při chladnějších teplotách přechází membrána do gelové fáze, kdy jsou lipidy více uspořádané (Ordered membrane lipids) a DesK má kinázovou aktivitu (Kinase dominant state). Dochází tedy k expresi *des* mRNA. Při zvýšení teploty ale membrána přechází do fáze tekutého krystalu, kdy je uspořádanost molekul nižší a membrán je tenčí (Phosphatase dominant state). Změna v tloušťce membrány vede ke změně konformace DesK. Protein přechází do fosfatázové aktivity (Phosphatase dominant state) a gen *des* není exprimován. Převzato z Saita and de Mendoza ([2015](#)).

U huseníčku kináza s podobným mechanismem fungování není známá. Na chladové odpovědi se podílí histidin kinázy lokalizované v membráně endoplazmatického retikula: receptor pro etylen ETHYLENE RESPONSE 1 (ETR1) a receptory pro cytokinin ARABIDOPSIS HISTIDINE KINASE 2 (AHK2) a AHK3. Není však jasné, zda jsou sensorickým komponentem, nebo zda se jen podílí na transdukcii signálu a chladové aklimaci ([Chen et al. 2021](#)). Do rodiny histidinových kináz patří mimo jiné i fotoreceptory ([Hwang et al. 2002](#)), které se taktéž podílí na vnímání teploty (viz kapitola 6). V genomu huseníčku se celkem nachází 16 HKs a 24 RRs ([Huo et al. 2020](#)). Je tedy otázkou, zda by podobný mechanismus jako u bakteriální DesK mohl hrát roli i v termosenzitivitě rostlin.

4.2. Receptor-like kinázy

Receptor-like-kinázy (RLKs) jsou membránové proteiny, jež se svou strukturou nápadně podobají tyrosinovým kinázám, které fungují jako receptory u zvířat. Skládají se z extracelulární domény, která funguje jako receptor, a intracelulární domény s kinázovou aktivitou. RLKs se v buňce podílejí na regulaci široké škály procesů včetně odpovědi na abiotický stres. Shrnuje na základě přehledových článků ([Shiu and Bleecker 2001](#); [Shiu and Bleecker 2001](#)).

U huseníčku se na teplotní stresové odpovědi podílí například leucinové kinázy leucine-rich repeat receptor-like-kinases (LRR-RLKs): ERECTA, PHLOEM INTERCALATED WITH XYLEM-LIKE 1 (PXL1) a CALCIUM/CALMODULIN-REGULATED RECEPTOR-LIKE KINASE1 (CRLK1) ([Shen et al. 2015](#); [Jung et al. 2015](#); [Yang et al. 2010](#)). Zda se podílejí i na samotném vnímání teploty, není známo. Lui et al. ([2017](#)) ale předpověděli existenci jiné membránové RLK podílející se na vnímání chladu. Tato hypotetická kináza by měla být chybějícím článkem signalizační dráhy obsahující cytoplazmatickou kinázu COLD-RESPONSIVE PROTEIN KINASE 1 (CRPK1). CRPK1 přenáší signál o změně teploty z membrány dál do buňky a membránový protein, který ji aktivuje, zatím není známý ([Liu et al. 2017](#)).

V genomu huseníčku se vyskytuje přes 600 homologů RLKs a u většiny z nich není jejich funkce objasněna, je tedy možné, že se některé z RLKs se na vnímání teploty podílí ([Shiu and Bleecker 2001](#)).

4.3. Iontové kanály

Teplotní šok u huseníčku vede k rychlému nárůstu koncentrace Ca^{2+} v buňce. Tento nárůst je nezbytný pro aktivaci teplotní odpovědi ([Finka et al. 2012](#); [Saidi et al. 2009](#)). Komponenty regulační kaskády, podílející se na této odpovědi, se zdají být konzervované od mechorošťů po krytosemenné rostliny ([Marchetti et al. 2021](#)). V genomu huseníčku se vyskytuje přes 40 vápenatých kanálů lokalizovaných v membráně ([Ward et al. 2009](#)) a vtok vápníku do buňky je jedním z prvních kroků teplotní signalizace ([Finka et al. 2012](#)). Otázka, zda vápenaté kanály fungují přímo jako termosenzory, se tedy přirozeně nabízí.

U savců se na vnímání teploty podílí iontové kanály TRANSIENT RECEPTOR POTENTIAL CHANNELS (TRPVs), které fungují jako mechanosenzory ([Benham et al. 2003](#)). Rostliny ale ve svém genomu TRPVs homolog nemají. Zajímavé je, že geny pro TRPVs byly identifikovány v genomu zelené řasy *Chlamydomonas reinhardtii* ([Wheeler and Brownlee 2008](#)), což ukazuje na možnost druhotné ztráty těchto genů během evoluce. U rostlin se na teplotní odpovědi podílí jiné typy mechanosenzitivních iontových kanálů ([Mori et al. 2018](#)), ale není jasné, zda tyto kanály u huseníčku hrají roli i ve vnímání teploty.

Jinou důležitou rodinou iontových kanálů u rostlin jsou CYCLIC NUCLEOTIDE GATED CHANNELS (CNGCs), které se podílejí na zvýšení cytosolického vápníku v odpovědi na teplotní stres a regulují tak expresi HSP ([Gao et al. 2012](#)). Finka et al. ([2012](#)) přišli s modelem, podle kterého CNGCs tvoří hetero-oligomerní vápenaté kanály v membráně, vnímají změny fluidity a fungují jako primární senzory teploty spouštějící heat shock response (HSR) signální dráhu. Tato hypotéza, ale není zatím potvrzena. Hetero-oligomery CNGCs se podílejí na vnímání a přenosu signálu i v olfaktorických neuronech savců ([Zheng and Zagotta 2004](#)).

Přestože u huseníčku nebyl iontový kanál fungující jako termosenzor identifikován, u rýže byl protein, který by mohl fungovat jako termosenzorický vápenatý kanál nalezen. CHILLING-TOLERANCE DIVERGENCE 1 (COLD1) je transmembránový protein vyskytující se v plazmatické membráně a membráně endoplazmatického retikula. Při poklesu teploty COLD1 interaguje s α podjednotkou G-proteinu RHO GTPase-ACTIVATING PROTEIN 1 (RGA1) a spouští signalizační kaskádu, která vede ke vstupu vápenatých iontů do buňky ([Ma et al. 2015](#)). Zvýšená hladina vápníku v buňce následně reguluje další mechanismy chladové odpovědi ([Knight et al. 1996](#)).

Regulace vápenatých kanálů pomocí interakce s trimerickými G-proteiny je u savců konzervovaným mechanismem ([Van Petegem et al. 2004](#)). U rostlin, na rozdíl od živočichů, G-proteiny nepotřebují Guanine nucleotide exchange factor (GEF) pro svou aktivaci, protože jsou schopny autoaktivace. Hlavním regulačním mechanismem G-proteinů v rostlinné buňce je tedy deaktivace G-proteinů pomocí štěpení GTP ([Urano et al. 2013](#)). Příkladem této regulace je právě i interakce COLD1 s RGA1. COLD1 zvyšuje GTPázovou aktivitu RGA1 a tím mění hladinu aktivovaného G-proteinu v buňce a spouští další signalizaci ([Ma et al. 2015](#)).

Zajímavé je, že jednotlivé alely COLD1 ovlivňují i bazální hladinu vápníku v buňce. Vědci tedy přišli s hypotézou, že by protein COLD1 mohl být přímo iontovým kanálem nebo jeho podjednotkou ([Ma et al. 2015](#)). Termosenzitivita COLD1 by mohla být založena na změnách konformace transmembránové domény závislých na fluiditě membrány ([Ma et al. 2015](#)), jako to funguje například u bakteriální kinázy DesK ([Aguilar et al. 2001](#)).

Tento objev má velký význam nejen proto, že jde o první popsaný membránový protein u rostlin, který by mohl fungovat jako termosenzor, ale i proto, že chlad je hlavním limitujícím faktorem pro pěstování rýže. Objasnění signalizace zodpovědné za regulaci

chlادové odpovědi je klíčovým krokem pro genetické modifikace rýže, která bude odolnější vůči abiotickému stresu.

Přestože se transmembránové proteiny podílí na mnoha signálních drahách v buňce, molekulární mechanismus jejich senzorké funkce je stále obklopený velkým množstvím otázek. Studium této problematiky značně komplikuje komplexita interakcí mezi membránovým proteinem a membránou samotnou. Kontext membrány a jejího lipidického složení a vlastností je totiž často klíčový pro regulaci funkce daného proteinu. Právě proteiny vnímající teplotu na základě změn fluidity membrány tak představují dobrou příležitost, jak komplexním interakcím membrán a membránových proteinů porozumět.

5. Vnímání teploty prostřednictvím konformačních změn proteinů

Teplota má na fungování a aktivitu proteinů přímý vliv. Ovlivňuje kinetiku enzymatických reakcí, stabilitu, interakce, aktivitu a buněčnou lokalizaci proteinů ([Somero 1995](#)). Přímé změny konformace by tedy mohly fungovat jako jednoduchý mechanismus vnímání teploty.

Příkladem termosenzitivní změny konformace proteinu je transkripční regulátor EARLY FLOWERING 3 (ELF3), který je součástí důležitého regulátoru cirkadiálních hodin rostlin EVENING COMPLEX (EC). ELF3 funguje jako “scaffold protein”, který zprostředkovává vazbu dvou zbývajících složek EC a hraje tak klíčovou roli ve formování komplexu ([Nusinow et al. 2011](#)). Ztráta funkce ELF3 vede mimo jiné k časnému kvetení ([Zagotta et al. 1996](#)).

Jung et al. ([2020](#)) skrze tvorbu chimérických proteinů, objasňují mechanismus, pomocí kterého protein ELF3 funguje jako termosenzor a zároveň přepínač teplotou regulovaného časného kvetení.

Protein ELF3 obsahuje prionovou doménu (PrD). Součástí této domény je i polyglutaminová repetice, jejíž délka se u rostlin přirozeně pohybuje mezi 7 až 29 aminokyselinami na základě různých alel ([Tajima et al. 2007](#); [Undurraga et al. 2012](#)). U rostlin adaptovaných na teplejší klima je prionová doména menší nebo dokonce úplně vymizí ([Jung et al. 2020](#)).

