Ciało prolamellarne jako unikatowy model błon biologicznych: struktura, funkcja i perspektywy aplikacyjne

Katarzyna Tratkiewicz,

Joanna Wójtowicz,

Alicja Bukat,

Łucja Kowalewska✉

Uniwersytet Warszawski, Wydział Biologii, Zakład Anatomii i Cytologii Roślin, Warszawa, Polska

https://doi.org/10.18388/pb.2017_601

✉autor korespondujący: lucja.kowalewska@uw.edu.pl

Słowa kluczowe: biogeneza chloroplastów, ciało prolamellarne, etioplasty, fazy sześcienne, nanomorfologia

Wykaz stosowanych skrótów: CURT1 – *Curvature Thylakoid 1*; DGDG – digalaktozylodiacyloglicerol; MGDG – monogalaktozylodiacyloglicerol; LPOR – oksydoreduktaza protochlorofilidu; OEC – *oxygen evolving complex*; Pchlide – protochlorofilid; PG – plastoglobule; PLB – ciało prolamellarne; PT – protylakoidy; TPMS – potrójnie okresowe powierzchnie minimalne

Finansowanie: Finansowany przez Narodowe Centrum Nauki w ramach konkursu OPUS w programie Weave – projekt nr 2022/47/I/NZ3/00498.

STRESZCZENIE

Ciało prolamellarne (PLB) stanowi przykład złożonej struktury błonowej występującej w roślinnych etioplastach, która tworzy układ o symetrii sześciennej typu diamentu. PLB charakteryzuje się unikatową architekturą opartą na dwóch niezależnych kanałach wodnych o różnej geometrii, z których większy pozostaje w kontakcie ze stromą plastydową, a mniejszy stanowi prekursor lumen tylakoidów. Struktura ta jest formowana przez precyzyjnie zorganizowany układ lipidów (głównie MGDG i DGDG), białek (przede wszystkim LPOR) oraz barwników (w tym protochlorofilidu i karotenoidów). Badania z wykorzystaniem mutantów o zmienionym składzie biochemicznym oraz analiza wpływu czynników stresowych na organizację PLB pozwoliły lepiej zrozumieć rolę poszczególnych komponentów w formowaniu i stabilizacji tej struktury. Wyjątkowe cechy PLB, takie jak stosunkowo duża skala (rozmiar jednostki podstawowej około 80 nm), zdolność do fototransformacji oraz biokompatybilność, czynią tę strukturę interesującym modelem dla rozwoju nowych biomateriałów, szczególnie w kontekście systemów kontrolowanego uwalniania substancji. Niedawne sukcesy w otrzymywaniu biomimetycznych struktur inspirowanych PLB otwierają nowe możliwości w inżynierii nanomateriałowej.

WPROWADZENIE

Fascynującym przykładem połączenia biologii i geometrii jest zdolność błon komórkowych do samoorganizacji w złożone, wysoce symetryczne, okresowe układy przestrzenne zwane błonami sześciennymi (przegląd w pracy [1]). Komórkowe błony sześcienne przypominają kształtem dobrze znane w geometrii różniczkowej powierzchnie, a mianowicie potrójnie okresowe powierzchnie minimalne (TPMS, ang. *Triply Periodic Minimal Surface*) o symetrii sześciennej. Jako pierwszy powierzchnie minimalne opisał pod koniec XIX wieku Karl Hermann Amandus Schwarz [2], ale do tej pory pozostają one w polu zainteresowania matematyków, jak również architektów czy inżynierów. TPMS są szczególnym zbiorem matematycznie opisanych powierzchni, które wypełniają przestrzeń, dzieląc ją na dwa skomplikowane kanały: są one nazywane „dwuciągłymi" ze względu na powstające dwie rozłączne, ale wewnętrznie ciągłe domeny. Szczególny zestaw trzech TPMS o symetrii sześciennej i niskiej matematycznej złożoności, które często dyskutowane są w kontekście błon biologicznych i syntetycznych, to powierzchnie Schwarza typu P i D (ang. *primitive, diamond*) i Schoena typu G (ang. *gyroid*) [1,2]. Z naukowego punktu widzenia, pośród zalet tego typu powierzchni wskazuje się przede wszystkim możliwość opisywania ich wzorami matematycznymi, z możliwością zmiany poszczególnych parametrów przestrzennych poprzez modyfikację składowych równania matematycznego. Dodatkową zaletą jest ciągły charakter TPMS, z brakiem ostrych krawędzi i załamań. Te zalety wpływają na rosnące zainteresowanie TPMS, a w szczególności materiałami badanymi przez fizyków materii miękkiej i opisywanymi przez tego typu powierzchnie. TPMS występują nie tylko w równaniach matematycznych, syntetycznych fazach liotropowych i błonach biologicznych, ale również w pancerzach owadów czy skrzydłach motyli. Ponadto materiały oparte na TPMS znalazły zastosowanie w nanoinżynierii tkanek, takich jak kości [3].

GEOMETRIA BŁON ROŚLINNYCH PLASTYDÓW – PLB JAKO PRZYKŁAD BŁON SZEŚCIENNYCH

Współczesna inżynieria materiałowa coraz częściej czerpie inspirację z rozwiązań występujących w naturze. Szczególnie interesującym źródłem takich rozwiązań są roślinne plastydy, które prezentują szeroką gamę topologii wewnętrznych błon – od prostych pęcherzyków i tubul, przez układy lamellarne i ich złożone formy zorganizowane w przeciwbieżne helisy, aż po najbardziej strukturalnie skomplikowane błony sześcienne. Występowanie określonych typów nanomorfologii błon zależy od formy plastydu, czynników środowisko-

wych oraz składu błon wewnętrznych, które mogą znacząco wpływać na strukturę charakterystyczną dla danego typu plastydu [1,4].

Wśród tych różnorodnych struktur błonowych szczególną uwagę badaczy przyciągają formy sześcienne. Powierzchnie tego typu charakteryzują się takimi cechami jak mechaniczna wytrzymałość i duży stosunek powierzchni do objętości, co pozwala na wydajne upakowanie dużej ilości materiału w zadanej przestrzeni. Dodatkowo skala i stabilność błon sześciennych w roztworach wodnych sprawiają, że stanowią one inspirację przy projektowaniu nowych nanomateriałów [5]. Warto zaznaczyć, że skala błon sześciennych definiowana jest przez rozmiar jednostki podstawowej (ang. *unit cell*), czyli najmniejszej powtarzalnej jednostki budującej, która powielana w trzech wymiarach definiuje strukturę całej sieci.

Przykładem najlepiej scharakteryzowanej plastydowej struktury o charakterze błon sześciennych jest ciało prolamellarne (PLB, ang. *ProLamellar Body*) występujące w etioplastach. Na terenie etioplastu identyfikowane jest zazwyczaj pojedyncze PLB [6]. Etioplasty to prekursorowe plastydy formujące się przede wszystkim w wyciemnionych, młodych siewkach i przekształcające się w chloroplasty po ekspozycji na światło [7,8]. W etioplastowej stromie dominującą formą błonową jest PLB, któremu towarzyszą lamellarne protylakoidy (PT) oraz kuliste plastoglobule (PG) [9]. PT tworzą odchodzące od PLB porowate lamelle, które wykazują podobieństwo strukturalne z tylakoidami w chloroplastach i są ich bezpośrednimi prekursorami [8]. Z błonami PLB ciągłość zachowują również PG – lipoproteiny otoczone monowarstwą lipidową [10], które kotwiczą wokół PLB lub na jego terenie. Ich zmniejszająca się liczba podczas transformacji w chloroplast może sugerować rolę magazynującą lipidy błonowe [6]. Badania z wykorzystaniem kriomikroskopii elektronowej i tomografii elektronowej dowodzą, że PG są fizycznie przyłączone do błon plastydowych [11,12].

