

综述

植物细胞壁同聚半乳糖醛酸的代谢与功能

郁有健^{1,2} 沈秀萍^{1,2} 曹家树^{1,2*}¹浙江大学蔬菜研究所细胞与分子生物学实验室, 杭州 310058;²农业部园艺植物生长发育与品质调控重点开放实验室, 杭州 310058)

摘要 果胶是细胞壁多糖的重要组成成分,对植物正常的生长发育十分重要。作为初生细胞壁中果胶的一种主要组成成分,同聚半乳糖醛酸(homogalacturonan, HG)是由 α -D-半乳糖醛酸单体经 α -(1,4)-糖苷键连接起来的一种长链大分子物质。HG的合成和降解参与了细胞壁中的多糖代谢,影响了细胞壁的结构和功能。同时, HG精确的去甲酯化以及HG所参与的细胞壁关联激酶(WAKs)和促分裂原活化蛋白激酶(MAPKs)相关的信号转导途径,在植物生长发育中也发挥着重要作用。该文主要从HG的合成、降解和循环利用以及HG的作用等方面对植物细胞壁中HG的研究进展进行了阐述。

关键词 细胞壁; 果胶; 同聚半乳糖醛酸; 代谢; 细胞壁关联激酶

The Metabolism and Function of Homogalacturonan in Plant Cell Wall

Yu Youjian^{1,2}, Shen Xiuping^{1,2}, Cao Jiashu^{1,2*}¹Laboratory of Cell & Molecular Biology, Institute of Vegetable Science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China;²Key Laboratory of Horticultural Plant Growth, Development and Quality Improvement, Ministry of Agriculture, Hangzhou 310029, China)

Abstract Pectin, as an important component of the cell wall polysaccharides, is essential for normal growth and development of plants. In the primary cell wall, one of the main component of pectin is homogalacturonan (HG), a homopolymer of α -1,4-linked α -D-galacturonic acid residues. The biosynthesis and degradation of HG are involved in the metabolism of polysaccharides in the wall and have an effect on the structures and functions of cell walls. Meanwhile, the precise regulation of its demethyl esterification plays an important role in the growth and development of plants, so do the signal transduction pathways related to wall-associated kinases (WAKs) and mitogen-activated protein kinases (MAPKs) participated by HG. This paper mainly summarizes the recent research on the biosynthesis, degradation and cyclic utilization as well as the roles of HG in plant cell walls.

Key words cell wall; pectin; homogalacturonan; metabolism; WAKs

收稿日期: 2013-08-30 接受日期: 2013-10-10

国家重点基础研究发展计划(973计划)(批准号: 2012CB113900)、国家自然科学基金(批准号: 31272176)和高等学校博士学科点专项科研基金(批准号: 20120101110078)资助的课题

*通讯作者。Tel/Fax: 0571-88982188, E-mail: jshcao@zju.edu.cn

Received: August 30, 2013 Accepted: October 10, 2013

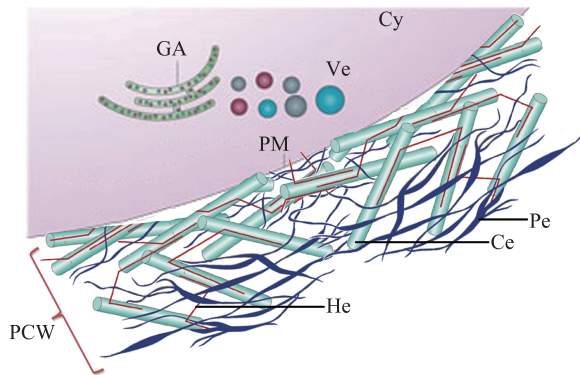
This work was supported by the National Program on Key Basic Research Projects (973 Program) (Grant No.2012CB113900), the National Natural Science Foundation of China (Grant No.31272176) and the Specialized Research Fund for the Doctoral Program of Higher Education from the Ministry of Education of China (Grant No.20120101110078)