Mechanismus termosenzitivity ELF3 je založený na změnách konformace a jaderné lokalizace proteinu. Při teplotě 22°C je protein ELF3 v EC komplexu navázaném na DNA a geny teplotní odpovědi jsou reprimovány. Při zvýšení teploty na 27°C dojde ke změně konformace PrD a následné změně konformace celého proteinu. ELF3 nabývá multimerní vysoce uspořádanou strukturu, kterou po fúzi s GFP můžeme pozorovat v jádře jako jaderné skvrny. Kvůli změně konformace ELF3 dochází k rozpadu komplexu EC a geny teplotní odpovědi, které byly pomocí komplexu reprimovány, mohou být aktivovány. Reverzibilní vznik jaderných skvrn bylo možné pozorovat i po přenesení genu do kvasinky

Saccharomyces cerevisiae. Samostatně izolovaná prionová doména z ELF3 se chová stejně i v roztoku in vitro ([Jung et al. 2020](#)).

Výsledky této studie prokazují, že prionová doména ELF3 funguje jako termosenzor, ale samotný protein je zároveň i efektor teplotní signalizace. Opět tak můžeme pozorovat míru komplexity rostlinné signalizace, kdy často dochází ke smazávání hranice mezi senzorem a efektem signální dráhy. Prionová doména ELF3 díky různě dlouhé polyglutaminové repetici funguje jako modulátor senzitivity na změny teploty, a mohla by tak být vhodným genem pro šlechtění plodin odolných vůči vyšším teplotám.

Z předchozích studií vyplývá, že samotná teplota může spustit u huseníčku časné kvetení, přestože nejsou splněny fotoperiodické podmínky, a že je tato regulace závislá na ústředním regulátoru kvetení FLOWERING LOCUS T (FT) ([Kumar et al. 2012](#)) a právě výše zmíněný mechanismus by mohl být vysvětlením. Jedním z genů, které jsou reprimovány pomocí EC je i transkripční faktor PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 4 (PIF4) a PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 5 (PIF5) ([Nusinow et al. 2011](#)). Tyto transkripční faktory pak přispívají k regulaci exprese FT (viz kapitola 2.1.). Vazba PIF4 a PIF5 na FT promotor je navíc také teplotně závislá ([Kumar et al. 2012](#)).

Role ELF3 ve vnímání teploty bude ale pravděpodobně ještě složitější. Zhu et al. ([2022](#)) ve své studii ukázali, že ELF3 reguluje odpověď cirkadiálních rytmů na změny teploty nezávisle na EC. Lze tedy předpokládat, že ELF3 funguje jako termosenzor i skrz jiný molekulární mechanismus. Zda tomu tak skutečně je a jak by tento na EC nezávislý mechanismus měl fungovat, je v současné době neznámé.

6. Fotosenzory jako termosenzory

Množství světla a okolní teplota jsou pro rostlinu jedněmi z klíčových faktorů pro růst a vývoj. Receptory pro vnímání světla jsou u rostlin známy a mechanismus jejich fungování je poměrně dobře objasněn. Červené a dlouhovlnné červené světlo je vnímáno pomocí fytochromů, modré světlo a UV-A rostlina vnímá pomocí kryptochromů, fototropinů a proteinů z rodiny ZEITLUPE, a UV-B je absorbováno UVR8 receptory ([Galvão and Fankhauser 2015](#)). Termosenzitivní a fotosenzitivní dráhy jsou v úzkém propojení skrze PHYTOCHROME INTERACTING PROTEINs (PIFs) (viz kapitola 2.1.) ([Leivar and Monte 2014](#)). Není tedy překvapením, že fotoreceptory hrají důležitou roli i ve vnímání teploty.

Nejlépe je mechanismus termosenzitivity popsán u fytochromu B (phyB). Fytochrom se v buňce vyskytuje ve dvou konformacích: Pfr je biologicky aktivní formou proteinu a je aktivována červeným světlem, naopak dlouhovlnné červené světlo vede ke změně konformace na Pr, biologicky neaktivní formu fytochromu. Právě pomocí poměru Pfr a Pr rostlina vnímá světelné podmínky ([Butler et al. 1959](#)). Aktivovaný Pfr je translokován do jádra, kde tvoří jaderná tělíska ([Yamaguchi et al. 1999](#)), která se zdají být klíčová pro

fytochromovou signalizaci, přestože jejich funkce není plně objasněna ([Kaiserli et al. 2015](#)). Aktivní Pfr forma může přejít zpět na neaktivní Pr formu i samovolně a studie ukazují, že je tento proces teplotně závislý ([Legris et al. 2016](#); [Jung et al. 2016](#)).

Samovolný přechod Pfr na Pr se skládá ze dvou kroků. Pomalejší přechod homodimeru Pfr-Pfr na heterodimer Pfr-Pr a rychlejší přechod heterodimeru Pfr-Pr na homodimer Pr-Pr ([Klose et al. 2015](#)). Teplota ovlivňuje rychlost obou těchto kroků a zvýšení teploty vede k vychýlení rovnováhy směrem k neaktivní formě Pr ([Jung et al. 2016](#); [Legris et al. 2016](#)). Tento proces se nazývá teplotní reverze a je klíčový pro správnou regulaci fytochromové signalizace. Vychýlení poměru teplotní reverzí vede ke změně velikosti a stability jaderných tělísek a schopnosti phyB asociovat s promotory cílových genů ([Hahm et al. 2020](#)). Pomocí teplotní reverze je integrována informace o změnách teploty během dne i noci ([Jung et al. 2016](#)).

Podle nejnovějších studií by za teplotní reverzi měl být zodpovědný vnitřně neuspořádaný region proteinu, který je důležitý i pro tvorbu jaderných tělísek. Vnitřně neuspořádaný region proteinu podstupuje fázovou separaci, která je klíčová pro dynamiku jaderných tělísek a tím i fytochromové signalizace ([Burgie et al. 2021](#); [Pardi and Nusinow 2021](#)).

Za normálních podmínek aktivovaný fytochrom reguluje degradaci PIFs, při zvýšení teploty ale kvůli teplotní reverzi množství aktivovaného Pfr v buňce klesá, PIFs nejsou degradovány a spouští se termomorfogeneze ([Leivar and Monte 2014](#)).

V buňkách huseníčku se vyskytuje 5 základních typů fytochromu, a právě fytochrom B se zdá být klíčový pro termosenzitivitu. Tato hypotéza již byla potvrzena i u kukuřice a lilku brambory ([Burgie et al. 2021](#)).

Výše popsaný mechanismus představuje elegantní propojení dvou důležitých signálních drah reagujících na abiotické podmínky a umožňuje tak rostlině měnit svou architekturu v závislosti na prostředí. Termosenzitivní a fotosenzitivní dráha jsou navíc v úzkém propojení i v dalších krocích signalizace (viz kapitola [2.1](#)).

Podíl na vnímání teploty u dalších fotosenzorů je mnohem méně jasný. Fototropin se podílí na cold avoidance odpovědi u porostnice *Marchantia polymorpha* skrze podobný mechanismus termosenzitivity jako phyB u huseníčku. Podle studie Fujii et al. ([2017](#)) fototropin v porostnici integruje informace o světle a teplotě a reguluje tak pozici chloroplastů v buňce. Teplota je pak vnímána opět pomocí teplotní reverze, s nízkou teplotou je přechod fototropinu z aktivní na neaktivní formu pomalejší, což způsobí vychýlení rovnováhy a signalizaci vedoucí k optimalizaci fotosyntézy v odpovědi na okolní teplotu ([Fujii et al. 2017](#)). Zda podobný mechanismus funguje u huseníčku zůstává otázkou. Fototropiny jsou u huseníčku nutné pro otevírání průduchů v reakci na vysoké teploty, což ukazuje na jejich zapojení do teplotní odpovědi ([Kostaki et al. 2020](#)). Zda a jak přesně se fototropiny u huseníčku podílí na vnímání okolní teploty, ale není v současné době jasné.

U ZEITLUPE, kryptochromů a UVR8 je zapojení do vnímání teploty ještě méně objasněné. Teplotní reverze u ZEITLUPE by mohla vysvětlovat zpomalení cirkadiálních hodin při vyšších teplotách ([Hayes 2020](#)). ZEITLUPE byl navíc identifikován jako hlavní kvantitativní lokus pro teplotní kompenzaci cirkadiálních hodin ([Edwards et al. 2005](#)). Role ZEITLUPE v regulaci rychlosti cirkadiálních hodin ale není v současné době potvrzena.

Teplotní reverze je společným motivem pro většinu fotoreceptorů, je tedy možné, že ve vnímání teploty hrají mnohem důležitější roli, než si v současné době myslíme. Rozdílná stabilita aktivovaných chromoforů navíc nabízí jednoduchou možnost, jak reagovat na změny teploty v rozdílném časovém měřítku. Poločas rozpadu aktivovaného fytochromu je relativně dlouhý ($t_{1/2}$ = přibližně 30 minut) naopak aktivovaný fototropin je mnohem méně stabilní ($t_{1/2}$ = přibližně 30 sekund) (časy jsou uvedeny pro porostnici *Marchantia polymorpha*) ([Eichenberg et al. 2000](#)) a umožňuje tak reagovat na změny prostředí mnohem rychleji.

7. Termosenzitivní funkce DNA a RNA

7.1. DNA a chromatin

Vnímání teploty pomocí DNA je založeno na změnách superspiralizace v reakci na okolní teplotu. Remodelace chromatinu může vést ke změně exprese a teplotní odpovědi.

Příkladem této regulace je cyanobakterie *Synechocystis*, která pomocí superspiralizace reguluje expresi genů chladové odpovědi. Konkrétně expresi desaturázy, která zvyšuje fluiditu membrány pomocí zvyšování obsahu nenasyčených mastných kyselin ve fosfolipidové dvouvrstvě. S poklesem teploty se zvýší superspiralizace DNA v oblasti regulačních elementů genu *desB*, což vede k nárůstu exprese desaturázy $\omega 3$ ([Mironov et al. 2012](#)). Stejný mechanismus podílející se na regulaci chladové odpovědi funguje i u *Escherichia coli* ([Falconi et al. 1998](#)).