Pod wpływem światła PLB i PT ulegają transformacji w błony chloroplastu zorganizowane w stosy spłaszczonych pęcherzyków określanych mianem tylakoidów gran i helikalnie łączących je tylakoidów stromy [8,13]. Bezpośrednia transformacja PLB w fotosyntetycznie aktywne błony chloroplastu podkreśla rolę sześciennej struktury PLB w biogenezie chloroplastu i osiągnięciu przez roślinę autotrofii. Badania nad grochem i fasolą wykazały, że etioplasty zawierające PLB przechodzą szybszą i bardziej efektywną transformację w chloroplasty, w porównaniu do etioplastów nie zawierających PLB [14].

Analiza strukturalna wysoce skomplikowanych topologicznie błon sześciennych, które często określane są mianem układów parakrystalicznych, stanowi wyzwanie. Nie dziwi zatem fakt, że początkowo identyfikowane przez biologów periodyczne układy błonowe określane były w sposób inny (np. falujące błony, tubularne inkluzje, konfiguracje cystern) niż poprzez ich właściwe przypisanie do grupy błon sześciennych [1]. Przykładem takiej początkowej niewłaściwej anotacji jest również struktura PLB. Chociaż obserwacje mikroskopowe PLB prowadzone są od blisko 60 lat [15], to dopiero niedawne badania umożliwiły komputerowe modelowanie i rozpoznanie struktury PLB jako powierzchni typu diamentu, mimo iż od lat 70. XX wieku w literaturze specjalistycznej funkcjonowało przekonanie, że PLB posiada symetrię heksagonalną, a nie sześcienną [16].

NANOMORFOLOGIA PLB

Spośród innych opisanych do tej pory błon sześciennych występujących w przyrodzie, PLB posiada unikatowe właściwości strukturalne, będąc geometrycznie niezbalansowanym układem dwuciągłym typu diamentu [16]. Oznacza to, że dwa rozseparowane błoną PLB kanały wodne są nie tylko chemicznie, ale i geometrycznie różne. Kanał o większej średnicy pozostaje w kontakcie ze stromą etioplastu, podczas gdy mniejszy kanał jest bezpośrednim prekursorem obszaru lumen chloroplastowych błon tylakoidów [8]. Ostatnie badania z wykorzystaniem metody dopasowania wzorów (ang. *template matching*) do mikrofotografii TEM układów PLB modelowych gatunków roślin pozwoliły ustalić proporcję objętości kanałów wodnych w PLB na 0,22-0,30, a rozmiar jednostki podstawowej na wartość pozostającą w przedziale pomiędzy 73,5 a 90,5 nm [16]. Odkrycie to pozostaje zgodne z wcześniejszymi badaniami z wykorzystaniem małokątowego rozpraszania rentgenowskiego (SAXS, ang. *Small Angle X-ray Scattering*), w którym określono wielkość jednostki podstawowej PLB kukurydzy na 78 nm [17]. Przestrzenne parametry strukturalne PLB takie jak stosunek powierzchni do objętości czy wielkość kanałów wodnych mogą się różnić w zależności od gatunku rośliny, jak również w zależności od warunków uprawy takich jak długość etiolacji (wzrostu bez światła), czy dodatku cukru do pożywki, na której wzrasta siewka [18]. Parametry te modyfikować można również dzięki zmianie składu biochemicznego tej struktury, co zostało opisane w dalszej części artykułu. Poza opisaną wyżej symetrią typu diamentu, PLB może przyjmować również inne formy - opisywane jako PLB typu "otwartego", cechujące się mniejszym upakowaniem budującej je błony. Tego typu struktury charakteryzują się również niższym stosunkiem powierzchni do objętości [19].

Sześcienna struktura PLB warunkuje, a jednocześnie umożliwia, pełnienie biologicznej funkcji przez ten układ. Wysoki stosunek powierzchni do objętości, charakterystyczny dla powierzchni typu TPMS, umożliwia wydajne magazynowanie składników niezbędnych do szybkiej transformacji etioplastu w chloroplast [16]. Podczas etiolacji powierzchnia przekroju PLB wzrasta, a natychmiast po oświetleniu sześcienna struktura transformuje się w nieregularny układ przypominający gąbkę. Gąbczaste PLB zmniejsza się w wyniku przekształcania budujących je błon w tylakoidy. Zanim cały PLB przekształci się w błony fotosyntetyczne, oba te układy koegzystują i pozostają bezpośrednio połączone [20].

Podejrzewa się również, że PLB pełni dodatkową funkcję biologiczną w ciemności. Ze względu na jego skalę, sześcienny układ PLB może być traktowany jako zawada steryczna dla ruchu makromolekuł w obrębie wodnych kanałów tej struktury, potencjalnie ograniczając dyfuzję dużych

cząsteczek [16]. Na przykład, modyfikacja parametrów przestrzennych PLB umożliwia regulację przemieszczania się rybosomów wewnątrz tej struktury. W większości analizowanych do tej pory struktur PLB rozmiar dużego kanału wodnego, wykazującego ciągłość z chloroplastową stromą, jest zbyt mały dla swobodnej dyfuzji plastydowych rybosomów, jednak w grochu, którego PLB charakteryzuje niski stopień kompresji, zaobserwowano obecność rybosomów w obrębie dużego kanału wodnego [21].

Wewnętrzne błony etioplastu tworzą ciągły układ integrujący PLB, lamellarne PT i globularne PG, co stanowi podstawę efektywnej biogenezy chloroplastu. W dalszych sekcjach przedstawiono najnowsze badania dotyczące składu biochemicznego PLB, determinującego jego kluczową rolę w tym procesie.

SKŁAD BIOCHEMICZNY PLB

Głównym składnikiem budulcowym ciała prolamellarnego są lipidy błonowe, przede wszystkim galaktoglicerolipidy – monogalaktozylodiacyloglicerol (MGDG) i digalaktozylodiacyloglicerol (DGDG) (Tab. 1). Te same lipidy są również kluczowymi komponentami błon tylakoidów w chloroplastach [6].

MGDG jest dominującym lipidem w PLB [22], gdzie stanowi około połowę wszystkich lipidów błonowych. Cząsteczka MGDG składa się z polarnej grupy galaktozylowej oraz hydrofobowej części zawierającej dwa łańcuchy kwasów tłuszczowych. MGDG charakteryzuje się stożkowatym kształtem, który sprzyja powstawaniu zakrzywień w błonach biologicznych, co jest kluczowe dla formowania się dwuciągłej struktury PLB. Drugim głównym składnikiem lipidowym PLB jest DGDG, stanowiący około 30% lipidów PLB [23]. DGDG przyjmuje kształt cylindryczny, typowy dla lipidów tworzących płaskie dwuwarstwy. Wykazano, że odpowiedni stosunek MGDG do DGDG jest niezbędny dla utworzenia i utrzymania wysoce regularnej struktury PLB [24].