*Corresponding author. Tel/Fax: +86-571-88982188, E-mail: jshcao@zju.edu.cn

网络出版时间: 2013-12-23 10:36 URL: <http://www.cnki.net/kcms/doi/10.11844/cjcb.2014.01.0276.html>

1 引言

细胞壁作为植物细胞的重要组成部分, 不仅维持着植物不同组织器官中各类细胞的形状, 而且在植物生长发育过程中起到非常重要的作用, 包括细胞间的交流、对外部环境因子的响应、与微生物的相互作用等^[1]。植物细胞的细胞壁主要有三种组成成分(图1), 分别是纤维素、半纤维素和果胶, 它们与细胞壁中的水、蛋白质等又一起构成了具有重要作用的胞外基质(extracellular matrix, ECM)^[2-4]。



PCW: 初生细胞壁; He: 半纤维素; Ce: 纤维素; Pe: 果胶; GA: 高尔基体; PM: 细胞膜; Ve: 小泡; Cy: 细胞质。

PCW: primary cell wall; He: hemicellulose; Ce: cellulose; Pe: pectin; GA: golgi apparatus; PM: plasma membrane; Ve: vesicles; Cy: cytoplasm.

图1 植物初生细胞壁结构(根据参考文献[11]修改)

Fig.1 Structure of plant primary cell wall (modified from reference [11])

作为细胞壁多糖的重要组成成分, 果胶在植物中具有多种不同的作用, 例如, 促进细胞间的黏附、在柔软组织中提供结构支撑、影响纤维和木质化组织中次生细胞壁的形成、提供对植物生长发育和防御反应非常重要的寡糖分子库、作为一种水化聚合物影响细胞壁流动性等^[5-6]。细胞壁中的果胶主要由同聚半乳糖醛酸(homogalacturonan, HG)、聚鼠李糖半乳糖醛酸I(rhamnogalacturonan I, RGI)和聚鼠李糖半乳糖醛酸II(rhamnogalacturonan II, RGII)组成^[7-10]。

在植物初生细胞壁的果胶中, HG占到60%以上, 它是由 α -D-半乳糖醛酸单体经 α -(1,4)-糖苷键连接起来的一种长链大分子物质。细胞生长过程中合成的HG, 约有75%的 α -D-半乳糖醛酸单体C6位置的羧基是甲酯化的, 这种修饰阻止了由 Ca^{2+} 介导的羧基之间的交联, 使同聚半乳糖醛酸不能形成僵硬的凝胶, 从而有助于细胞的生长和扩大^[11]。HG的代谢过程

及其调控作用是植物细胞壁研究热点之一, 本文主要从植物细胞壁中HG的合成、降解和循环利用以及HG在植物生长发育中所起的作用三个方面的研究进展进行综述。

2 同聚半乳糖醛酸的合成

目前, 科学家们利用正向遗传学和基因组学, 结合比较基因组学和异源表达分析等方法, 在理解细胞壁多糖生物合成领域取得了显著的进步, 但我们对其复杂组成成分是如何合成与代谢的知识仍然是非常欠缺的。已有的研究表明, 大约有2 000多个基因参与了细胞壁中各种组成成分的合成和代谢过程^[12], 识别这些与细胞壁合成相关的基因, 明确它们所编码产物的生化特性, 以及这些编码产物在细胞壁物质代谢过程中所发挥的作用等, 仍然是目前细胞壁研究的重要领域。

HG的合成和分泌经历了以下过程: 胞质中尿苷二磷酸(uridine diphosphate, UDP)-半乳糖醛酸库中的UDP-半乳糖醛酸单体, 经高尔基体膜上的一种推测的UDP-半乳糖醛酸与尿嘧啶核苷酸(uridine monophosphate, UMP)-半乳糖醛酸的逆向转运体转运到高尔基体中。UDP-半乳糖醛酸经高尔基体膜上特定的糖基转移酶转移到正在延伸的同聚半乳糖醛酸链上。新合成的同聚半乳糖醛酸由囊泡包裹着, 运输到质膜, 分泌到胞外基质后整合到细胞壁的果胶中。