U huseníčku se podobný model zavedl pro histonovou variantu H2A.Z, která byla považovaná za termosenzor zodpovědný za remodelaci chromatinu v závislosti na teplotě. Hypotéza byla založena na destabilizaci nukleozomů obsahujících H2A.Z se zvyšující se teplotou, a tím pádem zpřístupnění DNA pro expresi ([Kumar and Wigge 2010](#)). Z novějších studií ale vyplývá, že regulace H2A.Z je downstream od HEAT SHOCK FAKTORŮ (HSFs), které jsou hlavními transkripčními faktory regulujícími odpověď na teplotní stres ([Cortijo et al. 2017](#)), a histon jako takový se tedy na vnímání teploty nepodílí.

Motiv záměny signalizační role za senzoricou je ve výzkumu vnímání teploty u rostlin velmi častý a komplikuje hlubší porozumění této problematice. Přestože je role epigenetické regulace pro teplotní odpověď klíčová, není jasné, zda remodelace struktury chromatinu funguje přímo jako termosenzor.

7.2. Teplotně řízená modulace RNA

7.2.1. Sekundární struktura

U bakterií je velké množství genů regulováno pomocí termosenzitivních RNA, tak zvaných RNA thermometers (RNATs). Regulace teplotní odpovědi pomocí RNA je výrazně rychlejší než regulace pomocí změny exprese, protože translace potřebných proteinů může začít ihned ([Kortmann and Narberhaus 2012](#)). Mezi takto regulované geny u bakterií patří například geny pro virulenci, které se aktivují teplotou nad 37°C po vstupu do těla hostitele, geny stresové odpovědi na chlad, které regulují zpomalení metabolismu a zastavení dělení, a heat shock geny reagující na extrémně vysoké teploty ([Narberhaus 2010](#)).

Principem této regulace je změna sekundární struktury úseku mRNA, který v sobě zahrnuje i AUG start kodon a zabraňuje tak nasednutí ribozomu na RNA. Změna teploty vyvolá změnu sekundární struktury, start kodon je dostupný pro ribozom a dochází ke spuštění translace proteinu ([de Smit and van Duin 1990](#)).

RNATs můžeme rozdělit do dvou základních kategorií zippers a switches. Zippers mají na 5' konci region, který při nízké teplotě vytváří vlásenkovou strukturu. Struktura je založena na Non-Watson-Crickovském párování. Se zvyšující se teplotou se vlásenka stává nestabilní a dochází k aktivaci translace. Switches mohou zaujímat dvě rovnocenné struktury v závislosti na vnější teplotě a fungovat tak jako jednoduchý přepínač translace proteinu. Důležitým rozdílem je, že změna sekundární struktury může být způsobena i prudkým poklesem teplot, který za normálních podmínek sekundární strukturu RNA stabilizuje ([Kortmann and Narberhaus 2012](#)). Zda tento princip využívají i archea a eukaryota není jasné, ale některé studie využití RNATs potvrzují.

Translace mRNA kódující HSP90 u octomilky se zdá být regulována stejným mechanismem jako u bakterií. Teplotně labilní sekundární struktura mRNA HSP90 na 5' konci se zdá být zodpovědná za významné zvýšení hladiny HSP90 v buňce v odpovědi na teplotní stres. Delece nukleotidů poblíž AUG vede ke ztrátě schopnosti reagovat na teplotní stres zefektivněním translace HSP90, zatímco normální hladina translace tímto není nijak ovlivněná. Ahmed and Duncun ([2004](#)) přišli s hypotézou, že podobně jako u bakterií funguje sekundární struktura RNA jako termosenzitivní přepínač, který reguluje přechod mezi normální mírou translace HSP90 a významným zvýšením HSP90 v buňce při teplotním stresu.

Dalším příkladem je heat shock RNA-1 (HSR1), která se podílí na aktivaci heat shock odpovědi v savčích buňkách ([Shamovsky et al. 2006](#)) a je široce rozšířená mezi eukaryoty včetně huseničku ([Choi et al. 2015](#)). Teplotně závislá změna konformace mRNA se zdá být jedním z regulačních mechanismů exprese HSF-1, který je důležitým aktivátorem exprese heat shock genů ([Shamovsky et al. 2006](#)). Široké rozšíření HSR1 mezi eukaryoty se dá vysvětlit horizontálním přenosem genu z bakterií do eukaryot ([Choi et al. 2015](#)).

U huseníčku je funkce RNA jako přepínače potvrzená u regulace exprese proteinu PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 7 (PIF7). PIF7 je jedním z faktorů regulující termomorfogenezi skrz aktivaci exprese genů podílejících se na biosyntéze auxinu a prodlužování hypokotylu ([Chung et al. 2020](#)). Zvýšení efektivity translace po nárůstu teploty je závislé na vlásenkové sekundární struktuře na 5' konci PIF7 mRNA a mutace v této oblasti vedou k narušení termomorfogeneze ([Chung et al. 2020](#)). Na regulaci PIF7 se ale podílí i jiné mechanismy. Model vysvětlující roli PIF7 v shade-avoidance je založený na roli aktivní formy phyB ve fosforylaci PIF7 ([Li et al. 2012](#), [Huang et al. 2018](#)). Předchozí studie prokázaly vliv teploty na urychlení přechodu phyB z aktivní na neaktivní formu ([Legris et al. 2016](#)) (viz kapitola 6). Je tedy otázkou zda by teplota do regulace PIF7 mohla vstupovat i skrz phyB. Podobná sekundární struktura byla nalezena i u dalších proteinů (například HSF2A2), je tedy možné, že by jejich regulace mohla fungovat na stejném principu ([Chung et al. 2020](#)).

Využití RNA jako termosenzorů představuje rychlý a efektivní způsob vnímání teploty, jehož přesné fungování a rozšíření v eukaryotické říši stále obklopuje spousta otázek. Výzkum komplikuje fakt, že schopnost RNA fungovat jako termosenzitivní přepínač není závislá na sekvenci, ale na sekundární struktuře. A sekvence termosenzitivních regionů tak nejsou evolučně konzervované ([Kortmann and Narberhaus 2012](#)). Dominantní roli struktury oproti sekvenci dokazuje i sekundární strukturou podmíněné navrácení termosenzitivity u mutantů, kteří tuto schopnost úplně ztratili. Změny sekvence, které obnovily sekundární strukturu, vedly k obnovení teplotně regulovaných změn efektivity translace u huseníčku ([Chung et al. 2020](#)). Celogenomová studie sekundární struktury RNA u huseníčku také potvrzuje schopnost mRNA genů stresové odpovědi plasticky měnit sekundární strukturu v reakci na vnější faktory ([Ding et al. 2014](#)). Nově se rozvíjející metody genomiky umožňují analýzu struktury RNA na úrovni celého genomu a otvírají tak zcela nové možnosti pro analýzu role sekundární struktury RNA v odpovědi na teplotní stres.

7.2.2. Alternativní sestřih

Alternativní sestřih je důležitým mechanismem posttranskripční regulace exprese. Geny stresové odpovědi často mají několik variant mRNA, které mohou sestřihem pre-mRNA vzniknout. Výsledné izoformy proteinů se v buňce vyskytují v různém poměru, který se dynamicky mění v odpovědi na environmentální stresory ([Laloum et al. 2018](#)).

Příkladem teplotně závislé regulace alternativního sestřihu je FLOWERING LOCUS M (FLM), květní represor, který se podílí na regulaci kvetení skrz termosenzitivní dráhu a je zásadní pro modulaci termosenzitivity ([Balasubramanian et al. 2006](#)). Protein se v buňce vyskytuje ve dvou izoformách: FLM- β a FLM- δ , které spolu kompetují o tvorbu komplexu s SVP a dalšími proteiny (viz kapitola 2.1.1.). FLM- β v buňce převažuje při chladnějších teplotách a v komplexu s SVP reprimuje expresi květních aktivátorů. Při zvýšení teploty začne v buňce převažovat izomorfa FLM- δ , která vykompetuje FLM- β z komplexu s SVP. Vznikne tak neaktivní varianta SVP-FLM komplexu a represe květních aktivátorů je ukončena ([Posé et al. 2013](#)). Přestože regulace a dopady alternativního sestřihu FLM jsou

poměrně dobře popsány, komponent, který v této kaskádě vnímá změnu teploty, je zatím neznámý.

Model objasňující termosenzitivní komponent alternativního sestřihu byl navržen pro LATE ELONGATED HYPOCOTYL (LHY). Vliv teploty na alternativní sestřih vede k poklesu LHY v buňce a podílí se tak na regulaci cirkadiánní hodiny ([James et al. 2012](#)). Pozdější studie James et al. ([2018](#)) odhalila 4 haplotypy LHY, které se liší SNP v 5' regionu pre-mRNA a které korelují s jednotlivými variantami výsledné mRNA vzniklé alternativním sestřihem. Vzhledem k tomu, že haplotypy vykazují rozdílnou termodynamickou stabilitu, navrhli autoři studie model, ve kterém právě rozdílná stabilita RNA funguje jako termosenzitivní prvek ([James et al. 2018](#)).

Fungování RNA jako termosenzoru regulujícího alternativní sestřih bylo prokázáno u kvasinek ([Meyer et al. 2011](#)), ale u rostlin se s tímto modelem stále pojí řada otázek a k potvrzení hypotézy jsou třeba další studie.

Alternativní sestřih může být regulován také pomocí reverzibilní fosforylace proteinů podílejících se na sestřihu. Tento mechanismus funguje například u teplokrevných savců, kde změna teploty o 1°C vede ke změně sestřihu pre-mRNA velkého množství genů. Včetně proteinů podílejících se na tvorbě spliceozomu ([Preußner et al. 2017](#)). I u rostlin jsou proteiny podílející se na sestřihu častým cílem fosforylace ([de la Fuente van Bentem et al. 2006](#)). Je tedy otázkou, zda i tento mechanismus hraje u rostlin roli a co je termosenzitivním komponentem této signální kaskády.

8. Role semiautonomních organel

Mitochondrie a chloroplasty se podílí na signalizaci abiotického stresu mimo jiné skrz ROS. Pod abiotickým stresem dochází k výraznému navýšení množství kyslíkových radikálů, které vznikají jako vedlejší produkt elektronového transportního řetězce ([Suzuki et al. 2012](#)). Retrográdní signalizace, tedy signalizace ze semiautonomních organel do jádra, je naprosto klíčová pro teplotní stresovou odpověď a vede ke změně exprese genů v jádře buňky. Princip retrográdní signalizace je často založený na hromadění metabolitu, jenž následně vyvolává signalizaci, která vede ke změně exprese ([Sun and Guo 2016](#)). Retrográdní signalizace a její podíl na stresové odpovědi rostlin by mohly vydat na samotnou bakalářskou práci. Uvádím je tedy jen pro úplnost a nebudu se jim podrobně věnovat.