Wśród lipidów PLB występują również związki o ładunku ujemnym: sulfochinowozylodiacyloglicerol (SQDG) i fosfatydyloglicerol (PG), stanowiące po około 8% całkowitej zawartości lipidów [23]. Mimo że ich rola nie została dotychczas w pełni wyjaśniona, ich znacząca zawartość sugeruje istotną funkcję w PLB. W PLB zidentyfikowano także sterole i estry steroli [22] oraz poliprenole [18], jednak ich rola w formowaniu tej struktury wydaje się ograniczona.

Tabela 1. Wybrane składniki białkowo-lipidowo-barwnikowe PLB, ich charakterystyka oraz lokalizacja na terenie etioplastu. Dla części przedstawionych składników ich rola w funkcjonowaniu etioplastu nie została do tej pory zidentyfikowana.

Nazwa związku	Charakterystyka związku	Lokalizacja	Referencje
SKŁADNIKI BIAŁKOWE			
Oksydoreduktaza protochlorofilidu zależna od NADPH (LPOR)	Główny składnik białkowy PLB (~95% proteomu); tworzy kompleks z NADPH i Pchlide	PLB (dominująca), PT	[21,26]
CURT1 (Curvature Thylakoid 1)	Białka transbłonowe regulujące architekturę błon PLB; kluczowe dla struktury PLB izoformy to CURT1A i CURT1C	PLB	[13,31]
Cyt b559 (PsbE)	Podjednostka kompleksu fotosystemu II (PSII), stabilizuje struktury błonowe promuje akumulację lipidów	PLB	[26,32]
Cyt b6f	Białko transbłonowe; kompleks pośredniczący między PSII a PSI	PLB	[26]
Hcf136	Czynnik składania PSII, istotny w początkowym etapie biogenezy chloroplastów	PLB	[26]
OEC (Oxygen Evolving Complex)	Kompleks białkowy uczestniczący w uwalnianiu elektronów przez utlenianie H2O	PLB	[26]
PC (Plastocyjanina)	Białko transbłonowe; transfer elektronów z kompleksu Cyt b6f na PSI	PLB	[26]
Syntaza ATP (CF1α, CF1β, CF1ε, CF1γ, CF0 b)	Kompleks enzymatyczny; obecne podjednostki CF1 α, β, ε, γ i CF0 b; generuje siłę protomotoryczną	Głównie PT, krawędzie PLB	[21,26]
Syntaza chlorofilu	Katalizuje ostatni etap biosyntezy chlorofilu	PLB	[26]
Oksydaza protoporfirynogenu IX	Enzym; utlenia protoporfirynogen IX do protoporfiryny IX, niezbędnej do biosyntezy chlorofilu i hemu	PLB	[26,51]
Cyklaza estru Mg-protoporfiryny IX	Katalizuje cyklizację Mg-protoporfiryny IX - kluczowy etap w biosyntezie chlorofilu	PLB	[26,51]
PsbS	Białko transbłonowe; podjednostka PSII	PLB	[26]
Ycf4	Bierze udział w składaniu kompleksu fotosystemu I (PSI)	PLB	[26]

SKŁADNIKI LIPIDOWE			
Monogalaktosylodiacyloglicerol (MGDG)	Nietworzący płaskiej dwuwarstwy lipid o stożkowym kształcie; ~52% frakcji lipidowej PLB; stosunek kwasów tłuszczowych 18:3 (~95%)	PLB, PT (wyższe stężenie w PLB)	[22,23]
Digalaktosylodiacyloglicerol (DGDG)	Lipid tworzący płaską dwuwarstwę; ~32% frakcji lipidowej PLB; stosunek kwasów tłuszczowych 18:3 (~90%), 16:0 (~10%)	PLB, PT (wyższe stężenie w PT)	[22,23]
Sulfochinowozylodiacyloglicerol (SQDG)	Anionowy lipid; ~8% frakcji lipidowej PLB; stosunek kwasów tłuszczowych 18:3 (~60%), 16:0 (~35%)	PLB, PT	[22,23]
Fosfatydyloglicerol (PG)	Anionowy lipid; ~8% frakcji lipidowej PLB; stosunek kwasów tłuszczowych 16:0 (~40%), 18:3 (~35%)	PLB, PT	[22,23]
PIGMENTY			
Protochlorofilid (Pchlide)	Prekursor chlorofilu; występuje w formie wolnej i związanej w kompleksie z LPOR	PLB, PT (wolna forma głównie w PT)	[23,27]
Luteina	Najliczniejszy karotenoid w PLB (~60% puli karotenoidów w błonach etioplastów); pochodna α-karotenu; wpływa na płynność błon, wiąże się z białkami kompleksów antenowych	PLB, PT, plastoglobule	[18]
Neoksantyna	β-β-ksantofil; ~20% puli karotenoidów w błonach etioplastów; rola strukturalna w stabilizacji PLB	PLB, PT	[18]
Wiolaksantyna	β-β-ksantofil; ~10% puli karotenoidów w błonach etioplastów; rola strukturalna w stabilizacji PLB	PLB, PT	[18]
β-karoten	stanowi mniej niż 10% puli karotenoidów w błonach etioplastów; wpływa na płynność błon, wiąże się z białkami rdzeniowymi fotosystemów	PLB, PT	[18]

Do istotnych składników strukturalnych PLB należą również barwniki charakterystyczne dla błon fotosyntetycznych. W etioplastach zidentyfikowano karotenoidy: luteinę (około 60% całkowitej puli karotenoidów), neoksantynę (20%) i wiolaksantynę (10%), przy śladowej zawartości karotenów [25]. Najliczniej występującym barwnikiem w PLB jest jednak protochlorofilid (Pchlide) [26]. Ten prekursor chlorofilu występuje w dwóch formach: jako składnik kompleksu Pchlide:LPOR:NADPH lub w formie wolnej bezpośrednio w dwuwarstwie lipidowej PLB. LPOR (zależna od światła oksydoreduktaza Pchlide:NADPH) jest enzymem katalizującym zależną od światła redukcję Pchlide do chlorofilidu (Chlide), bezpośredniego prekursora chlorofilu [7,27].

LPOR stanowi kluczowy element białkowy PLB, reprezentując aż 95% jego proteomu [6]. Enzym ten katalizuje opisaną wyżej syntezę Chlide pod wpływem światła i jest jednym z trzech znanych enzymów o aktywności światłozależnej [28]. Poza funkcją fotokatalityczną, LPOR odgrywa istotną rolę w formowaniu struktury PLB. Badania z wykorzystaniem kriomikroskopii elektronowej wykazały, że oligomery LPOR układają się helikalnie, tworząc tubule na szkielecie lipidowym [21,29], co podkreśla kluczową rolę tego białka w tworzeniu sześciennej struktury PLB.

W PLB niedawno zidentyfikowano również białka z rodziny CURT1 A-D (ang. *CURT – Curvature Thylakoid*). Białka te występują także w tylakoidach chloroplastów, gdzie uczestniczą w formowaniu gran i zakrzywianiu błon – szczególnie CURT1 A [30]. Chociaż wcześniejsze badania proteomiczne nie wykazały obecności peptydów tych białek w etioplastach, ich występowanie potwierdzono ostatnio metodą Western blot oraz immunozłotową *in situ* w preparatach do transmisyjnej mikroskopii elektronowej. Wykazano, że białka CURT1 mogą regulować geometrię i gęstość PLB w zależności od poziomu ich akumulacji [31].

