

· 专题论坛 ·

CURT1调控类囊体膜弯曲的研究进展

李秋信^{1,2}, 迟伟^{1,2}, 季代丽^{1*}

¹中国科学院植物研究所光生物学重点实验室, 光合作用研究中心, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 高等植物叶绿体中的基粒是由多个圆盘状类囊体堆叠在一起形成的特殊结构, 它的形成可以将光合蛋白复合体分配在类囊体膜的不同位置, 使类囊体膜具有横向异质性, 能有效进行光合作用。促进基粒形成的关键是使类囊体膜弯曲, 目前发现导致膜弯曲的关键因子是CURT1蛋白。该文对近年在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和蓝藻(*Cyanobacteria*)中有关CURT1蛋白的研究进展进行综述, 并对未来类囊体膜结构与功能的动态调控研究进行展望。

关键词 CURT1, 膜弯曲, 拟南芥, 蓝藻, CurT

李秋信, 迟伟, 季代丽 (2021). CURT1调控类囊体膜弯曲的研究进展. 植物学报 56, 462–469.

高等植物的叶绿体是进行光合作用的重要细胞器, 由叶绿体被膜、类囊体和基质3部分组成。根据类囊体膜之间是否垛叠可分为基粒类囊体与基质类囊体(Pribil et al., 2014), 这两种类囊体膜并不是独立存在, 而是彼此相互连接, 构成一个连续且封闭的整体(Shimoni et al., 2005)。关于基粒类囊体的结构曾提出2种模型, 即螺旋模型和分叉模型(Daum and Kühlbrandt, 2011; Kirchhoff, 2013)。随着研究技术与仪器的发展, 目前更倾向于螺旋模型(Austin II and Staehelin, 2011)。基粒类囊体结构具有可变性, 当周围环境发生变化时, 基粒类囊体的超微结构会根据功能的需要发生改变, 但是叶绿体感知外部条件变化而促使类囊体膜结构发生改变的分子机制目前仍不清楚。直到2013年, Armbruster等(2013)发现弯曲类囊体膜蛋白1 (CURVATURE THYLAKOID1, CURT1)家族蛋白具有使类囊体膜发生弯曲的能力, 该蛋白家族以一种剂量依赖方式对类囊体超微结构的改变起重要调控作用。目前, 对CURT1蛋白的研究主要集中于拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和蓝细菌(*Cyanobacteria*)中。本文将分别对这两种光合生物中有关CURT1蛋白调控类囊体膜结构变化的最新研究进展进行阐述。

1 CURT1在拟南芥中的研究进展

高等植物叶绿体形成基粒这一特殊功能结构的前提条件是使类囊体膜发生弯曲。Armbruster等(2013)在拟南芥中发现一种小分子蛋白CURT1具有使类囊体膜发生弯曲的能力。该类蛋白是由核基因编码、定位于叶绿体类囊体膜且由100多个氨基酸组成的小蛋白, 主要分布于基粒边缘(Armbruster et al., 2013)。CURT1蛋白家族有4种CURT1蛋白, 分别为CURT1A、CURT1B、CURT1C和CURT1D。其中CURT1A含量最丰富, CURT1D含量最少(Armbruster et al., 2013)。与其它光合蛋白复合体的含量相比, CURT1蛋白含量并不多, 但对类囊体膜结构起至关重要的作用。CURT1蛋白含量的减少和增多均会影响类囊体结构, 进而影响光合作用。其中, 对缺失突变体光合作用的影响远大于对过表达植株(Armbruster et al., 2013; Pribil et al., 2018)。在*curt1a/b/c/d*四突变植株中基粒直径变宽, 堆积层数减少, 形成没有基粒边缘的结构; 而过表达CURT1A植株中, 基粒直径变小, 堆积层数增加, 呈现管状的基粒片层(图1A)。值得注意的是, CURT1蛋白的改变并不影响光合蛋白复合体的含量, 光系统II (photosystem II, PSII)的功能也未受到直接损伤。因此认为在CURT1突变体中光合

收稿日期: 2020-11-30; 接受日期: 2021-03-01

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(A类) (No.XDA2401020304)