Role chloroplastů ve vnímání teploty a teplotní aklimaci není zcela objasněna, ale studie ukazují, že hraje v teplotní toleranci huseníčku zásadní roli ([Dickinson et al. 2018; Sun and Guo 2016](#)). Příkladem retrográdní signalizace podílející se na teplotní odpovědi v chloroplastu je MEcPP (metyl-D-erythritol-cyklodifosfát). MEcPP je jedním z prekurzorů pro syntézu isoprenoidů. Zvýšením teploty dojde k rozladění biosyntetické dráhy a MEcPP se začne v chloroplastu hromadit. Zvýšená hladina spouští retrográdní signalizaci, která vede

k stresové odpovědi ([Benn et al. 2016](#)). Jak přesně samotná signalizace probíhá není známé, ale existují dvě hlavní hypotézy. První hypotéza je založená na transportu do jádra, kde by signalizace měnila přímo expresi. Podle druhé hypotézy je MEcPP transportován do endoplazmatického retikula, kde by měl ovlivňovat sestřih mRNA a translaci proteinů ([Walley et al. 2015](#)).

Dalším důležitým faktorem podílejícím se na teplotní odpovědi chloroplastu je membrána thylakoidů (viz kapitola [3.3.1](#)).

9. Depolymerace cytoskeletu jako termosenzor

Reorganizace cytoskeletu je důležitou součástí teplotní odpovědi na horko i chlad. Depolymerace aktinových filament a mikrotubulů v reakci na vysoké teploty byla pozorována jak u huseníčku, tak u tabáku ([Müller et al. 2007](#); [Malerba et al. 2010](#)). Zajímavé je, že i nízká teplota ovlivňuje stabilitu mikrotubulů i aktinových filament u tabáku ([Pokorna et al. 2004](#)).

Role depolymerace mikrotubulů byla prokázána například pro regulaci heat shock proteinů a MAP kinázové kaskády. Pokud je depolymerace uměle vyvolána, rostliny zareagují změnou aktivity a exprese proteinů teplotní odpovědi. Naopak, pokud je depolymerace zablokována, rostlina není schopná teplotní odpověď spustit ani při vysokých teplotách ([Suri and Dhindsa 2008](#)). Depolymerace cytoskeletu je ale vždy v úzkém propojení s dalšími procesy teplotní odpovědi (změna fluidity, vtok vápníku, denaturace proteinů...), a není tedy jasné, zda depolymerace cytoskeletu jako taková funguje jako primární termosenzor.

10. Diskuze

Vnímání a odolnost vůči teplotním stresům jsou pro rostlinu naprosto klíčové a většina rostlin se během svého života musí s teplotními výkyvy vypořádat. Základní principy jsou pro signalizaci teplotního šoku způsobeného vysokými a nízkými teplotami stejné. Oba teplotní stresy mají vliv na fluiditu membrány, na obou signalizacích se podílejí sekundární poslove (vápník, ROS, lipické molekuly), dochází ke změně aktivity a exprese proteinů a přizpůsobení metabolismu na nové teplotní podmínky.

U vnímání obou teplotních extrémů jsou ale rané kroky signalizace stále neobjasněné. Vysoké teploty vedou k přechodu membrány do fáze tekutého krystalu, zvýšení neuspořádanosti a fluidity. Do několika sekund po vystavení vysokým teplotám dochází ke vtoku vápníku do buňky. Vápník následně moduluje aktivitu proteinů, která vede k aktivaci teplotní odpovědi - heat shock response (HSR). Stejně tak mění vlastnosti membrány chlad. Membrána přechází do gelové fáze, snižuje se fluidita a permeabilita. Dochází ke změně aktivity proteinů a taktéž ke vtoku vápníku do buňky ([Sangwan et al. 2002](#)). Zvýšená koncentrace vápníku spouští

složitou kaskádu dějů, která vede k aklimaci na chlad. Samotné termosenzorické komponenty obou signalizací jsou ale stále nepotvrzeny. Vnímání teploty není lokalizované do speciálních organel či buněčných kompartmentů, ale probíhá na membráně, v cytosolu, membránách organel a také v samotném jádře.

Membrána je často označována za největší termosenzitivní strukturu v rostlinné buňce. Přestože mechanismus změn fyzikálních vlastností membrány v reakci na teplotní výkyvy je dobře vysvětlen, hypotéza membrány jako termosenzoru postrádá vysvětlení, jak se u rostlin signál o změně fluidity přeneše do buňky. Mechanismus přenosu signálu založený na změně konformace membránových proteinů v reakci na změnu fluidity je podrobně popsán u bakterií, ale u rostlin je analog DesK zatím neznámý. Funkce vápenatých kanálů jako mechanoreceptorů fluidity membrány by byla elegantním řešením i vzhledem k vápenatému vtoku v časně fázi signalizace. Vápenatý kanál, který by na změny fluidity přímo reagoval ale zatím nebyl u huseníčku nalezen. U rýže je hypotéza o přímé termosenzitivní funkci vápenatých kanálů rozpracována pro protein COLD1, ale pro její potvrzení zatím chybí dostatečné důkazy.

Dalším popsaným termosenzitivním mechanismem je změna konformace proteinů. Tento princip termosenzitivity je v současné době široce přijímán u proteinu ELF3, který je součástí proteinové komplexu EC, represoru genů teplotní odpovědi. EC reprimuje i *PIFs* geny, a hraje tak klíčovou roli v indukci kvetení. Nová studie z tohoto roku ale ukázala, že ELF3 reguluje teplotní odpověď i pomocí jiného mechanismu, zcela nezávislé na EC. Tato zjištění přináší spoustu nových otázek ohledně mechanismu, který byl považován za vysvětlený. Velkým přínosem pro tuto oblast výzkumu je pokrok v predikci struktury proteinů pomocí nástroje AlphaFold ([Jumper et al. 2021](#)). Možnost predikovat strukturu proteinů s téměř stejnou spolehlivostí jako krystalografické analýzy ([Kryshtafovych et al. 2021](#)) otvírá zcela nové možnosti pro výzkum chování proteinů při různých teplotních podmínkách.

Fungování phyB jako termosenzoru je taktéž široce přijímáno a potvrzeno u více rostlinných druhů. PhyB propojuje informace o teplotě a světelných podmínkách prostředí a skrz PIFs se podílí na regulaci celé řady vývojových procesů rostliny. Role ostatních fotoreceptorů ve vnímání teploty není ta dobře objasněna. Role fototropinů v reakci na chlad byla potvrzena u porostnice, ale u huseníčku není jejich podíl na vnímání teploty potvrzen. Funkce ostatních fotoreceptorů je obklopena ještě větším množstvím otázek. Mechanismus teplotní reverze, který je společný pro všechny fotoreceptory ([Galvão and Fankhauser 2015](#)), je ale elegantní možností jak díky rozdílné stabilitě aktivovaných chromoforů teplotu vnímat v různých časových rozmezích.

Další zajímavou oblastí výzkumu je role RNA a DNA. Termosenzitivní funkce RNA byla u živočichů objasněna již v minulosti. Její podíl na vnímání teploty u rostlin je rychle se rozvíjícím tématem a vzhledem k novým metodám genomiky můžeme očekávat rychlý pokrok v porozumění tohoto mechanismu. Role DNA byla naopak považována za obecně platnou, ale ukázalo se, že jako přímý termosenzor pravděpodobně nefunguje ([Cortijo et al. 2017](#)), přestože je role epigenetické regulace pro teplotní odpověď klíčová.

Podíl dalších organel na vnímání teploty je také obklopen velkým množstvím otázek. Retrogradní signalizace ze semiautonomních organel do jádra zcela jistě hraje v teplotní odpovědi roli, ale podíl na vnímání teploty není potvrzen. U chloroplastů jsou hypotézy o termosenzitivní funkci více rozpracovány, ale je potřeba si uvědomit, že teplota v chloroplastu neodpovídá teplotě v celé buňce. Vzhledem k tomu, že v chloroplastu dochází k absorpci světla, je teplota uvnitř této organely stabilně vyšší než ve zbytku rostlinné buňky. Stejně tak cytoskelet se nepochybně podílí na teplotní odpovědi. Zda ale funguje přímo jako termosenzor není jasné.

Objasnění schopnosti vnímat teplotu u rostlin s sebou nese mnohá úskalí. Hranice mezi termosenzorem a efektem termosenzitivní signalizace se u rostlin často smazává a znesnadňuje tak vědcům práci. Samotná definice termosenzoru je totiž problematická.

Vu et al. (2019) ve svém přehledovém článku definují termosenzor rostlin pomocí tří kritérií:

1. změna teploty přímo vede ke změně aktivity nebo konformace termosenzoru,
2. tato změna je nezbytně nutná pro termosenzitivní signalizaci,
3. tato změna vede k teplotní odpovědi.

Takovéto strojené definování se může zdát zbytečné, ale vzhledem ke komplexnosti rostlinného vnímání teploty je naprosto nezbytné. Sama jsem se při psaní této práce nespočetněkrát setkala se záměnou termosenzoru a efektoru termosenzitivní signalizace. Například zmíněná histonová varianta H2A.Z (viz kapitola 7.1.) splňuje dvě ze tří těchto kritérií a dlouho byla za termosenzor považována. Postupně se ale ukázalo, že nevnímá teplotní změny přímo, ale je regulována downstream od jiné signalizace.

Dalším problémem je i úzké propojení abiotických stresů. Stres vysokou teplotou je často doprovázen stresem z vysokého osvětlení, suchem a osmotickým stresem. Signální dráhy těchto abiotických stresorů se navíc překrývají a intenzivně spolu komunikují (Suzuki et al. 2012).

Výzkum problematiky termosenzitivity se často dává do souvislosti se šlechtěním plodin odolných globálnímu oteplování. Tato představa je ale přinejmenším zkratkovitá. Globální oteplování může přinést mnohem komplexnější změnu klimatu než zvýšení teploty a představovat si porozumění teplotní signalizace a následnou genetickou modifikaci nebo šlechtění rostlin jako jednoduché řešení je skutečně krátkozraké.