Wśród białek PLB zidentyfikowanych w badaniach proteomicznych (Tab. 1) istotną grupę stanowią białka zaangażowane w fotosyntezę. Należą do nich m.in. białka kompleksu uwalniającego tlen OEC (ang. *Oxygen Evolving Complex*) oraz białko Hcf136, uczestniczące w składaniu PSII [26]. Najnowsze badania wykazały również obecność białka PsbE w błonach etioplastu. W błonach fotosyntetycznych PsbE jest składnikiem cytochromu b559, jednak jego funkcja w ciemności pozostawała niewyjaśniona. Badania na liniach tytoniu nadakumulujących PsbE wykazały, że białko to może regulować syntezę lipidów budujących błony etioplastu regulując strukturę PLB i PT [32]. W proteomie etioplastów zidentyfikowano także syntazę chlorofilu, co podkreśla rolę PLB w przygotowaniu rośliny do szybkiego podjęcia aktywności fotosyntetycznej po ekspozycji na światło [26]. Badacze wskazują również na ochronną rolę struktury PLB umożliwiającą blokowanie proteolizy białek magazynowanych na jego terenie [33].

Analizy z wykorzystaniem kriomikroskopii elektronowej pokazały różnice w składzie białkowym między PLB

a otaczającymi je PT. Przykładowo, syntaza ATP, enzym uczestniczący w końcowym etapie fotosyntetycznego transportu elektronów, występuje wyłącznie w PT pozostających w bezpośrednim kontakcie z PLB, nie lokalizuje się natomiast w obrębie układu sześciennego [21].

MODYFIKACJE NANOSTRUKTURY PLB POPRZEZ MODULACJE SKŁADU

Mechanizmy samoorganizacji błon biologicznych są ściśle związane z ich składem, w tym z kształtem i ładunkiem cząsteczek budulcowych oraz właściwościami wodnego środowiska otaczającego błonę [34]. PLB jako przykład najbardziej złożonego strukturalnie układu błonowego występującego w naturze (błony sześcienne), wciąż pozostaje słabo poznane zarówno na poziomie ultrastrukturalnym, jak i molekularnym.

Pierwszy model kształtowania się nanomorfologii PLB podczas rozwoju etioplastu, zaproponowany przez Weiera i Browna (1970) [35], zakładał bezpośrednią transformację porowatych PT w strukturę parakrystaliczną. Bradbeer i wsp. [36] rozwinęli tę koncepcję, wskazując na dodatkową rolę fuzji pęcherzyków występujących w proplastydach. Należy jednak podkreślić, że oba modele opierały się na badaniach dojrzałych PLB, nie odzwierciedlając rzeczywistego procesu formowania tej struktury. Z molekularnego punktu widzenia, większość obecnej wiedzy o kluczowych cząsteczkach uczestniczących w samoorganizacji PLB pochodzi z badań nad mutantami roślin, jednak podobnie jak w przypadku badania ścieżek strukturalnych analizy te skupiają się na już uformowanych strukturach wykazujących zaburzenia w składzie PLB.

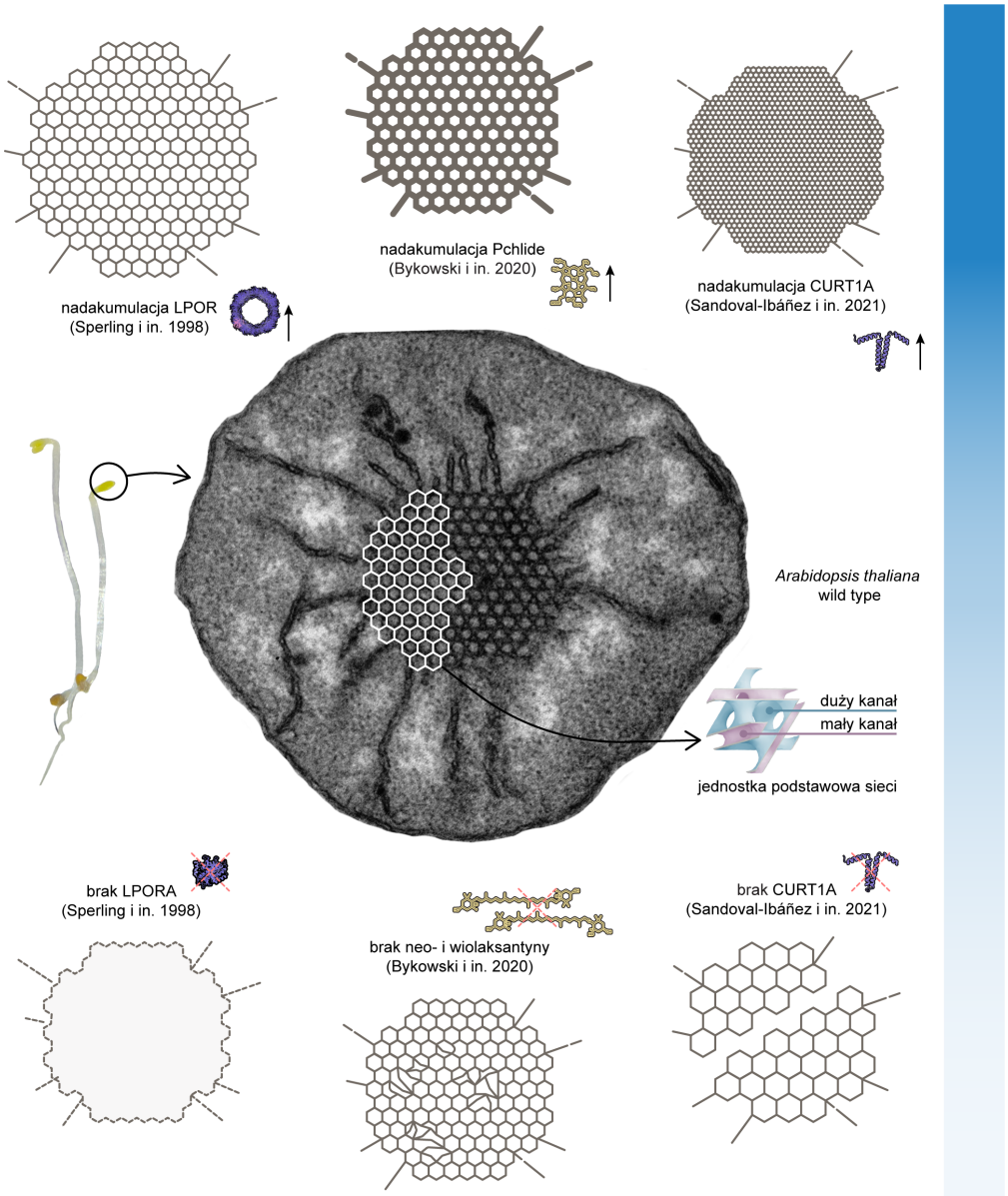
Struktura PLB może ulegać zmianom w zależności od składu lipidowo-białkowo-barwnikowego. Wykazano, że manipulacje głównymi składnikami klas lipidów, takimi jak stosunek MGDG do DGDG, mogą prowadzić do zmiany geometrii PLB, w tym do formowania błon o różnych topologiach. Przeprowadzono badania formowania się faz sześciennych w mieszaninach lipidów *in vitro* i zaobserwowano tworzenie się takich układów w przypadku, gdy stosunek MGDG/DGDG wyniósł 1.2:1 lub 2:1 [37]. Zbadano również wpływ poszczególnych związków na organizację błon w PLB, jednak ze względu na kluczową rolę lipidów w komórkach, mutanty knockout MGDG nie wykształcały liścieni, a co za tym idzie PLB [38]. W przypadku mutantów *amiR*-MGD1, posiadających obniżoną o 36% zawartość MGDG w stosunku do typu dzikiego, zaobserwowano istotnie zniekształconą strukturę PLB z licznymi zakłóceniami w krystaliczności sieci. Wnioskowano, że spowodowane było to zmniejszoną akumulacją Pchlide i zakłóconą oligomeryzacją kompleksu Pchlide:LPOR:NADPH, wskazując na istotną rolę MGDG w stabilizowaniu Pchlide w kompleksie [39]. W przypadku mutantów *dgd1* o zmniejszonej zawartości DGDG również zaobserwowano zakłócenia w strukturze PLB, ponadto wykazano skrócenie długości PT lub w niektórych przypadkach zupełny ich brak [40].