* 通讯作者。E-mail: jidaili@ibcas.ac.cn

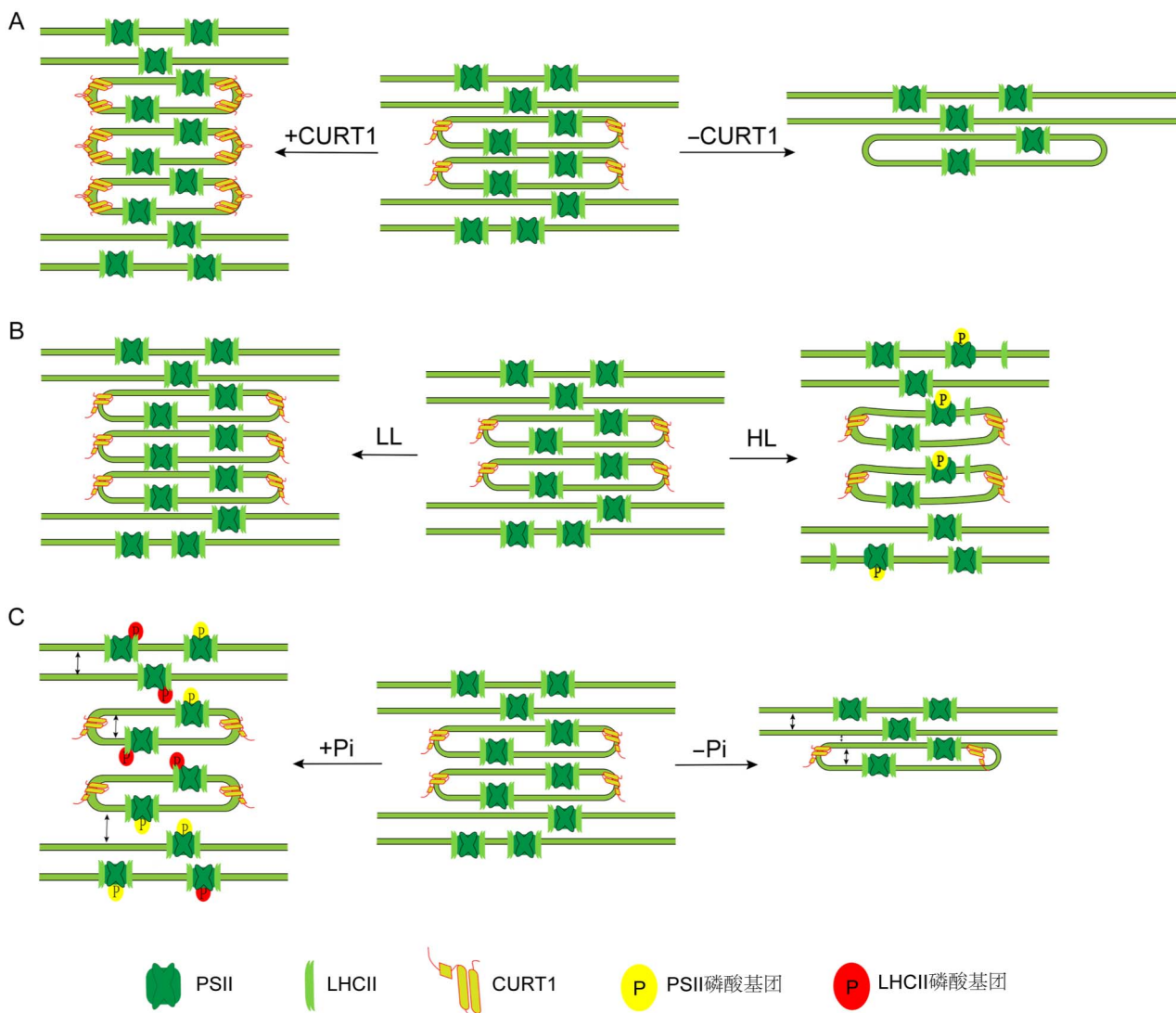


图1 类囊体超微结构的可塑性

(A) CURT1蛋白水平影响基粒结构: CURT1蛋白含量增加, 类囊体基粒片层数增加, 直径变窄; CURT1蛋白含量减少, 类囊体基粒片层数变少, 直径变宽; (B) 光强影响类囊体结构: 低光下基粒片层数增多, 高光下基粒直径变窄, 基粒高度增加; (C) PSII磷酸化水平影响类囊体膜结构: PSII磷酸化增强, 基粒直径变小、变高, 类囊体膜间隙变大, 囊腔增厚; PSII磷酸化水平下降, 基粒直径变大, 类囊体膜间隙变小, 基粒层数变少。LL: 低光; HL: 高光; PSII: 光系统II; LHCII: 捕光蛋白复合物II; CURT1: 弯曲类囊体膜蛋白1