Jak tedy rostliny vnímají teplotu? Tato jednoduchá otázka si na své zodpovězení bude muset ještě počkat. V posledních letech, ale vědci postupně získali alespoň částečnou odpověď. Budoucí výzkum však má před sebou ještě spoustu výzev a s rychle postupujícím globálním oteplováním se tato otázka stává víc a víc palčivou. Nezbyvá tedy než doufat, že si vědci zachovají chladnou hlavu.

11. Seznam literatury

- Aguilar, Pablo S., and Diego de Mendoza. 2006. "Control of Fatty Acid Desaturation: A Mechanism Conserved from Bacteria to Humans." *Molecular Microbiology* 62 (6): 1507–14.
- Aguilar, P. S., J. E. Cronan Jr, and D. de Mendoza. 1998. "A *Bacillus Subtilis* Gene Induced by Cold Shock Encodes a Membrane Phospholipid Desaturase." *Journal of Bacteriology* 180 (8): 2194–2200.
- Aguilar, P. S., A. M. Hernandez-Arriaga, L. E. Cybulski, A. C. Erazo, and D. de Mendoza. 2001. "Molecular Basis of Thermosensing: A Two-Component Signal Transduction Thermometer in *Bacillus Subtilis*." *The EMBO Journal* 20 (7): 1681–91.
- Ahmed, Ruhi, and Roger F. Duncan. 2004. "Translational Regulation of Hsp90 mRNA: AUG-PROXIMAL 5'-UNTRANSLATED REGION ELEMENTS ESSENTIAL FOR PREFERENTIAL HEAT SHOCK TRANSLATION*." *The Journal of Biological Chemistry* 279 (48): 49919–30.
- Albanesi, Daniela, Mariana Martín, Felipe Trajtenberg, María C. Mansilla, Ahmed Haouz, Pedro M. Alzari, Diego de Mendoza, and Alejandro Buschiazzi. 2009. "Structural Plasticity and Catalysis Regulation of a Thermosensor Histidine Kinase." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106 (38): 16185–90.
- Amasino, Richard. 2010. "Seasonal and Developmental Timing of Flowering." *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology* 61 (6): 1001–13.
- Andrés, Fernando, and George Coupland. 2012. "The Genetic Basis of Flowering Responses to Seasonal Cues." *Nature Reviews. Genetics* 13 (9): 627–39.
- Balasubramanian, Sureshkumar, Sridevi Sureshkumar, Janne Lempe, and Detlef Weigel. 2006. "Potent Induction of Arabidopsis Thaliana Flowering by Elevated Growth Temperature." *PLoS Genetics* 2 (7): e106.
- Benham, Christopher D., Martin J. Gunthorpe, and John B. Davis. 2003. "TRPV Channels as Temperature Sensors." *Cell Calcium* 33 (5-6): 479–87.
- Benn, Geoffrey, Marta Bjornson, Haiyan Ke, Amancio De Souza, Edward I. Balmond, Jared T. Shaw, and Katayoon Dehesh. 2016. "Plastidial Metabolite MEcPP Induces a Transcriptionally Centered Stress-Response Hub via the Transcription Factor CAMTA3." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113 (31): 8855–60.
- Burgie, E. Sethe, Zachary T. K. Gannam, Katrice E. McLoughlin, Christopher D. Sherman, Alex S. Holehouse, Robert J. Stankey, and Richard D. Vierstra. 2021. "Differing Biophysical Properties Underpin the Unique Signaling Potentials within the Plant Phytochrome Photoreceptor Families." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 118 (22). <https://doi.org/10.1073/pnas.2105649118>.
- Butler, W. L., K. H. Norris, H. W. Siegelman, and S. B. Hendricks. 1959. "DETECTION, ASSAY, AND PRELIMINARY PURIFICATION OF THE PIGMENT

CONTROLLING PHOTORESPONSIVE DEVELOPMENT OF PLANTS.”

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 45 (12): 1703–8.

- Capovilla, Giovanna, Markus Schmid, and David Posé. 2015. “Control of Flowering by Ambient Temperature.” *Journal of Experimental Botany* 66 (1): 59–69.
- Chahtane, Hicham, Woohyun Kim, and Luis Lopez-Molina. 2017. “Primary Seed Dormancy: A Temporally Multilayered Riddle Waiting to Be Unlocked.” *Journal of Experimental Botany* 68 (4): 857–69.
- Chen, Xuexue, Yanglin Ding, Yongqing Yang, Chunpeng Song, Baoshan Wang, Shuhua Yang, Yan Guo, and Zhizhong Gong. 2021. “Protein Kinases in Plant Responses to Drought, Salt, and Cold Stress.” *Journal of Integrative Plant Biology* 63 (1): 53–78.
- Choi, Dongjin, Hye Ji Oh, Chul Jun Goh, Kangseok Lee, and Yoonsoo Hahn. 2015. “Heat Shock RNA 1, Known as a Eukaryotic Temperature-Sensing Noncoding RNA, Is of Bacterial Origin.” *Journal of Microbiology and Biotechnology* 25 (8): 1234–40.
- Chung, Betty Y. W., Martin Balcerowicz, Marco Di Antonio, Katja E. Jaeger, Feng Geng, Krzysztof Franaszek, Poppy Marriott, Ian Brierley, Andrew E. Firth, and Philip A. Wigge. 2020. “An RNA Thermoswitch Regulates Daytime Growth in Arabidopsis.” *Nature Plants* 6 (5): 522–32.
- Collado, Javier, Maria Kalemanov, Felix Campelo, Clélia Bourgoing, Ffion Thomas, Robbie Loewith, Antonio Martínez-Sánchez, Wolfgang Baumeister, Christopher J. Stefan, and Rubén Fernández-Busnadiego. 2019. “Tricalbin-Mediated Contact Sites Control ER Curvature to Maintain Plasma Membrane Integrity.” *Developmental Cell* 51 (4): 476–87.e7.
- Corbesier, Laurent, Coral Vincent, Seonghoe Jang, Fabio Fornara, Qingzhi Fan, Iain Searle, Antonis Giakountis, et al. 2007. “FT Protein Movement Contributes to Long-Distance Signaling in Floral Induction of Arabidopsis.” *Science* 316 (5827): 1030–33.
- Cortijo, Sandra, Varodom Charoensawan, Anna Brestovitsky, Ruth Buning, Charles Ravarani, Daniela Rhodes, John van Noort, Katja E. Jaeger, and Philip A. Wigge. 2017. “Transcriptional Regulation of the Ambient Temperature Response by H2A.Z Nucleosomes and HSF1 Transcription Factors in Arabidopsis.” *Molecular Plant* 10 (10): 1258–73.
- Cournia, Zoe, Toby W. Allen, Ioan Andricioaei, Bruno Antonny, Daniel Baum, Grace Brannigan, Nicolae-Viorel Buchete, et al. 2015. “Membrane Protein Structure, Function, and Dynamics: A Perspective from Experiments and Theory.” *The Journal of Membrane Biology* 248 (4): 611–40.
- Cybulski, Larisa E., Mariana Martín, María C. Mansilla, Ariel Fernández, and Diego de Mendoza. 2010. “Membrane Thickness Cue for Cold Sensing in a Bacterium.” *Current Biology: CB* 20 (17): 1539–44.
- Cybulski, Larisa E., Gloria del Solar, Patricio O. Craig, Manuel Espinosa, and Diego de Mendoza. 2004. “Bacillus Subtilis DesR Functions as a Phosphorylation-Activated Switch to Control Membrane Lipid Fluidity.” *The Journal of Biological Chemistry* 279 (38): 39340–47.

- Dickinson, Patrick J., Manoj Kumar, Claudia Martinho, Seong Jeon Yoo, Hui Lan, George Artavanis, Varodom Charoensawan, et al. 2018. "Chloroplast Signaling Gates Thermotolerance in Arabidopsis." *Cell Reports* 22 (7): 1657–65.
- Ding, Yiliang, Yin Tang, Chun Kit Kwok, Yu Zhang, Philip C. Bevilacqua, and Sarah M. Assmann. 2014. "In Vivo Genome-Wide Profiling of RNA Secondary Structure Reveals Novel Regulatory Features." *Nature* 505 (7485): 696–700.
- Dlouhý, Ondřej, Irena Kurasová, Václav Karlický, Uroš Javornik, Primož Šket, Nia Z. Petrova, Sashka B. Krumova, et al. 2020. "Modulation of Non-Bilayer Lipid Phases and the Structure and Functions of Thylakoid Membranes: Effects on the Water-Soluble Enzyme Violaxanthin de-Epoxidase." *Scientific Reports* 10 (1): 11959.
- Edwards, Kieron D., James R. Lynn, Péter Gyula, Ferenc Nagy, and Andrew J. Millar. 2005. "Natural Allelic Variation in the Temperature-Compensation Mechanisms of the Arabidopsis Thaliana Circadian Clock." *Genetics* 170 (1): 387–400.
- Eichenberg, K., L. Hennig, A. Martin, and E. Schäfer. 2000. "Variation in Dynamics of Phytochrome A in Arabidopsis ecotypes and Mutants." *Plant, Cell & Environment* 23 (3): 311–19.
- Falcone, Deane L., Joseph P. Ogas, and Chris R. Somerville. 2004. "Regulation of Membrane Fatty Acid Composition by Temperature in Mutants of Arabidopsis with Alterations in Membrane Lipid Composition." *BMC Plant Biology* 4 (September): 17.
- Falconi, M., B. Colonna, G. Prosseda, G. Micheli, and C. O. Gualerzi. 1998. "Thermoregulation of Shigella and Escherichia Coli EIEC Pathogenicity. A Temperature-Dependent Structural Transition of DNA Modulates Accessibility of virF Promoter to Transcriptional Repressor H-NS." *The EMBO Journal* 17 (23): 7033–43.
- Fernández, Virginia, Yasuyuki Takahashi, José Le Gourrierc, and George Coupland. 2016. "Photoperiodic and Thermosensory Pathways Interact through CONSTANS to Promote Flowering at High Temperature under Short Days." *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology* 86 (5): 426–40.
- Finka, Andrija, America Farinia Henriquez Cuendet, Frans J. M. Maathuis, Younousse Saidi, and Pierre Goloubinoff. 2012. "Plasma Membrane Cyclic Nucleotide Gated Calcium Channels Control Land Plant Thermal Sensing and Acquired Thermotolerance." *The Plant Cell* 24 (8): 3333–48.
- Fuente van Bentem, Sergio de la, Dorothea Anrather, Elisabeth Roitinger, Armin Djamei, Thomas Hufnagl, Andrea Barta, Edina Csaszar, Ilse Dohnal, David Lecourieux, and Heribert Hirt. 2006. "Phosphoproteomics Reveals Extensive in Vivo Phosphorylation of Arabidopsis Proteins Involved in RNA Metabolism." *Nucleic Acids Research* 34 (11): 3267–78.
- Fujii, Yuta, Hiroyuki Tanaka, Naotake Konno, Yuka Ogasawara, Noriko Hamashima, Saori Tamura, Satoshi Hasegawa, Yoshio Hayasaki, Koji Okajima, and Yutaka Kodama. 2017. "Phototropin Perceives Temperature Based on the Lifetime of Its Photoactivated State." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114 (34): 9206–11.
- Fujimoto, Toyoshi, and Ingela Parmryd. 2016. "Interleaflet Coupling, Pinning, and Leaflet