以往不清楚在胞质UDP-D-半乳糖醛酸库中, UDP-D-半乳糖醛酸单体从何而来。目前的研究表明, 在叶绿体中形成的6-磷酸果糖作为合成细胞壁组成成分的原材料, 在叶绿体中经磷酸葡萄糖异构酶转变为6-磷酸葡萄糖, 在磷酸葡萄糖变位酶作用下转变为1-磷酸葡萄糖后转移到叶绿体外。1-磷酸葡萄糖在细胞质中经UDP-D-焦磷酸化酶转变为UDP-D-葡萄糖, 再经UDP-D-葡萄糖脱氢酶转变为UDP-D-葡萄糖醛酸, 最后由UDP-D-葡萄糖醛酸-4-表型异构酶转变为UDP-D-半乳糖醛酸, 从而进入胞质中的UDP-D-半乳糖醛酸库^[13]。另外, 还有其它几条细胞代谢物回收途径可以产生UDP-D-半乳糖醛酸, 但它们都不是主要的途径^[14-15]。同时研究表明, 胞质中的半乳糖醛酸也可以先经一种酶的作用转变为1-磷酸半乳糖醛酸, 再经SLOPPY蛋白转变为UDP-D-半乳糖醛酸, 进而进入高尔基体以合成新的HG^[16-17]。

3 同聚半乳糖醛酸的降解及循环利用

果胶的降解在植物的不同发育阶段中发挥着重要的作用,特别是在那些包括果实成熟、器官脱落、果荚和花药开裂以及花粉粒成熟等需要细胞分离的发育事件中。作为初生细胞壁中果胶的主要组成成分, HG的降解涉及多种催化酶的参与,主要有果胶甲酯酶(pectin methylesterases, PME_s)、多聚半乳糖醛酸酶(polygalacturonases, PG_s)和类果胶酸裂解酶(pectate lyase-like, PLL_s)。

当细胞壁的HG降解时,高度甲酯化的HG先由PME_s进行去甲酯化,脱去半乳糖醛酸酯上的甲氧基,使HG能够与PG_s结合。内切-PG_s(endo-PG_s)随机催化水解多聚半乳糖醛酸链内部的 α -1,4-糖苷键的断裂,产生寡聚半乳糖醛酸和半乳糖醛酸;外切-PG_s(exo-PG_s)以外切方式依次从半乳糖醛酸多聚链或寡聚链的非还原端释放出一个单体或一个二聚体。与PG_s不同,PLL_s在钙离子存在的条件下,通过 β -消除的方式,即通过 β -碳原子上的基团进行去除或者转移,从而形成双键的反应,催化聚半乳糖醛酸 α -1,4-糖苷键的断裂。它通过作用于半乳糖醛酸第5位的 β -碳原子,使得 β -碳原子上的氢原子转移到糖苷键的氧原子上,导致糖苷键断裂,在半乳糖醛酸的C-4和C-5之间形成一个双键,从而剪切去甲酯化的HG,产生寡聚糖。

已有的研究表明,在萌发的种子和花粉、伸长的花粉管以及成熟的果实中也存在大量多聚糖水解酶,因此初生细胞壁的解体 and 重构被认为是植物细胞扩张和延伸所必需的^[18-22]。HG的降解使生长中的初生细胞壁变成一个潜在的单体半乳糖醛酸库,因此,单糖的回收代谢途径在植物正常生长和发育中可能具有重要作用。研究表明,细胞壁中的单体半乳糖醛酸先经一个尚未分离到的膜上的单糖转运蛋白从胞外运到胞内,然后经半乳糖醛酸激酶的作用后进入HG的合成,从而形成一个循环途径。植物器官和贮藏组织中果胶多糖降解形成的半乳糖醛酸能够为这些组织的发育提供直接进入核糖代谢途径的非光合碳源。尽管目前还没有发现能够跨膜运输半乳糖醛酸的运输蛋白,但是在拟南芥基因组中存在超过50个成员的单糖转运蛋白基因,它们中的某一个很可能就是编码半乳糖醛酸的运载体^[17,23]。另外, Baluska等^[24]的研究中也表明果胶片段是可以被植物细胞通过内吞作用进行吸收的。