Figure 1 The plasticity of thylakoid ultrastructure

(A) Effects of CURT1 levels on granum dimensions: With the level of CURT1 proteins increased, the grana displays more layers of membrane and decreased diameter; Grana without CURT1 proteins significantly increased in diameter but contain far fewer layers of membrane; (B) Effects of changes in light conditions on granum dimensions: under low light levels, the numbers of layers in grana stacks are increased, and high light intensities lead to significant reduction in the diameter, and to partial transversal unstacking of grana discs; (C) Effects of PSII phosphorylation on granum dimensions: increased levels of PSII phosphorylation lead to significant reduction in the diameter, the enlargement of the vertical gaps between thylakoid layers, and swelling of the thylakoid lumen; Decreased levels of PSII phosphorylation lead to increased diameter, decreased gaps of adjacent layers within the granum, and fewer layers of membrane. LL: Low light; HL: High light; PSII: Photosystem II; LHC II: Light-harvesting complex II; CURT1: CURVATURE THYLAKOID 1

作用受到的影响是间接原因所致, 最可能的原因是 CURT1蛋白含量变化导致类囊体的超微结构改变,

从而影响膜上蛋白的分布以及相关的生物学过程, 最终影响光合作用(Armbruster et al., 2013; Pribil et

al., 2018)。

生物体中,膜弯曲现象无处不在,这与该位置所要进行的生理过程密切相关,如细胞的胞吞胞吐作用、细胞内运输小泡的形成和某些细胞器的形成过程(Alimohamadi and Rangamani, 2018)。与功能相对应,生物体进化出不同的膜弯曲感知、形成以及维持机制,主要分为两类,一类是与脂质相关,包括脂质成分与不对称性;另一类与蛋白相关,包括跨膜蛋白的存在、疏水性蛋白的插入、亲水蛋白的寡聚以及细胞骨架的作用等,一些膜弯曲过程往往存在多种机制的协同作用(Peter et al., 2004; McMahon and Boucrot, 2015)。

目前,关于CURT1蛋白调控植物基粒类囊体膜弯曲的机制并不清楚,只能根据CURT1蛋白的基本结构做出推断。CURT1蛋白的N端具有1个叶绿体信号肽,1个两亲性螺旋,2个跨膜结构域,N端与C端都朝向基质侧(Armbruster et al., 2013)。由于CURT1蛋白是一个具有2个跨膜结构域的膜内在蛋白,跨膜结构域本身插入到类囊体膜中,可能导致其周围膜发生弯曲。此外,CURT1蛋白的N端和C端都位于一侧,导致类囊体膜两侧不对称,也可能使膜进一步弯曲(Armbruster et al., 2013)。而且,跨膜蛋白还可形成寡聚体或者聚集成簇,进而对膜弯曲发挥作用(McMahon and Boucrot, 2015)。对CURT1蛋白的研究表明,不同或相同的CURT1蛋白之间确实可形成寡聚体(Armbruster et al., 2013)。Armbruster等(2013)研究发现,在CURT1缺失植株中,CURT1寡聚体含量下降,而过表达植株中寡聚CURT1增多。这些研究结果暗示,CURT1寡聚体是引起类囊体膜弯曲的主要原因。然而,光照条件会影响CURT1寡聚体的状态,随着光照强度的增加,CURT1寡聚体含量逐渐下降,但此时类囊体的结构并未发生改变(Pribil et al., 2018);检测高光条件下过表达CURT1植株的类囊体膜结构,发现过表达CURT1A的植株中,高光下CURT1复合物发生解聚,但是基粒类囊体结构未发生变化(Pribil et al., 2018)。由于基粒上其它光合蛋白复合体也是跨膜蛋白,且含量较高,因此推测CURT1蛋白跨膜结构域的寡聚化并不是使膜结构发生弯曲的主要因素。

CURT1蛋白N端有1个两亲性螺旋,该螺旋通常可像楔子一样插入到膜的一个小叶中,其在膜中位置

固定后,就会使该位置的膜结构发生变化(McMahon and Gallop, 2005; Jarsch et al., 2016)(图2)。两亲性 α 螺旋具有疏水性氨基酸的一面位于疏水尾部中,带有正电荷的极性残基与带有负电荷的磷脂极性头部基团相互作用,产生膜弯曲(Könnel, 2019)。已知的两亲性 α 螺旋的作用方式有4类,CURT1蛋白的作用方式属于第2类。两亲性 α 螺旋平行于膜表面插入,这种不对称插入导致严重膜弯曲,膜弯曲程度取决于插入程度,可以确定在CURT1中对膜弯曲产生关键作用的是两亲性螺旋(Gkeka and Sarkisov, 2010)。然而,目前CURT1两亲性螺旋调控类囊体膜结构变化的作用机理尚不明确,还未发现与CURT1两亲性螺旋相互作用的蛋白,因此无法判断CURT1是单独起作用还是需要其它蛋白把它固定在膜周围。通过分析CURT1过表达植株以及缺失突变体中类囊体膜结构的差异,可以确定CURT1蛋白以剂量依赖方式对类囊体膜弯曲产生影响(Armbruster et al., 2013)。