- Asymmetry-Major Players in Plasma Membrane Nanodomain Formation.” *Frontiers in Cell and Developmental Biology* 4: 155.
- Furt, F., F. Simon-Plas, and S. Mongrand. 2011. “The Plant Plasma Membrane. Plant Cell Monographs.” Springer-Verlag Berlin.
- Furuya, Tomoyuki, Daisuke Matsuoka, and Takashi Nanmori. 2014. “Membrane Rigidification Functions Upstream of the MEKK1-MKK2-MPK4 Cascade during Cold Acclimation in Arabidopsis Thaliana.” *FEBS Letters* 588 (11): 2025–30.
- Galvão, Vinicius Costa, and Christian Fankhauser. 2015. “Sensing the Light Environment in Plants: Photoreceptors and Early Signaling Steps.” *Current Opinion in Neurobiology* 34 (October): 46–53.
- Gao, Fei, Xiaowei Han, Jianhai Wu, Shuzhi Zheng, Zhonglin Shang, Daye Sun, Rengang Zhou, and Bing Li. 2012. “A Heat-Activated Calcium-Permeable Channel--Arabidopsis Cyclic Nucleotide-Gated Ion Channel 6--Is Involved in Heat Shock Responses.” *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology* 70 (6): 1056–69.
- Gil, Kyung-Eun, Mi-Jeong Park, Hyo-Jun Lee, Young-Joon Park, Shin-Hee Han, Young-Ju Kwon, Pil Joon Seo, Jae-Hoon Jung, and Chung-Mo Park. 2017. “Alternative Splicing Provides a Proactive Mechanism for the Diurnal CONSTANS Dynamics in Arabidopsis Photoperiodic Flowering.” *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology* 89 (1): 128–40.
- Gould, Peter D., James C. W. Locke, Camille Larue, Megan M. Southern, Seth J. Davis, Shigeru Hanano, Richard Moyle, et al. 2006. “The Molecular Basis of Temperature Compensation in the Arabidopsis Circadian Clock.” *The Plant Cell* 18 (5): 1177–87.
- Hahm, Joseph, Keunhwa Kim, Yongjian Qiu, and Meng Chen. 2020. “Increasing Ambient Temperature Progressively Disassembles Arabidopsis Phytochrome B from Individual Photobodies with Distinct Thermostabilities.” *Nature Communications* 11 (1): 1660.
- Hayes, Scott. 2020. “Interaction of Light and Temperature Signalling in Plants.” *eLS*. Wiley. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0027978>.
- Hazel, J. R. 1995. “Thermal Adaptation in Biological Membranes: Is Homeoviscous Adaptation the Explanation?” *Annual Review of Physiology* 57: 19–42.
- Heckathorn, S. A., C. A. Downs, T. D. Sharkey, and J. S. Coleman. 1998. “The Small, Methionine-Rich Chloroplast Heat-Shock Protein Protects Photosystem II Electron Transport during Heat Stress.” *Plant Physiology* 116 (1): 439–44.
- Hoang, Xuan Lan Thi, Sylva Prerostova, Nguyen Binh Anh Thu, Nguyen Phuong Thao, Radomira Vankova, and Lam-Son Phan Tran. 2021. “Histidine Kinases: Diverse Functions in Plant Development and Responses to Environmental Conditions.” *Annual Review of Plant Biology* 72 (June): 297–323.
- Huang, C., H. Lin, S. Li, and G. Wang. 1997. “Influence of the Positions of Cis Double Bonds in the Sn-2-Acyl Chain of Phosphatidylethanolamine on the Bilayer’s Melting Behavior.” *The Journal of Biological Chemistry* 272 (35): 21917–26.
- Huang, Xu, Qian Zhang, Yupei Jiang, Chuanwei Yang, Qianyue Wang, and Lin Li. 2018. “Shade-Induced Nuclear Localization of PIF7 Is Regulated by Phosphorylation and

- 14-3-3 Proteins in Arabidopsis.” *eLife* 7 (June). <https://doi.org/10.7554/eLife.31636>.
- Huo, Ruxue, Zhenning Liu, Xiaolin Yu, and Zongyun Li. 2020. “The Interaction Network and Signaling Specificity of Two-Component System in Arabidopsis.” *International Journal of Molecular Sciences* 21 (14). <https://doi.org/10.3390/ijms21144898>.
- Hwang, Ildoo, Huei-Chi Chen, and Jen Sheen. 2002. “Two-Component Signal Transduction Pathways in Arabidopsis.” *Plant Physiology* 129 (2): 500–515.
- Iba, Koh. 2002. “Acclimative Response to Temperature Stress in Higher Plants: Approaches of Gene Engineering for Temperature Tolerance.” *Annual Review of Plant Biology* 53: 225–45.
- IPCC, Working Group III. n.d. “Climate Change 2022: Mitigation of Climate Change.” Accessed July 27, 2022. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg3/>.
- Jaillais, Yvon, and Thomas Ott. 2020. “The Nanoscale Organization of the Plasma Membrane and Its Importance in Signaling: A Proteolipid Perspective.” *Plant Physiology* 182 (4): 1682–96.
- James, Allan B., Stuart Sullivan, and Hugh G. Nimmo. 2018. “Global Spatial Analysis of Arabidopsis Natural Variants Implicates 5’UTR Splicing of LATE ELONGATED HYPOCOTYL in Responses to Temperature.” *Plant, Cell & Environment* 41 (7): 1524–38.
- James, Allan B., Naeem Hasan Syed, Simon Bordage, Jacqueline Marshall, Gillian A. Nimmo, Gareth I. Jenkins, Pawel Herzyk, John W. S. Brown, and Hugh G. Nimmo. 2012. “Alternative Splicing Mediates Responses of the Arabidopsis Circadian Clock to Temperature Changes.” *The Plant Cell* 24 (3): 961–81.
- Jouhet, Juliette. 2013. “Importance of the Hexagonal Lipid Phase in Biological Membrane Organization.” *Frontiers in Plant Science* 4 (December): 494.
- Jumper, John, Richard Evans, Alexander Pritzel, Tim Green, Michael Figurnov, Olaf Ronneberger, Kathryn Tunyasuvunakool, et al. 2021. “Highly Accurate Protein Structure Prediction with AlphaFold.” *Nature* 596 (7873): 583–89.
- Jung, Chang Gyo, Sun-Goo Hwang, Yong Chan Park, Hyeon Mi Park, Dong Sub Kim, Duck Hwan Park, and Cheol Seong Jang. 2015. “Molecular Characterization of the Cold- and Heat-Induced Arabidopsis PXL1 Gene and Its Potential Role in Transduction Pathways under Temperature Fluctuations.” *Journal of Plant Physiology* 176 (March): 138–46.
- Jung, Jae-Hoon, Antonio D. Barbosa, Stephanie Hutin, Janet R. Kumita, Mingjun Gao, Dorothee Derwort, Catarina S. Silva, et al. 2020. “A Prion-like Domain in ELF3 Functions as a Thermosensor in Arabidopsis.” *Nature* 585 (7824): 256–60.
- Jung, Jae-Hoon, Mirela Domijan, Cornelia Klose, Surojit Biswas, Daphne Ezer, Mingjun Gao, Asif Khan Khattak, et al. 2016. “Phytochromes Function as Thermosensors in Arabidopsis.” *Science* 354 (6314): 886–89.
- Kaiserli, Eirini, Katalin Páldi, Liz O’Donnell, Olga Batalov, Ullas V. Pedmale, Dmitri A. Nusinow, Steve A. Kay, and Joanne Chory. 2015. “Integration of Light and Photoperiodic Signaling in Transcriptional Nuclear Foci.” *Developmental Cell* 35 (3): 311–21.