4 同聚半乳糖醛酸的作用

细胞壁组成成分的疏松决定着细胞生长和扩张的方向,在细胞扩张时,新组成成分的合成也必须协调进行^[25],因此,在细胞壁降解和重构过程中,细胞壁的修饰对于植物的生长发育是必需的。HG在细胞壁中沉积后可以进行大幅修饰, PME_s脱去其甲氧基后,极大地改变了HG的物理特性,并在植物生长发育中发挥不同的作用。精确调控的HG去甲酯化被认为对细胞黏附、果实成熟、下胚轴发育、花粉成熟等具有深刻的影响。此外,细胞壁果胶中的HG对于维持细胞的完整性也非常重要。这主要是由于钙离子能够将两个反向排列的去甲酯化的HG链连接起来,形成一种称为“蛋盒”样的结构^[26-28]。这种由钙离子调控的去甲酯化HG链的交联,阻止了细胞壁的蠕变,防止嵌入的纤维素滑动,增大了细胞壁的塑性,从而起到巩固细胞壁的作用。而另一方面,去甲酯化的HG通过降解酶的作用也可能造成细胞壁松散,这与细胞间黏连及果实成熟过程密切相关。利用细菌重构果胶-纤维素网络的实验和cobtorin(一种干扰微纤维丝排列的化合物)处理的分析,均表明HG是纤维素微管沉积的关键调控者^[29],说明了细胞壁不同组成成分之间存在直接的相互作用。去甲酯化作用促进了细胞壁的水合作用,降低了细胞壁的pH值,这也对细胞壁的特性及酶活性起到了直接或间接的作用^[30]。大量的HG,结合精确的去甲酯化调控,还能为植物细胞提供重要的缓冲能力,以应对盐害或干旱胁迫引起的离子浓度变化^[31]。此外,有研究证明PME_s调控的HG去甲酯化对触发器官原基形成也是必需的^[32]。

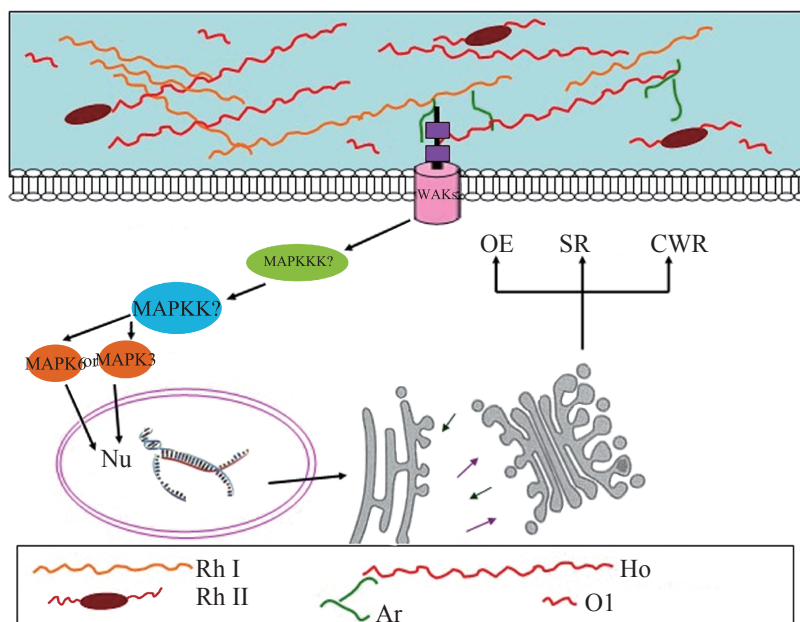
细胞壁中的信号传导与胞内的信号传导对于植物的正常发育和感受环境信号起着非常关键的作用,胞外基质将细胞与外界环境隔离开,因此起到一个过滤和修饰病原菌入侵、伤害和机械压力等外界信号的作用^[33]。环境或发育的信号经胞壁过滤或修饰后由细胞膜转导入细胞内,激活胞内相应基因的表达,从而使细胞作出一系列反应以应对环境或发育的信号。去甲酯化HG降解所产生的小片段,含有9~15个半乳糖醛酸残基,被称之为寡聚半乳糖醛酸(oligogalacturonides, OG_s)。与HG一样,OG_s能够作为危险信号,激发细胞的一系列防卫反应,使一些防卫反应基因和蛋白表达^[34-37]。OG_s的内源性和它们具有拮抗生长素的能力表明,它们也可以影响植