典型的拟南芥基粒结构为:类囊体膜厚度约为4 nm,囊腔厚度为4.7 nm,基粒直径为300–600 nm,基粒内部类囊体膜间隙约为3.6 nm(Jensen and Leister, 2014)。导致类囊体膜结构发生变化的因素有很多,不同条件会使基粒的直径、囊腔厚度、类囊体膜间隙以及堆叠层数发生相应变化。首先是光照强度引起的变化:弱光下,基粒类囊体堆叠层数增多,囊腔增厚(Anderson, 1986);高光下,基粒类囊体膜间隙变大,基粒直径减小,囊腔增厚,基粒边缘面积增大,且向外突出(Kirchhoff, 2014; Pribil et al., 2018)(图1B)。其次是光质引起的变化:红光或者蓝光有助于PSII和捕光蛋白复合物II(light-harvesting complex II, LHCII)磷酸化,基粒直径变小,膜间隙加厚;远红光下,优先激发光系统I(photosystem I, PSI),使PSII与LHCII去磷酸化,基粒直径变大(Chuartzman et al., 2008; Trotta et al., 2019)。此外,光系统蛋白磷酸化水平也会引起类囊体膜结构改变,在*stn7/stn8*中,PSII和LHCII磷酸化水平下降,基粒直径增大,层数减少,基粒中类囊体膜间隙变小,囊腔厚度变小,基粒变得宽且矮;*tap38*中,LHCII维持高水平磷酸化,基粒直径变小,层数增加,基粒变窄且高(Wood et al., 2019)(图1C)。

基粒类囊体结构改变往往会影响光合效率。有证据表明,CURT1蛋白水平直接影响PSII修复循环和状

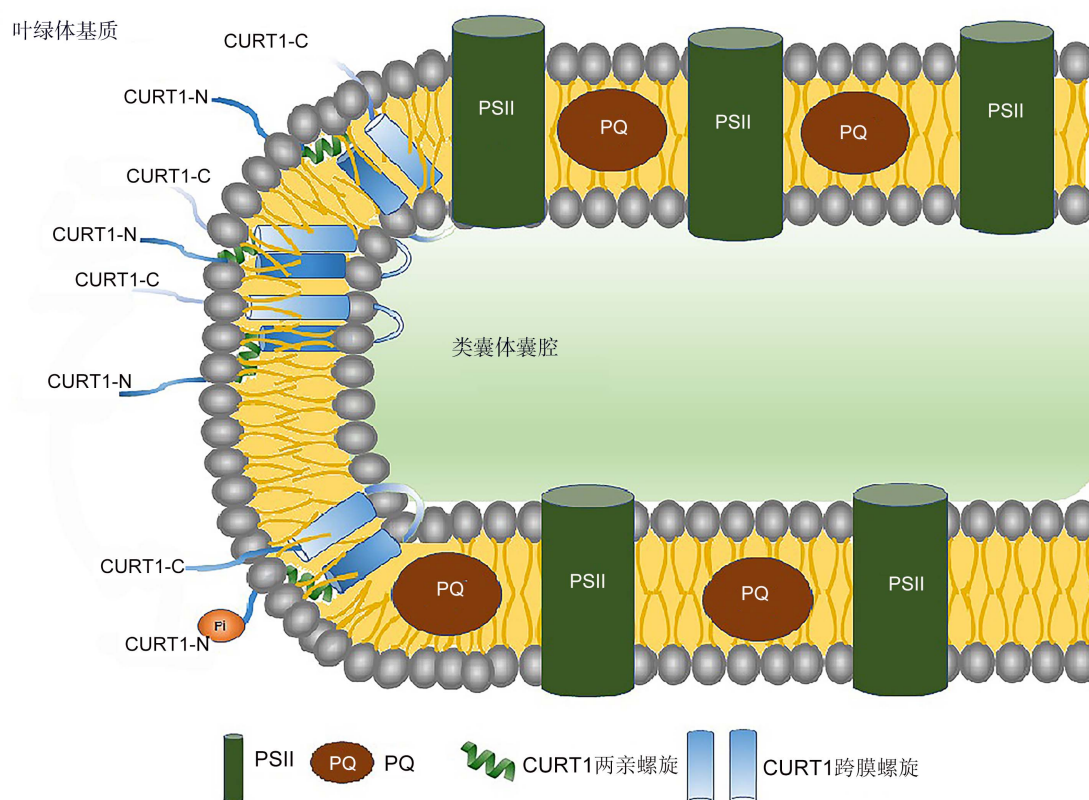


图2 CURT1蛋白插入类囊体膜导致膜弯曲模式
PQ: 质体醌。PSII和CURT1同图1。

Figure 2 The functional model for CURT1 insertion leads to thylakoid membrane curvature
PQ: Plastoquinone. PSII and CURT1 see Figure 1.