- Kaplenig, D., C. Bertel, E. Arc, R. Villscheider, M. Ralser, F. Kolář, G. Wos, K. Hülber, I. Kranner, and G. Neuner. 2022. “Repeated Colonization of Alpine Habitats by *Arabidopsis Arenosa* Viewed through Freezing Resistance and Ice Management Strategies.” *Plant Biology*, July. <https://doi.org/10.1111/plb.13454>.
- Kendall, Sarah L., Anja Hellwege, Poppy Marriot, Celina Whalley, Ian A. Graham, and Steven Penfield. 2011. “Induction of Dormancy in *Arabidopsis* Summer Annuals Requires Parallel Regulation of DOG1 and Hormone Metabolism by Low Temperature and CBF Transcription Factors.” *The Plant Cell* 23 (7): 2568–80.
- Kinoshita, Atsuko, and René Richter. 2020. “Genetic and Molecular Basis of Floral Induction in *Arabidopsis Thaliana*.” *Journal of Experimental Botany* 71 (9): 2490–2504.
- Klose, Cornelia, Filippo Venezia, Andrea Hussong, Stefan Kircher, Eberhard Schäfer, and Christian Fleck. 2015. “Systematic Analysis of How Phytochrome B Dimerization Determines Its Specificity.” *Nature Plants* 1 (July): 15090.
- Knight, H., A. J. Trewavas, and M. R. Knight. 1996. “Cold Calcium Signaling in *Arabidopsis* Involves Two Cellular Pools and a Change in Calcium Signature after Acclimation.” *The Plant Cell* 8 (3): 489–503.
- Kortmann, Jens, and Franz Narberhaus. 2012. “Bacterial RNA Thermometers: Molecular Zippers and Switches.” *Nature Reviews. Microbiology* 10 (4): 255–65.
- Kostaki, Kalliopi-Ioanna, Aude Coupel-Ledru, Verity C. Bonnell, Mathilda Gustavsson, Peng Sun, Fiona J. McLaughlin, Donald P. Fraser, et al. 2020. “Guard Cells Integrate Light and Temperature Signals to Control Stomatal Aperture.” *Plant Physiology* 182 (3): 1404–19.
- Kryshtafovych, Andriy, Torsten Schwede, Maya Topf, Krzysztof Fidelis, and John Moutl. 2021. “Critical Assessment of Methods of Protein Structure Prediction (CASP)-Round XIV.” *Proteins* 89 (12): 1607–17.
- Kumar, S. Vinod, Doris Lucyshyn, Katja E. Jaeger, Enriqueta Alós, Elizabeth Alvey, Nicholas P. Harberd, and Philip A. Wigge. 2012. “Transcription Factor PIF4 Controls the Thermosensory Activation of Flowering.” *Nature* 484 (7393): 242–45.
- Kumar, S. Vinod, and Philip A. Wigge. 2010. “H2A.Z-Containing Nucleosomes Mediate the Thermosensory Response in *Arabidopsis*.” *Cell* 140 (1): 136–47.
- Laloum, Tom, Guiomar Martín, and Paula Duque. 2018. “Alternative Splicing Control of Abiotic Stress Responses.” *Trends in Plant Science* 23 (2): 140–50.
- Legris, Martina, Cornelia Klose, E. Sethe Burgie, Cecilia Costigliolo Rojas Rojas, Maximiliano Neme, Andreas Hiltbrunner, Philip A. Wigge, Eberhard Schäfer, Richard D. Vierstra, and Jorge J. Casal. 2016. “Phytochrome B Integrates Light and Temperature Signals in *Arabidopsis*.” *Science* 354 (6314): 897–900.
- Leijten, Willeke, Ronald Koes, Ilja Roobeek, and Giovanna Frugis. 2018. “Translating Flowering Time From *Arabidopsis Thaliana* to Brassicaceae and Asteraceae Crop Species.” *Plants* 7 (4). <https://doi.org/10.3390/plants7040111>.
- Leivar, Pablo, and Elena Monte. 2014. “PIFs: Systems Integrators in Plant Development.” *The Plant Cell* 26 (1): 56–78.

- Li, Lin, Karin Ljung, Ghislain Breton, Robert J. Schmitz, Jose Pruneda-Paz, Chris Cowing-Zitron, Benjamin J. Cole, et al. 2012. "Linking Photoreceptor Excitation to Changes in Plant Architecture." *Genes & Development* 26 (8): 785–90.
- Liu, Qing, Qin Wang, Bin Liu, Wei Wang, Xu Wang, Joon Park, Zhenming Yang, Xinglin Du, Mingdi Bian, and Chentao Lin. 2016. "The Blue Light-Dependent Polyubiquitination and Degradation of Arabidopsis Cryptochrome2 Requires Multiple E3 Ubiquitin Ligases." *Plant & Cell Physiology* 57 (10): 2175–86.
- Liu, Ziyang, Yuxin Jia, Yanglin Ding, Yiting Shi, Zhen Li, Yan Guo, Zhizhong Gong, and Shuhua Yang. 2017. "Plasma Membrane CRPK1-Mediated Phosphorylation of 14-3-3 Proteins Induces Their Nuclear Import to Fine-Tune CBF Signaling during Cold Response." *Molecular Cell* 66 (1): 117–28.e5.
- Los, Dmitry A., and Norio Murata. 2004. "Membrane Fluidity and Its Roles in the Perception of Environmental Signals." *Biochimica et Biophysica Acta* 1666 (1-2): 142–57.
- Luckey, Mary. 2014. *Membrane Structural Biology: With Biochemical and Biophysical Foundations*. Cambridge University Press.
- Malerba, Massimo, Paolo Crosti, and Raffaella Cerana. 2010. "Effect of Heat Stress on Actin Cytoskeleton and Endoplasmic Reticulum of Tobacco BY-2 Cultured Cells and Its Inhibition by CO₂." *Protoplasma* 239 (1-4): 23–30.
- Malinsky, Jan, Miroslava Opekarová, Guido Grossmann, and Widmar Tanner. 2013. "Membrane Microdomains, Rafts, and Detergent-Resistant Membranes in Plants and Fungi." *Annual Review of Plant Biology* 64: 501–29.
- Marchetti, Fernanda, Maximiliano Cainzos, Milagros Cascallares, Ayelén Mariana Distéfano, Nicolás Setzes, Gabriel Alejandro López, Eduardo Zabaleta, and Gabriela Carolina Pagnussat. 2021. "Heat Stress in Marchantia Polymorpha: Sensing and Mechanisms Underlying a Dynamic Response." *Plant, Cell & Environment* 44 (7): 2134–49.
- Marrink, Siewert-Jan, and Alan E. Mark. 2004. "Molecular View of Hexagonal Phase Formation in Phospholipid Membranes." *Biophysical Journal* 87 (6): 3894–3900.
- Matsuda, Osamu, Hikaru Sakamoto, Tadafumi Hashimoto, and Koh Iba. 2005. "A Temperature-Sensitive Mechanism That Regulates Post-Translational Stability of a Plastidial Omega-3 Fatty Acid Desaturase (FAD8) in Arabidopsis Leaf Tissues." *The Journal of Biological Chemistry* 280 (5): 3597–3604.
- Ma, Yun, Xiaoyan Dai, Yunyuan Xu, Wei Luo, Xiaoming Zheng, Dali Zeng, Yajun Pan, et al. 2015. "COLD1 Confers Chilling Tolerance in Rice." *Cell* 160 (6): 1209–21.
- Meer, Gerrit van, Dennis R. Voelker, and Gerald W. Feigenson. 2008. "Membrane Lipids: Where They Are and How They Behave." *Nature Reviews. Molecular Cell Biology* 9 (2): 112–24.
- Meyer, Markus, Mireya Plass, Jorge Pérez-Valle, Eduardo Eyra, and Josep Vilardell. 2011. "Deciphering 3' ss Selection in the Yeast Genome Reveals an RNA Thermosensor That Mediates Alternative Splicing." *Molecular Cell* 43 (6): 1033–39.
- Mironov, K. S., E. G. Maksimov, G. V. Maksimov, and D. A. Los. 2012. "Feedback between Fluidity of Membranes and Transcription of the desB Gene for the ω₃-Desaturase in the

- Cyanobacterium Synechocystis.” *Molecular Biology* 46 (1): 134–41.
- Mishkind, Michael, Joop E. M. Vermeer, Essam Darwish, and Teun Munnik. 2009. “Heat Stress Activates Phospholipase D and Triggers PIP Accumulation at the Plasma Membrane and Nucleus.” *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology* 60 (1): 10–21.
- Mori, Kendo, Na Renhu, Maho Naito, Aki Nakamura, Hayato Shiba, Tsuyoshi Yamamoto, Takuya Suzuki, Hidetoshi Iida, and Kenji Miura. 2018. “Ca²⁺-Permeable Mechanosensitive Channels MCA1 and MCA2 Mediate Cold-Induced Cytosolic Ca²⁺ Increase and Cold Tolerance in Arabidopsis.” *Scientific Reports* 8 (1): 550.
- Müller, J., D. Menzel, and J. Samaj. 2007. “Cell-Type-Specific Disruption and Recovery of the Cytoskeleton in Arabidopsis Thaliana Epidermal Root Cells upon Heat Shock Stress.” *Protoplasma* 230 (3-4): 231–42.
- Narberhaus, Franz. 2010. “Translational Control of Bacterial Heat Shock and Virulence Genes by Temperature-Sensing mRNAs.” *RNA Biology* 7 (1): 84–89.
- Nickels, Jonathan D., Micholas Dean Smith, Richard J. Alsop, Sebastian Himbert, Ahmad Yahya, Destini Cordner, Piotr Zolnierczuk, et al. 2019. “Lipid Rafts: Buffers of Cell Membrane Physical Properties.” *The Journal of Physical Chemistry. B* 123 (9): 2050–56.
- Nusinow, Dmitri A., Anne Helfer, Elizabeth E. Hamilton, Jasmine J. King, Takato Imaizumi, Thomas F. Schultz, Eva M. Farré, and Steve A. Kay. 2011. “The ELF4-ELF3-LUX Complex Links the Circadian Clock to Diurnal Control of Hypocotyl Growth.” *Nature* 475 (7356): 398–402.
- O’Quin, Jami B., Linda Bourassa, Daiyuan Zhang, Jay M. Shockey, Satinder K. Gidda, Spencer Fosnot, Kent D. Chapman, Robert T. Mullen, and John M. Dyer. 2010. “Temperature-Sensitive Post-Translational Regulation of Plant Omega-3 Fatty-Acid Desaturases Is Mediated by the Endoplasmic Reticulum-Associated Degradation Pathway.” *The Journal of Biological Chemistry* 285 (28): 21781–96.
- Pardi, Sarah A., and Dmitri A. Nusinow. 2021. “Out of the Dark and Into the Light: A New View of Phytochrome Photobodies.” *Frontiers in Plant Science* 12 (August): 732947.
- Pokorna, J., K. Schwarzerova, S. Zelenkova, J. Petrasek, I. Janotova, V. Capkova, and Z. Opatrny. 2004. “Sites of Actin Filament Initiation and Reorganization in Cold-Treated Tobacco Cells.” *Plant, Cell & Environment* 27 (5): 641–53.
- Posé, David, Leonie Verhage, Felix Ott, Levi Yant, Johannes Mathieu, Gerco C. Angenent, Richard G. H. Immink, and Markus Schmid. 2013. “Temperature-Dependent Regulation of Flowering by Antagonistic FLM Variants.” *Nature* 503 (7476): 414–17.
- Preußner, Marco, Gesine Goldammer, Alexander Neumann, Tom Haltenhof, Pia Rautenstrauch, Michaela Müller-McNicoll, and Florian Heyd. 2017. “Body Temperature Cycles Control Rhythmic Alternative Splicing in Mammals.” *Molecular Cell* 67 (3): 433–46.e4.
- Ruiz-Lopez, Noemi, Jessica Pérez-Sancho, Alicia Esteban del Valle, Richard P. Haslam, Steffen Vanneste, Rafael Catalá, Carlos Perea-Resa, et al. 2020. “Synaptotagmins

Maintain Diacylglycerol Homeostasis at Endoplasmic Reticulum-Plasma Membrane Contact Sites during Abiotic Stress.” *bioRxiv*.
<https://doi.org/10.1101/2020.07.28.222919>.