Rola karotenoidów zlokalizowanych bezpośrednio w dwuwarstwie lipidowej jest istotna dla formowania stabilnej struktury PLB. Przykładowo mutanty *ccr2*, nadakumulujące poli-cis-karotenoidy przy zachowaniu normalnego poziomu Pchlide, okazały się całkowicie niezdolne do wytwarzania PLB [41]. W przypadku innych mutantów karotenoidowych – *aba1-6*, o podwyższonej zawartości luteiny i braku neoksantyny oraz wiolaksantyny, zaobserwowano zwiększenie rozmiaru jednostki budulcowej PLB i lokalne zakłócenia jego krystalicznej struktury (Ryc. 1) [25].

Zmiany w akumulacji białek, takich jak LPOR i CURT1, również mają wpływ na organizację błon, co może skutkować zmianą struktury PLB (Ryc. 1), a co za tym idzie jego funkcji w procesach prowadzących do tworzenia błon tylakoidowych. W mutantach wykazujących nadekspresję dwóch głównych izoform LPOR A i B zaobserwowano większą powierzchnię przekrojów PLB [42]. W przypadku mutantów knockout tych samych dwóch izoform LPOR obserwowane PLB wykazywało mniejszą powierzchnię przekroju [7]. Co ciekawe, u etiolowanych cyjanobakterii, które natywnie nie akumulują białek LPOR i nie tworzą PLB, zaobserwowano tworzenie się periodycznych struktur podobnych do PLB w liniach wykazujących nadekspresję LPOR [43]. Ważne w formowaniu się struktury PLB okazały się też białka CURT1. W mutantach nadakumulujących białko CURT1A zaobserwowano zwiększone ścieśnienie błon PLB, natomiast w mutantach *curt1abcd*, nieprodukujących białek z rodziny CURT1, odnotowano zwiększenie jednostki podstawowej PLB i późniejsze opóźnienie w procesie ontogenezy chloroplastu [31].

Opisane badania prowadzone były z wykorzystaniem roślin o zmienionej zawartości wskazanych składników, a więc wnioskowanie o strukturalnej roli poszczególnych elementów budulcowych PLB na podstawie przytoczonych eksperymentów ma charakter pośredni. Jedynie badania z użyciem kriotomografii elektronowej przeprowadzone przez Floris i Kühlbrandt [21] i Nguyen i wsp. [29] dostarczają bezpośredniego dowodu na znaczenie strukturalne komponentów PLB, szczególnie kompleksu Pchlide:LPOR:NADPH. Metoda ta nie jest jednak odpowiednia do badań niewielkich cząsteczek, takich jak konkretne klasy lipidów, cząsteczki amfifilowe czy małe białka, np. te z rodziny CURT1. Dlatego standardem w analizach relacji między strukturą a składem parakrystalicznego PLB pozostają badania na mutantach, łączące analizy ultrastrukturalne z poziomem molekularnym.

Alternatywne podejście wykorzystuje rośliny poddawane różnym stresom abiotycznym. Zmienne warunki środowiskowe silnie wpływają na skład błon biologicznych, co prowadzi do zmian w ich strukturze i funkcji. W przypadku etiolowanych siewek wrażliwego na niską temperaturę ogórka, poddanych działaniu stresu chłodu w ciemności, zaobserwowano spadek stosunku MGDG/DGDG oraz wzrost zawartości luteiny, skutkujące usztywnieniem błon PLB. Zmiany te powodowały przekształcenie typowej sześciennej struktury PLB w strukturę otwartą, charakteryzującą się mniejszym upakowaniem oraz zmniejszeniem lokalnej krzywizny błon [44]. W badaniach nad sosną wejmutką wykazano, że niska temperatura sprzyja trwałej obecności PLB w siewkach rosnących przy standardowym fotoperiodzie (16 h światła/8 h ciemności). W takich warunkach obserwowano obecność etio-chloroplastów z wyraźnym PLB oraz zaburzonymi strukturalnie stosami



Rycina 1. Modyfikacje nanomorfologii PLB u mutantów wybranych składników strukturalnych. Środkowy panel przedstawia ultrastrukturę etioplastu *Arabidopsis thaliana* typu dzikiego (wild type) z widocznym ciałem prolamellarnym (PLB) otoczonym protylakoidami oraz dopasowaną schematyczną strukturą PLB. Heksagony symbolizują układ jednostek podstawowych sieci PLB. Środek heksagonu symbolizuje duży kanał wodny, natomiast punkty styku jego krawędzi z sąsiednimi heksagonami odpowiadają małym kanałom wodnym. Budowę jednostki podstawowej sieci przedstawiono szczegółowo na modelu 3D, gdzie kolorem niebieskim oznaczono duży kanał wodny, a kolorem różowym – mały kanał wodny. Górny panel ilustruje przykłady struktury PLB w mutantach nadakumulujących wybrane białka lub barwniki. Od lewej: mutant nadakumulujący białko LPOR (*PA0-3*) charakteryzujący się większą powierzchnią PLB, mutant nadakumulujący protochlorofilid (*pif1*) o zbalansowanej wielkości kanałów wodnych oraz mutant nadakumulujący białko CURT1A (*oeCURT1A*) o zmniejszonej jednostce podstawowej sieci PLB. Dolny panel przedstawia strukturę PLB mutantów pozbawionych wybranych białek lub barwników. Od lewej: mutant pozbawiony białka LPORA (*cop1-18*), u którego nie dochodzi do wykształcenia PLB, mutant pozbawiony neo- i wiolaksantyny (*aba1-6*), wykazujący lokalne zakłócenia krystalicznej struktury PLB oraz mutant pozbawiony białka CURT1A (*curt1a*) charakteryzujący się zwiększoną jednostką podstawową sieci i fragmentacją PLB. Kolorem fioletowym oznaczono strukturę białek, natomiast kolorem żółtym oznaczono wzory barwników. Intensywność niebieskiego gradientu (po prawej stronie) prezentuje zawartość przedstawionych na schemacie składników.

gran w obrębie tego samego plastydu [45]. Stwierdzono również, że susza lub niedobór wody mogą wpływać na rozwój etioloplastów w ciemności. W etioloplastach papryki jalapeno poddanych stresowi wodnemu obserwowano całkowite zahamowanie powstawania PLB i rozdęte błony PT [46].