物生长和发育的其它许多方面, 比如改变基因表达、气孔关闭、乙烯生成、细胞壁加固、活性氧(reactive oxygen species, ROS)生成等^[38]。

但是, HG和OGs到底是通过一个怎样的方式起到信号传导作用的呢? 研究表明, 能够感受胞外信号的蛋白家族中包含一类叫做类受体激酶家族(receptor-like kinases, RLKs)的蛋白。它通常具有一个胞外受体结构域、一个跨膜结构域和一个胞质蛋白激酶结构域。这个家族的成员在拟南芥中有610多个, 组成了一个最大的受体激酶蛋白家族^[39-40]。许多RLKs都具有感受细胞壁结构和功能信号的潜在功能, 但是在目前的报道中只有它的一个亚家族—细胞壁关联激酶(wall-associated kinases, WAKs)被证明能够直接结合细胞壁中的多糖^[41]。细胞壁果胶的类型和浓度可以引起WAKs激活不同的信号途径, 从而对植物生长发育产生影响^[42-43]。目前对WAK1和WAK2这两个蛋白的表达和功能的认识相对清晰一些。

WAK1的研究表明, 它可以结合甲酯化的多聚半乳糖醛酸和去甲酯化的多聚半乳糖醛酸, 但更倾向于

结合后者, 因为后者具有一个带更大负电荷的HG主链, WAK2的胞外结构域也具有类似的表现^[44-45]。而单体半乳糖醛酸不能结合到WAKs的胞外结构域上, 表明一个聚合的主链对于WAKs的结合是必需的。用果胶处理原生质后能够改变野生型细胞中200多个基因的表达, 但是该反应在*wak2-1*这个突变体的原生质中所改变表达的基因数目大大减少, 说明WAK2对细胞壁的修饰和扩张起到重要的作用。芯片分析表明, WAK2依赖的果胶反应基因中所有上调和下调的基因主要可以分为4类: (1)防卫反应相关基因, (2)细胞壁结构相关基因, (3)蛋白磷酸化相关基因, (4)转录因子相关基因^[46]。此外, 促分裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinases, MAPKs)是许多调控途径的关键组成部分, 能够在被子植物的激素、胁迫和发育所激活的信号途径中引发一系列级联反应, 进而发挥非常重要的调控作用^[47]。越来越多的研究表明, 果胶和果胶片段通过WAKs所引起的反应途径包含MAPK信号途径。虽然已经证明了WAK2对于果胶激发的MAPK3的快速激活反应是必需的, 同时果胶诱导的转录水平的改变, 包括液泡转



Nu: 细胞核; ER: 内质网; GA: 高尔基体; Rh I: 聚鼠李糖半乳糖醛酸I; Rh II: 聚鼠李糖半乳糖醛酸II; Ho: 同聚半乳糖醛酸; Ar: 阿拉伯聚糖; OI: 寡聚半乳糖醛酸; WAKs: 细胞壁关联激酶; MAPKKK: 促分裂原活化蛋白激酶激酶激酶; MAPKK: 促分裂原活化蛋白激酶激酶; MAPK3: 促分裂原活化蛋白激酶3; MAPK6: 促分裂原活化蛋白激酶6; OE: 渗透平衡; SR: 胁迫反应; CWR: 细胞壁重构。

Nu: nucleus; ER: endoplasmic reticulum; GA: golgi apparatus; Rh I: rhamnogalacturonan I; Rh II: rhamnogalacturonan II; Ho: homogalacturonan; Ar: arabinan; OI: oligogalacturonide; WAKs: wall-associated kinases; MAPKKK: mitogen-activated protein kinase kinase kinases; MAPKK: mitogen-activated protein kinase kinases; MAPK3: mitogen-activated protein kinase 3; MAPK6: mitogen-activated protein kinase 6; OE: osmotic equilibrium; SR: stress response; CWR: cell wall remodeling.