- Rütgers, Mark, Ligia Segatto Muranaka, Miriam Schulz-Raffelt, Sylvia Thoms, Juliane Schurig, Felix Willmund, and Michael Schroda. 2017. “Not Changes in Membrane Fluidity but Proteotoxic Stress Triggers Heat Shock Protein Expression in *Chlamydomonas Reinhardtii*.” *Plant, Cell & Environment* 40 (12): 2987–3001.
- Saidi, Younousse, Andrija Finka, Maude Muriset, Zohar Bromberg, Yoram G. Weiss, Frans J. M. Maathuis, and Pierre Goloubinoff. 2009. “The Heat Shock Response in Moss Plants Is Regulated by Specific Calcium-Permeable Channels in the Plasma Membrane.” *The Plant Cell* 21 (9): 2829–43.
- Saita, Emilio A., and Diego de Mendoza. 2015. “Thermosensing via Transmembrane Protein-Lipid Interactions.” *Biochimica et Biophysica Acta* 1848 (9): 1757–64.
- Sakai, A., and K. Otsuka. 1970. “Freezing Resistance of Alpine Plants.” *Ecology* 51 (4): 665–71.
- Sawa, Mariko, Steve A. Kay, and Takato Imaizumi. 2008. “Photoperiodic Flowering Occurs under Internal and External Coincidence.” *Plant Signaling & Behavior* 3 (4): 269–71.
- Schaller, G. Eric, Joseph J. Kieber, and Shin-Han Shiu. 2008. “Two-Component Signaling Elements and Histidyl-Aspartyl Phosphorelays.” *The Arabidopsis Book / American Society of Plant Biologists* 6 (July): e0112.
- Schaller, Susann, Dariusz Latowski, Małgorzata Jemioła-Rzemińska, Christian Wilhelm, Kazimierz Strzałka, and Reimund Goss. 2010. “The Main Thylakoid Membrane Lipid Monogalactosyldiacylglycerol (MGDG) Promotes the de-Epoxidation of Violaxanthin Associated with the Light-Harvesting Complex of Photosystem II (LHCII).” *Biochimica et Biophysica Acta* 1797 (3): 414–24.
- Shamovsky, Ilya, Maxim Ivannikov, Eugene S. Kandel, David Gershon, and Evgeny Nudler. 2006. “RNA-Mediated Response to Heat Shock in Mammalian Cells.” *Nature* 440 (7083): 556–60.
- Shen, Hui, Xiangbin Zhong, Fangfang Zhao, Yanmei Wang, Bingxiao Yan, Qun Li, Genyun Chen, et al. 2015. “Overexpression of Receptor-like Kinase ERECTA Improves Thermotolerance in Rice and Tomato.” *Nature Biotechnology* 33 (9): 996–1003.
- Shiu, S. H., and A. B. Bleeker. 2001a. “Receptor-like Kinases from *Arabidopsis* Form a Monophyletic Gene Family Related to Animal Receptor Kinases.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98 (19): 10763–68.
- Shiu, S. H., and A. B. Bleeker. 2001b. “Plant Receptor-like Kinase Gene Family: Diversity, Function, and Signaling.” *Science’s STKE: Signal Transduction Knowledge Environment* 2001 (113): re22.
- Sinensky, M. 1974. “Homeoviscous Adaptation--a Homeostatic Process That Regulates the Viscosity of Membrane Lipids in *Escherichia Coli*.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 71 (2): 522–25.
- Singer, S. J., and G. L. Nicolson. 1972. “The Fluid Mosaic Model of the Structure of Cell

- Membranes.” *Science* 175 (4023): 720–31.
- Smit, M. H. de, and J. van Duin. 1990. “Secondary Structure of the Ribosome Binding Site Determines Translational Efficiency: A Quantitative Analysis.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87 (19): 7668–72.
- Somero, G. N. 1995. “Proteins and Temperature.” *Annual Review of Physiology* 57: 43–68.
- Sun, Ai-Zhen, and Fang-Qing Guo. 2016. “Chloroplast Retrograde Regulation of Heat Stress Responses in Plants.” *Frontiers in Plant Science* 7 (March): 398.
- Suri, Sarabjeet S., and Rajinder S. Dhindsa. 2008. “A Heat-Activated MAP Kinase (HAMK) as a Mediator of Heat Shock Response in Tobacco Cells.” *Plant, Cell & Environment* 31 (2): 218–26.
- Suzuki, Nobuhiro, Shai Koussevitzky, Ron Mittler, and Gad Miller. 2012. “ROS and Redox Signalling in the Response of Plants to Abiotic Stress.” *Plant, Cell & Environment* 35 (2): 259–70.
- Tajima, Takeomi, Atsushi Oda, Mayu Nakagawa, Hiroshi Kamada, and Tsuyoshi Mizoguchi. 2007. “Natural Variation of Polyglutamine Repeats of a Circadian Clock Gene *ELF3* in *Arabidopsis*.” *Plant Biotechnology* 24 (2): 237–40.
- Tang, Guo-Qing, William P. Novitzky, H. Carol Griffin, Steven C. Huber, and Ralph E. Dewey. 2005. “Oleate Desaturase Enzymes of Soybean: Evidence of Regulation through Differential Stability and Phosphorylation.” *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology* 44 (3): 433–46.
- Testerink, Christa, and Teun Munnik. 2005. “Phosphatidic Acid: A Multifunctional Stress Signaling Lipid in Plants.” *Trends in Plant Science* 10 (8): 368–75.
- Tsvetkova, Nelly M., Ibolya Horváth, Zsolt Török, Willem F. Wolkers, Zsolt Balogi, Natalia Shigapova, Lois M. Crowe, et al. 2002. “Small Heat-Shock Proteins Regulate Membrane Lipid Polymorphism.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 (21): 13504–9.
- Undurraga, Soledad Francisca, Maximilian Oliver Press, Matthieu Legendre, Nora Bujdoso, Jacob Bale, Hui Wang, Seth J. Davis, Kevin J. Verstrepen, and Christine Queitsch. 2012. “Background-Dependent Effects of Polyglutamine Variation in the *Arabidopsis* *Thaliana* Gene *ELF3*.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109 (47): 19363–67.
- Urano, Daisuke, Jin-Gui Chen, José Ramón Botella, and Alan M. Jones. 2013. “Heterotrimeric G Protein Signalling in the Plant Kingdom.” *Open Biology* 3 (3): 120186.
- Van Petegem, Filip, Kimberly A. Clark, Franck C. Chatelain, and Daniel L. Minor Jr. 2004. “Structure of a Complex between a Voltage-Gated Calcium Channel Beta-Subunit and an Alpha-Subunit Domain.” *Nature* 429 (6992): 671–75.
- Vu, Lam Dai, Kris Gevaert, and Ive De Smet. 2019. “Feeling the Heat: Searching for Plant Thermosensors.” *Trends in Plant Science* 24 (3): 210–19.
- Walley, Justin, Yanmei Xiao, Jin-Zheng Wang, Edward E. Baidoo, Jay D. Keasling, Zhouxin

- Shen, Steven P. Briggs, and Katayoon Dehesh. 2015. "Plastid-Produced Interorgannellar Stress Signal MEcPP Potentiates Induction of the Unfolded Protein Response in Endoplasmic Reticulum." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112 (19): 6212–17.
- Ward, John M., Pascal Mäser, and Julian I. Schroeder. 2009. "Plant Ion Channels: Gene Families, Physiology, and Functional Genomics Analyses." *Annual Review of Physiology* 71: 59–82.
- Wheeler, Glen L., and Colin Brownlee. 2008. "Ca²⁺ Signalling in Plants and Green Algae--Changing Channels." *Trends in Plant Science* 13 (9): 506–14.
- Xu, Shujuan, and Kang Chong. 2018. "Remembering Winter through Vernalisation." *Nature Plants* 4 (12): 997–1009.
- Yamaguchi, Ayako, Miin-Feng Wu, Li Yang, Gang Wu, R. Scott Poethig, and Doris Wagner. 2009. "The microRNA-Regulated SBP-Box Transcription Factor SPL3 Is a Direct Upstream Activator of LEAFY, FRUITFULL, and APETALA1." *Developmental Cell* 17 (2): 268–78.
- Yamaguchi, R., M. Nakamura, N. Mochizuki, S. A. Kay, and A. Nagatani. 1999. "Light-Dependent Translocation of a Phytochrome B-GFP Fusion Protein to the Nucleus in Transgenic Arabidopsis." *The Journal of Cell Biology* 145 (3): 437–45.
- Yang, Tianbao, Gul Shad Ali, Lihua Yang, Liqun Du, A. S. N. Reddy, and B. W. Poovaiah. 2010. "Calcium/calmodulin-Regulated Receptor-like Kinase CRLK1 Interacts with MEKK1 in Plants." *Plant Signaling & Behavior* 5 (8): 991–94.
- Yan, Qiujie, Qi Huang, Jingbo Chen, Jingxiang Li, Zhibin Liu, Yi Yang, Xufeng Li, and Jianmei Wang. 2017. "SYTA Has Positive Effects on the Heat Resistance of Arabidopsis." *Plant Growth Regulation* 81 (3): 467–76.
- Zagotta, M. T., K. A. Hicks, C. I. Jacobs, J. C. Young, R. P. Hangarter, and D. R. Meeks-Wagner. 1996. "The Arabidopsis ELF3 Gene Regulates Vegetative Photomorphogenesis and the Photoperiodic Induction of Flowering." *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology* 10 (4): 691–702.
- Zhang, Lingang, Hideki Kondo, Hironari Kamikubo, Mikio Kataoka, and Wataru Sakamoto. 2016. "VIPP1 Has a Disordered C-Terminal Tail Necessary for Protecting Photosynthetic Membranes against Stress." *Plant Physiology* 171 (3): 1983–95.
- Zheng, Jie, and William N. Zagotta. 2004. "Stoichiometry and Assembly of Olfactory Cyclic Nucleotide-Gated Channels." *Neuron* 42 (3): 411–21.
- Zhu, Zihao, Marcel Quint, and Muhammad Usman Anwer. 2022. "Arabidopsis EARLY FLOWERING 3 Controls Temperature Responsiveness of the Circadian Clock Independently of the Evening Complex." *Journal of Experimental Botany* 73 (3): 1049–61.