Zbadano także wpływ stresu wywołanego herbicydami fotodynamicznymi, takimi jak 1,10-fenantrolina (Phe) czy 2,2′-bipirydyl (2,2′), na rozwijające się plastydy rzeżuchy i grochu [47,48]. Te chelatory żelaza w ciemności wywołują akumulację prekursorów tetrapiroli w szlaku syntezy chlorofilu. Co istotne, zmiany w składzie błon wynikające z traktowania Phe lub 2,2′ w ciemnościach nie wpływały na strukturę PLB ani jej dalsze, prawidłowe przekształcenie w świetle. Jednak następujące po tym naświetlanie prowadziło do uszkodzeń fotodynamicznych aparatu fotosyntetycznego, hamowało tworzenie gran i zmniejszało akumulację chlorofilu [47,48]. Przedstawione przykłady wskazują, że badania nad wpływem czynników stresowych na rozwój etioplastów oraz ich przemianę w etio-chloroplasty mają istotne znaczenie dla zrozumienia przebiegu rozwoju roślin w zmieniających się warunkach środowiskowych, nie stanowią jednak najefektywniejszej metody do analizy procesów samoorganizacji PLB.

ZASTOSOWANIE INSPIROWANYCH NATURALNYMI FAZ SZEŚCIENNYCH W INŻYNIERII NANOMATERIAŁOWEJ

Cenne właściwości samoorganizujących się układów amfifilowych, do których należą błony biologiczne, znajdują liczne zastosowania w nowoczesnych technologiach. Syntetyczne fazy lipidowe wykorzystano między innymi w badaniach struktury białek metodą krystalografii rentgenowskiej. Na lipidowym rusztowaniu możliwa jest mesokrystalizacja niektórych białek błonowych, co pozwala na analizę ich struktury z wykorzystaniem promieni rentgenowskich. Dzięki tej metodzie po raz pierwszy rozwiązano strukturę bakteriorodopsyny [49]. Fazy lipidowe mogą służyć również jako platforma dla białek, peptydów i kwasów nukleinowych – zostały na przykład skutecznie wykorzystane jako nośnik dla siRNA w wyciszaniu ekspresji genów. Ponadto bardziej złożone parakrystaliczne fazy lipidowe mogą zwiększać rozdzielczość obrazowania metodą rezonansu magnetycznego – MRI [49].

Tak złożony układ błonowy jak PLB rodzi pytanie o potencjał jego wykorzystania w nanoinżynierii. Szczególną zaletą układów pochodzenia biologicznego jest ich skala (od około 80 nm dla PLB do ponad 500 nm dla struktur opisywanych w chloroplastach zielenic z rodzaju *Zygnema*), znacznie przewyższająca skalę typowo otrzymywanych struktur syntetycznych (około 10 nm) [16]. Dodatkową zaletą jest wysoka biokompatybilność układów bazujących na składnikach pochodzenia naturalnego, w tym składnikach roślinnych błon występujących w tkankach stanowiących główne źródło żywności dla ludzi. Jednym z proponowanych zastosowań otrzymywanych *in vitro* struktur bazujących na składnikach pochodzenia naturalnego jest ich wykorzystanie jako platform dla dostarczania leków lub innych substancji, w tym aromatów [5]. Stosunkowo duża skala umożliwiałaby sieciowanie i powolne uwalnianie cząsteczek o dużych rozmiarach. W przypadku platform opartych na PLB potencjalną zaletą mogłaby być ich zdolność do fototransformacji, co pozwalałoby na lepszą kontrolę uwalniania składników w zadanej lokalizacji poprzez możliwość szybkiego przejścia z ciasnej struktury sześciennej PLB w luźny układ gąbczasty.

Wdrożenie takiego rozwiązania wymagałoby otrzymania *in vitro* biomimetycznych PLB bazujących na minimalnej liczbie naturalnych składników. O ile w przypadku innych znanych błon sześciennych występujących w naturze takie próby nie były dotychczas opisywane, o tyle w przypadku PLB przeprowadzono pierwsze udane eksperymenty, które doprowadziły do otrzymania fazy gąbczastej bazującej na ograniczonej liczbie składników pochodzenia roślinnego [50]. Wraz z gwałtownym rozwojem biologii syntetycznej i interdyscyplinarnym zainteresowaniem komórkowymi błonami sześciennymi i syntetycznymi fazami liotropowymi, badacze są bliżej niż kiedykolwiek otrzymania biomimetycznych faz sześciennych, a PLB jest obecnie najważniejszym kandydatem do inspiracji takich prób.

PODSUMOWANIE

PLB to unikatowa struktura występująca w roślinnych plastydach. Tworzy ona dwuciągły układ zbudowany na planie TPMS typu diamentu, charakteryzujący się dużym stosunkiem powierzchni do objętości, powtarzalnością jednostki podstawowej oraz obecnością niezależnych kanałów wodnych. PLB składa się z lipidów, białek oraz barwników, które umożliwiają samoorganizację tej złożonej struktury.

Dotychczas większość badań nad organizacją PLB przeprowadzano na mutantach wykazujących zaburzenia w składzie poszczególnych komponentów, co skutkowało zmianami parametrów strukturalnych PLB – od całkowitej wielkości struktury po rozmiar jednostki podstawowej. Unikatowe cechy PLB, takie jak wytrzymałość mechaniczna czy biokompatybilność, budzą rosnące zainteresowanie w inżynierii nowych nanomateriałów.

Istotnym wyzwaniem pozostaje zdefiniowanie biologicznej roli PLB. Obecnie jest ona przypisywana przede wszystkim magazynowaniu substancji zapasowych dla rozwijających się później błon tylakoidów. Dalsze badania mogą jednak przynieść nowe odkrycia, pogłębiające nie tylko zrozumienie procesu biogenezy chloroplastów, ale również potencjalnej funkcji struktury PLB w ciemności.

PIŚMIENNICTWO

1. Almsherqi ZA, Kohlwein SD, Deng Y (2006) Cubic membranes: a legend beyond the Flatland of cell membrane organization. J Cell Biol 173:839–844
2. Schwarz HA (1890) Gesammelte mathematische Abhandlungen, von H. A. Schwarz. Berlin: J. Springer
3. Tikhonov A, Evdokimov P, Klimashina E, Tikhonova S, Karpushkin E, Scherbackov I, Dubrov V, Putlayev V (2020) Stereolithographic fabrication of three-dimensional permeable scaffolds from CaP/PEGDA hydrogel biocomposites for use as bone grafts. J Mech Behav Biomed Mater 110:103922
4. Jarsch IK, Daste F, Gallop JL (2016) Membrane curvature in cell biology: An integration of molecular mechanisms. J Cell Biol 214:375–387
5. Mezzenga R, Seddomgdgn JM, Drummond CJ, Boyd BJ, Schröder-Turk GE, Sagalowicz L (2019) Nature-Inspired Design and Application of Lipidic Lyotropic Liquid Crystals. Adv Mater 31:1900818
6. Wójtowicz J, Węgrzyn A, Bykowski M, Bukat A, Mostowska A, Kowalewska Ł (2024) Prolamellar Body—Getting Ready for Photosynthesis, Fourth edition. CRC Press, an imprint of Taylor & Francis Group, Boca Raton London New York
7. Franck F, Sperling U, Frick G, Pochert B, Van Cleve B, Apel K, Armstrong GA (2000) Regulation of Etioplast Pigment-Protein Complexes, Inner Membrane Architecture, and Protochlorophyllide *a* Chemical Heterogeneity by Light-Dependent NADPH:Protochlorophyllide Oxidoreductases A and B. Plant Physiol 124:1678–1696
8. Kowalewska Ł, Mazur R, Suski S, Garstka M, Mostowska A (2016) Three-Dimensional Visualization of the Tubular-Lamellar Transformation of the Internal Plastid Membrane Network during Runner Bean Chloroplast Biogenesis. The Plant Cell 28:875–891
9. Ryberg M, Sundqvist C (1982) Characterization of prolamellar bodies and prothylakoids fractionated from wheat etioplasts. Physiol Plant 56:125–132
10. Lichtenthaler HK (1969) Die Plastoglobuli von Spinat, ihre Grö\e und Zusammensetzung wÄhrend der Chloroplastendegeneration. Protoplasma 68:315–326
11. Austin JR II, Frost E, Vidi P-A, Kessler F, Staehelin LA (2006) Plastoglobules Are Lipoprotein Subcompartments of the Chloroplast That Are