图2 果胶与细胞壁关联激酶互作引起的细胞壁调控模型

Fig.2 The regulation of cell wall induced by the interaction of pectin and wall-associated kinases

化酶启动子的激活也是必需的,但是,目前仍不清楚WAK2直接作用的下游激酶蛋白^[48]。

根据目前的研究数据,一个可能的调控模型如图2所示:细胞壁中的果胶构象平衡和渗透压平衡的打破能够激活WAK2/WAK1,进一步通过一个目前仍不清楚的促分裂原活化蛋白激酶激酶激酶(mitogen-activated protein kinase kinase kinases, MAPKKK)和促分裂原活化蛋白激酶激酶(mitogen-activated protein kinase kinases, MAPKK)导致MAPK3或者是其他MAPKs的激活,进而导致调控细胞胁迫、渗透平衡、细胞壁合成和重构等一系列转录因子的激活。从细胞壁结构信号的感受到的信号的转导再到转录水平的调控,从而影响渗透压平衡的调控、细胞壁的合成和重构,这一系列事件构成了一个典型的由细胞壁完整性调控的循环调控通路^[41]。

5 展望

细胞壁作为植物细胞的重要结构,在植物的生长发育中起着重要的作用。随着模式植物拟南芥及越来越多其它物种基因组序列的公布,对于植物细胞壁合成的机制、细胞壁中不同聚合物的功能的研究将越来越深入。同聚半乳糖醛酸(HG)作为细胞壁中果胶的主要组成成分,利用正向遗传学、基因组学,以及比较基因组学和异源功能表达,结合生物化学和生物物理等手段识别与HG代谢相关的基因、基因产物的功能和调控有助于深入理解HG在植物正常生长和发育中的作用。同时,对HG及其小片段参与的多条信号转导途径的进一步阐明,也可以让我们对HG在植物不同的生长发育阶段中所起的作用有更加全面的认识。

参考文献 (References)

- 1 Keegstra K. Plant cell walls. *Plant Physiol* 2010; 154(2): 483-6.
- 2 Rose JK, Lee SJ. Straying off the highway: Trafficking of secreted plant proteins and complexity in the plant cell wall proteome. *Plant Physiol* 2010; 153(2): 433-6.
- 3 Somerville C. Cellulose synthesis in higher plants. *Annu Rev Cell Dev Biol* 2006; 22: 53-78.
- 4 Scheller HV, Ulvskov P. Hemicelluloses. *Annu Rev Plant Biol* 2010; 61: 263-89.
- 5 Atmodjo MA, Hao ZY, Mohnen D. Evolving views of pectin biosynthesis. *Annu Rev Plant Biol* 2013; 64: 747-79.
- 6 Palin R, Geitmann A. The role of pectin in plant morphogenesis. *BioSystems* 2012; 109(3): 397-402.
- 7 Fry SC. Primary cell wall metabolism: Tracking the careers of wall polymers in living plant cells. *New Phytol* 2004; 161(3): 641-75.
- 8 Mohnen D. Pectin structure and biosynthesis. *Curr Opin Plant Biol* 2008; 11(3): 266-77.
- 9 Caffall KH, Mohnen D. The structure, function, and biosynthesis of plant cell wall pectic polysaccharides. *Carbohydr Res* 2009; 344(14): 1879-1900.
- 10 Harholt J, Suttangkakul A, Scheller HV. Biosynthesis of pectins. *Plant Physiol* 2010; 153(2): 384-95.
- 11 Cosgrove DJ. Growth of the plant cell wall. *Nat Rev Mol Cell Biol* 2005; 6(11): 850-61.
- 12 McCann M, Rose J. Blueprints for building plant cell walls. *Plant Physiol* 2010; 153(2): 365.
- 13 Reiter WD. Biochemical genetics of nucleotide sugar inter-conversion reactions. *Curr Opin Plant Biol* 2008; 11(3): 236-43.
- 14 Buchanan BB, Gruissem W, Jones RL. *Biochemistry and molecular biology of plants*. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 2000, 52-108.
- 15 Liepman AH, Wilkerson CG, Keegstra K. Expression of cellulose synthase-like (*Cs*) genes in insect cells reveals that *Cs*L4 family members encode mannan synthases. *Proc Natl Acad Sci USA* 2005; 102(6): 2221-6.
- 16 Bar-Peled M, O'Neill MA. Plant nucleotide sugar formation, interconversion, and salvage by sugar recycling. *Annu Rev Plant Biol* 2011; 62: 127-55.
- 17 Yang T, Bar-Peled L, Gebhart L, Lee SG, Bar-Peled M. Identification of galacturonic acid-1-P kinase: A new member of the GHMP kinase super family in plants and comparison with galactose-1-P kinase. *J Biol Chem* 2009; 284(32): 21526-35.
- 18 Ren C, Kermode AR. An increase in pectin methyl esterase activity accompanies dormancy breakage and germination of yellow cedar seeds. *Plant Physiol* 2000; 124(1): 231-42.
- 19 Sitrit Y, Hadfield KA, Bennett AB, Bradford KJ, Downie AB. Expression of a polygalacturonase associated with tomato seed germination. *Plant Physiol* 1999; 121(2): 419-28.
- 20 Holmes-Davis R, Tanaka CK, Vensel WH, Hurkman WJ, McCormick S. Proteome mapping of mature pollen of *Arabidopsis thaliana*. *Proteomics* 2005; 5(18): 4864-84.
- 21 Hadfield KA, Bennett AB. Polygalacturonases: Many genes in search of a function. *Plant Physiol* 1998; 117(2): 337-43.
- 22 Bosch M, Cheung AY, Hepler PK. Pectin methylesterase, a regulator of pollen tube growth. *Plant Physiol* 2005; 138(3): 1334-46.
- 23 Buttner M. The monosaccharide transporter (-like) gene family in *Arabidopsis*. *FEBS Lett* 2007; 581(12): 2318-24.
- 24 Baluska F, Hlavacka A, Samaj J, Palme K, Robinson DG, Matoh T, *et al.* F-actin-dependent endocytosis of cell wall pectins in Meristematic root cells. Insights from brefeldin A-induced compartments. *Plant Physiol* 2002; 130(1): 422-31.
- 25 Boisson-Demier A, Kessler SA, Grossniklaus U. The walls have ears: the role of plant CrRLK1Ls in sensing and transducing extracellular signals. *J Exp Bot* 2011; 62(5): 1581-91.
- 26 Willats WGT, McCartney L, Mackie W, Knox JP. Pectin: Cell biology and prospects for functional analysis. *Plant Mol Biol* 2001; 47: 9-27.
- 27 Ridley BL, O'Neill MA, Mohnen D. Pectins: Structure, biosynthesis, and oligogalacturonide-related signaling.