Permanently Coupled to Thylakoid Membranes and Contain Biosynthetic Enzymes. Plant Cell 18:1693–1703

12. Wietrzynski W, Lamm L, Wood WHJ, Loukeri M-J, Malone L, Peng T, Johnson MP, Engel BD (2024) Molecular architecture of thylakoid membranes within intact spinach chloroplasts. BioRxiv https://doi.org/10.1101/2024.11.24.625035
13. Liang Z, Yeung W-T, Ma J, Mai KKK, Liu Z, Chong Y-LF, Cai X, Kang B-H (2022) Electron tomography of prolamellar bodies and their transformation into grana thylakoids in cryofixed Arabidopsis cotyledons. Plant Cell 34:3830–3843
14. Kowalewska L, Mostowska A (2016) Biogenesis of thylakoid membranes correlation of structure and function, Third edition. CRC Press, an imprint of Taylor & Francis Group, Boca Raton London New York
15. Gunning BES (1965) The greening process in plastids: 1. The structure of the prolamellar body. Protoplasma 60:111–130
16. Hain TM, Bykowski M, Saba M, Evans ME, Schröder-Turk GE, Kowalewska Ł (2022) SPIRE—a software tool for bicontinuous phase recognition: application for plastid cubic membranes. Plant Physiol 188:81–96
17. Selstam E, Schelin J, Williams WP, Brain APR (2007) Structural organisation of prolamellar bodies (PLB) isolated from Zea mays. Parallel TEM, SAXS and absorption spectra measurements on samples subjected to freeze–thaw, reduced pH and high-salt perturbation. Biochim Biophys Acta Biomembr 1768:2235–2245
18. Bykowski M, Mazur R, Buszewicz D, Szach J, Mostowska A, Kowalewska Ł (2020) Spatial Nano-Morphology of the Prolamellar Body in Etiolated Arabidopsis thaliana Plants with Disturbed Pigment and Polyprenol Composition. Front Cell Dev Biol 8:586628
19. Gunning BES (2001) Membrane geometry of "open" prolamellar bodies. Protoplasma 215:4–15
20. Rudowska Ł, Gieczewska K, Mazur R, Garstka M, Mostowska A (2012) Chloroplast biogenesis — Correlation between structure and function. Biochim Biophys Acta Bioenerg 1817:1380–1387
21. Floris D, Kühlbrandt W (2021) Molecular landscape of etioplast inner membranes in higher plants. Nat Plants 7:514–523
22. Ryberg M, Sandelius AS, Selstam E (1983) Lipid composition of prolamellar bodies and prothylakoids of wheat etioplasts. Physiol Plant 57:555–560
23. Selstam E, Sandelius AS (1984) A Comparison between Prolamellar Bodies and Prothylakoid Membranes of Etioplasts of Dark-Grown Wheat Concerning Lipid and Polypeptide Composition. Plant Physiol 76:1036–1040
24. Demé B, Cataye C, Block MA, Maréchal E, Jouhet J (2014) Contribution of galactoglycerolipids to the 3-dimensional architecture of thylakoids. FASEB J 28:3373–3383
25. Bykowski M, Mazur R, Wójtowicz J, Suski S, Garstka M, Mostowska A, Kowalewska Ł (2020) Too rigid to fold: Carotenoid-dependent decrease in thylakoid fluidity hampers the formation of chloroplast grana. Plant Physiol 185(1):210-227
26. Blomqvist LA, Ryberg M, Sundqvist C (2008) Proteomic analysis of highly purified prolamellar bodies reveals their significance in chloroplast development. Photosynth Res 96:37–50
27. Mysliwa-Kurdziel B, Kruk J, Strzałka K (2013) Protochlorophyllide in model systems — An approach to in vivo conditions. Biophys Chem 175–176:28–38
28. Zhang S, Heyes DJ, Feng L, et al (2019) Structural basis for enzymatic photocatalysis in chlorophyll biosynthesis. Nature 574:722–725
29. Nguyen HC, Melo AA, Kruk J, Frost A, Gabruk M (2021) Photocatalytic LPOR forms helical lattices that shape membranes for chlorophyll synthesis. Nat Plants 7:437–444
30. Armbruster U, Labs M, Pribil M, et al (2013) Arabidopsis CURVATURE THYLAKOID1 Proteins Modify Thylakoid Architecture by Inducing Membrane Curvature. Plant Cell 25:2661–2678
31. Sandoval-Ibáñez O, Sharma A, Bykowski M, et al (2021) Curvature thylakoid 1 proteins modulate prolamellar body morphology and promote organized thylakoid biogenesis in *Arabidopsis thaliana*. Proc Natl Acad Sci USA 118:e2113934118
32. Li B, Armarego-Marriott T, Kowalewska Ł, Thiele W, Erban A, Ruf S, Kopka J, Schöttler MA, Bock R (2024) Membrane protein provision controls prothylakoid biogenesis in tobacco etioplasts. Plant Cell 36:4862–4880
33. Virgin HI (1993) Effectiveness of light of different wavelengths to induce chlorophyll biosynthesis in rapidly and slowly greening tissues. Physiol Plant 89:761–766
34. Schamberger B, Ziege R, Anselme K, et al (2023) Curvature in Biological Systems: Its Quantification, Emergence, and Implications across the Scales. Adv Mater 35:2206110
35. Weier TE, Brown DL (1970) Formation of the prolamellar body in 8-day, dark-grown seedlings. Am J of Bot 57:267–275
36. Bradbeer JW, Ireland HMM, Smith JW, Rest J, Edge HJW (1974) Plastid development in primary leaves of *Phaseolus vulgaris*: VII. Development during growth in continuous darkness. New Phytol 73:263–270
37. Brentel I, Selstam E, Lindblom G (1985) Phase equilibria of mixtures of plant galactolipids. The formation of a bicontinuous cubic phase. Biochim Biophys Acta Biomembr 812:816–826
38. Kobayashi K, Endo K, Wada H (2017) Specific Distribution of Phosphatidylglycerol to Photosystem Complexes in the Thylakoid Membrane. Front Plant Sci 8:1991
39. Fujii S, Kobayashi K, Nagata N, Masuda T, Wada H (2017) Monogalactosyldiacylglycerol Facilitates Synthesis of Photoactive Protochlorophyllide in Etioplasts. Plant Physiol 174:2183–2198
40. Fujii S, Kobayashi K, Nagata N, Masuda T, Wada H (2018) Digalactosyldiacylglycerol Is Essential for Organization of the Membrane Structure in Etioplasts. Plant Physiol 177:1487–1497
41. Cuttriss AJ, Chubb AC, Alawady A, Grimm B, Pogson BJ (2007) Regulation of lutein biosynthesis and prolamellar body formation in Arabidopsis. Funct Plant Biol 34:663
42. Sperling U, Franck F, Van Cleve B, Frick G, Apel K, Armstrong GA (1998) Etioplast Differentiation in Arabidopsis: Both PORA and PORB Restore the Prolamellar Body and Photoactive Protochlorophyllide–F655 to the *cop1* Photomorphogenic Mutant. Plant Cell 10:283–296
43. Yamamoto H, Kojima-Ando H, Ohki K, Fujita Y (2020) Formation of prolamellar-body-like ultrastructures in etiolated cyanobacterial cells overexpressing light-dependent protochlorophyllide oxidoreductase in *Leptolyngbya boryana*. J Gen Appl Microbiol 66:129–139
44. Skupień J, Wójtowicz J, Kowalewska Ł, Mazur R, Garstka M, Gieczewska K, Mostowska A (2017) Dark-chilling induces substantial structural changes and modifies galactolipid and carotenoid composition during chloroplast biogenesis in cucumber (Cucumis sativus L.) cotyledons. Plant Physiol Biochem 111:107–118
45. Krol M, Hurry VM, Maxwell DP, Malek L, Ivanov AG, Huner NP (2002) Low growth temperature inhibition of photosynthesis in cotyledons of jack pine seedlings (*Pinus banksiana*) is due to impaired chloroplast development. Can J Bot 80:1042–1051
46. Fambrough K, Ghoshroy S (2001) Drought Induced Structural Changes in Developing Chloroplasts of Jalapeno Pepper (*Capsicum annuum*). Microsc Microanal 7:66–67
47. Kittsteiner U, Mostowska A, Malinowski H, Rüdiger W (1990) Influence of 5-Aminolevulinate and Complexing Agents upon Chlorophyll Accumulation. W: Baltscheffsky M (red) Current Research in Photosynthesis. Springer Netherlands, Dordrecht, str. 2585–2588
48. Mostowska A, Kittsteiner U, Rüdiger W (1991) Effect of 1,10-phenanthroline on ultrastructure of pea leaves. Protoplasma 161:23–30
49. Zhen G, Hinton TM, Muir BW, Shi S, Tizard M, McLean KM, Hartley PG, Gunatillake P (2012) Glycerol Monooleate-Based Nanocarriers for siRNA Delivery in Vitro. Mol Pharmaceutics 9:2450–2457
50. Ogrodzińska W, Szafran K, Łuszczyński M, Woźnicka O, Gabruk M (2024) LPOR and the membranes – evolutionary pathway towards prolamellar body formation. https://doi.org/10.1101/2024.03.08.584095
51. Lee HJ, Duke MV, Duke SO (1993) Cellular Localization of Protoporphyrinogen-Oxidizing Activities of Etiolated Barley (Hordeum vulgare L.) Leaves (Relationship to Mechanism of Action of Protoporphyrinogen Oxidase-Inhibiting Herbicides). Plant Physiol 102:881–889