- Phytochemistry 2001; 57(8): 929-67.
- 28 Lionetti V, Francocci F, Ferriai S, Volpi C, Bellincampi D, Galletti R, *et al.* Engineering the cell wall by reducing de-methyl-esterified homogalacturonan improves saccharification of plant tissues for bioconversion. *Proc Natl Acad Sci USA* 2010; 107(2): 616-21.
- 29 Yoneda A, Ito T, Higaki T, Kutsuna N, Saito T, Ishimizu T, *et al.* Cobtorin target analysis reveals that pectin functions in the deposition of cellulose microfibrils in parallel with cortical microtubules. *Plant J* 2010; 64(4): 657-67.
- 30 Wolf S, Greiner S. Growth control by cell wall pectins. *Protoplasma* 2012; 249(2): 169-75.
- 31 Peaucelle A, Braybrook S, Hofte H. Cell wall mechanics and growth control in plants: the role of pectins revisited. *Front Plant Sci* 2012; 3(121): 1-6.
- 32 Peaucelle A, Braybrook SA, Guillou LL, Bron E, Kuhlemeier C, Hofte H. Pectin-induced changes in cell wall mechanics underlie organ initiation in *Arabidopsis*. *Curr Biol* 2011; 21(20): 1720-6.
- 33 Brutus A, Sicilia F, Macone A, Cervone F, de Lorenzo G. A domain swap approach reveals a role of the plant wall-associated kinase 1 (WAK1) as a receptor of oligogalacturonides. *Proc Natl Acad Sci USA* 2010; 107(20): 9452-7.
- 34 Denoux C, Galletti R, Mammarella N, Gopalan S, Werck D, De Lorenze G, *et al.* Activation of defense response pathways by OGs and Flg22 elicitors in *Arabidopsis* seedlings. *Mol Plant* 2008; 1(3): 423-45.
- 35 Casasoli M, Spadoni S, Lilley KS, Cervone F, De Lorenzo G, Mattei B. Identification by 2-D DIGE of apoplastic proteins regulated by oligogalacturonides in *Arabidopsis thaliana*. *Proteomics* 2008; 8(5): 1042-54.
- 36 Galletti R, Denoux C, Gambetta S, Dewdney J, Ausubel FM, De Lorenze G, *et al.* The AtrbohD-mediated oxidative burst elicited by oligogalacturonides in *Arabidopsis* is dispensable for the activation of defense responses effective against *Botrytis cinerea*. *Plant Physiol* 2008; 148(3): 1695-706.
- 37 Casasoli M, Federici L, Spinelli F, Matteo AD, Vellia N, Scaloni F, *et al.* Integration of evolutionary and desolvation energy analysis identifies functional sites in a plant immunity protein. *Proc Natl Acad Sci USA* 2009; 106(18): 7666-71.
- 38 Wolf S, Hematy K, Hofte H. Growth control and cell wall signaling in plants. *Annu Rev Plant Biol* 2012; 63: 381-407.
- 39 Shiu SH, Bleecker AB. Plant receptor-like kinase gene family: Diversity, function, and signaling. *Sci STKE* 2001; 113(22): 1-13.
- 40 Shiu SH, Bleecker AB. Receptor-like kinases from *Arabidopsis* form a monophyletic gene family related to animal receptor kinases. *Proc Natl Acad Sci USA* 2001; 98(19): 10763-8.
- 41 Seifert GJ, Blaukopf C. Irritable Walls: the plant extracellular matrix and signaling. *Plant Physiol* 2010; 153(2): 467-78.
- 42 Kohorn BD, Kohorn SL. The cell wall-associated kinases, WAKs, as pectin receptors. *Front Plant Sci* 2012; 3(88): 1-5.
- 43 Kanneganti V, Gupta AK. RNAi mediated silencing of a wall associated kinase, *OsiWAK1* in *Oryza sativa* results in impaired root development and sterility due to anther indehiscence. *Physiol Mol Biol Plants* 2011; 17(1): 65-77.
- 44 Decreux A, Messiaen J. Wall-associated kinase WAK1 interacts with cell wall pectins in a calcium-induced conformation. *Plant Cell Physiol* 2004; 46(2): 268-78.
- 45 Decreux A, Thomas A, Spies B, Brasseur R, van Cutsem P, Messiaen J. *In vitro* characterization of the homogalacturonan-binding domain of the wall-associated kinase WAK1 using site-directed mutagenesis. *Phytochemistry* 2006; 67(11): 1068-79.
- 46 Kohorn BD, Johansen S, Shishido A, Todorova T, Martinez R, Defeo E, *et al.* Pectin activation of MAP kinase and gene expression is WAK2 dependent. *Plant J* 2009; 60(6): 974-82.
- 47 Colcombet J, Hirt H. Arabidopsis MAPKs: A complex signaling network involved in multiple biological processes. *Biochem J* 2008; 413: 217-26.
- 48 Kohorn BD, Johansen S, Shishido A, Todorova T, Martinez R, Defeo E, *et al.* Pectin activation of MAP kinase and gene expression is WAK2 dependent. *Plant J* 2009; 60(6): 974-82.