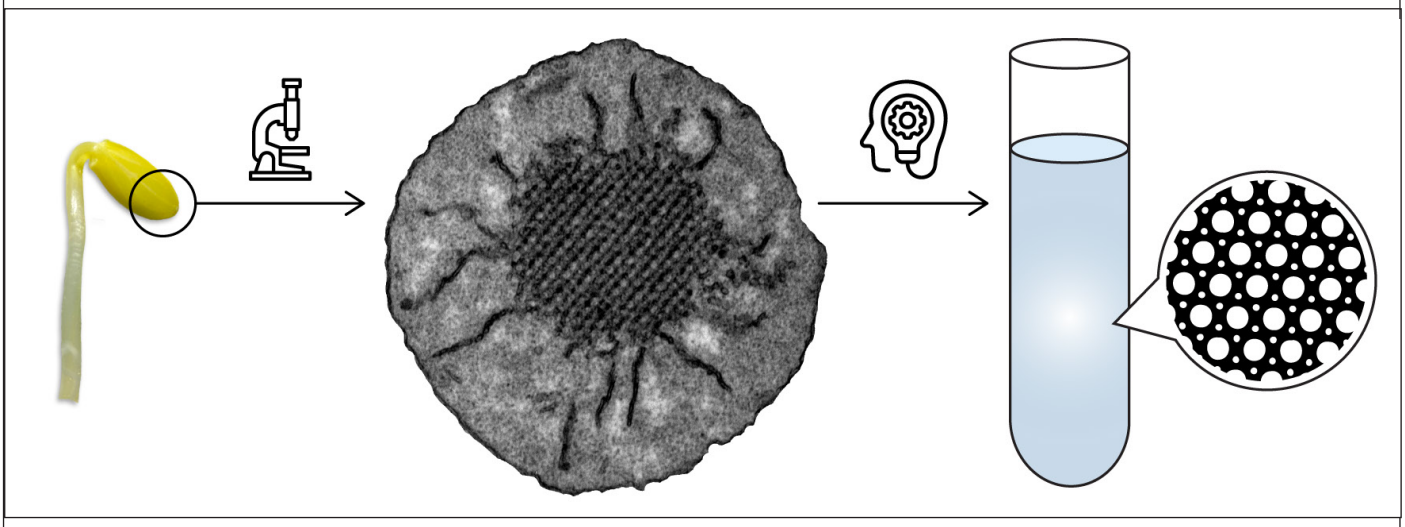
The prolamellar body as a distinctive model for biological membranes: structure, function, and application perspectives

Katarzyna Tratkiewicz, Joanna Wójtowicz, Alicja Bukat, Łucja Kowalewska✉

University of Warsaw, Faculty of Biology, Department of Plant Anatomy and Cytology, Warsaw, Poland

✉corresponding author: lucja.kowalewska@uw.edu.pl

Keywords: chloroplast biogenesis, cubic phases, etioplasts, nanomorphology, prolamellar body

ABSTRACT

The prolamellar body (PLB) is a complex membrane structure found in plant etioplasts that exhibits a diamond-type cubic symmetry. The PLB features a unique architecture based on two independent aqueous channels of distinct geometries: the larger one remains in contact with the plastid stroma, while the smaller one serves as a precursor to the thylakoid lumen. This structure is formed through a precisely organized arrangement of lipids (mainly MGDG and DGDG), proteins (primarily LPOR), and pigments (including protochlorophyllide and carotenoids). Studies involving mutants with altered biochemical compositions, and analyses of stress factors affecting PLB organization, have clarified the roles of individual components in its formation and stabilization. The PLB's unique features—such as its large scale (unit cell size of approximately 80 nm), phototransformation capability, and biocompatibility, make it a compelling model for new biomaterials, particularly in controlled-release systems. Recent advances in creating biomimetic structures inspired by the PLB have opened new avenues in nanomaterials engineering.