态转换2个过程,从而参与光合作用的调控(Nixon et al., 2010)。PSII修复循环与状态转换发生在基粒边缘,可反映基粒类囊体结构的可塑性,可塑性越强,则响应外界条件变化的速度越快。在低光条件下, LHCII易发生磷酸化,磷酸化的LHCII从基粒类囊体的PSII核心复合体上解离,并移动到基质类囊体上,与PSI结合,从而增加PSI的捕光能力,此为状态1转变为状态2(Pribil et al., 2014)。curt1a/b/c/d突变体中状态转换受阻,而过表达植株与野生型相似,因此CURT1蛋白的含量可影响拟南芥的状态转换过程(Pribil et al., 2018) (图3)。

高光条件下,类囊体囊腔酸化诱导LHCII含量下降(付振书等, 2004), PSII与细胞色素b₆f复合物(cytochrome b₆f complex, Cytb₆f)结合增多,以此降低光捕获,增加线性电子传递(Kirchhoff, 2014)。但是PSII在高光条件下易发生损伤,而高光与低温结合使光抑

制更加显著(代玉华等, 2004),其D1亚基是光氧化损伤的主要靶点(Kirchhoff, 2019)。植物体内存在PSII修复循环,其过程涉及3个部位:基粒类囊体、基质类囊体和基粒边缘。高光下PSII受损伤后,PSII的核心蛋白亚基D1、D2、CP43和PsbH被磷酸化,促使LHCII单体化并从PSII核心解离。损伤的D1亚基由FtsH (基质侧)和Deg (囊腔侧)降解,然后PSII核心横向扩散到基质片层,并由PSII核心磷酸酶(PSII specific PSII core phosphatase, PBCP)去磷酸化。新合成的前体D1蛋白由C末端加工酶(CtpA)处理,成熟的D1蛋白插入到PSII核心复合体中,PSII复合体重新组装,返回到基粒类囊体上(Kirchhoff, 2014) (图3)。整个修复过程需要许多小分子蛋白(如FtsH和PBCP)参与,由于基粒结构的限制形成空间位阻,这些小分子蛋白大多位于基粒边缘或者基质片层上(Kirchhoff, 2014),而光系统蛋白复合体在类囊体膜上形成紧密

且有序的排列,使得这些小分子蛋白在膜中扩散变得困难,难以迁移到PSII受损区域(Kirchhoff, 2018)。当光系统蛋白被磷酸化时,基粒类囊体膜结构发生改变,光系统蛋白复合体的有序结构变成无序状态,这些小分子修复蛋白便能够进入基粒并接触到对应的底物,进行损伤修复(Kirchhoff, 2014, 2018)。在 *curt1a/b/c/d* 突变体中,基粒直径变得很大,膜结构严重变形,造成垛叠区与非垛叠区的扩散距离增大,且基粒边缘部位可能消失,空间位阻增大,使得PSII修复循环在复位过程受到抑制,相应的光合效率降低。实验证明, *curt1a/b/c/d* 突变体中D1含量下降, CURT1 蛋白缺失对D1的周转产生负面影响,进而影响PSII修复循环过程;而过表达CURT1的植株, D1含量并未减少,但随着光照时间的延长,光合效率降低,推测可能是由于CURT1蛋白的寡聚化影响了类囊体膜结构的可塑性从而影响PSII重组(Pribil et al., 2018) (图3)。

虽然LHCII和PSII的磷酸化水平会影响基粒类囊体的超微结构,但这并不是导致类囊体膜弯曲的主要原因。在 *curt1a/b/c/d* 四突变体中类囊体膜弯曲受到抑制,但PSII与LHCII的磷酸化水平反而更高,因此推断CURT1蛋白本身才是对类囊体膜结构影响更大的因素(Armbruster et al., 2013)。已有研究表明, CURT1蛋白可以发生翻译后修饰, CURT1A可能在3个位置(Ser-64、Ser-65和Thr-68)发生磷酸化,在Ala-63发生乙酰化,已证实CURT1B发生磷酸化的位点在Thr-64,发生乙酰化的位点在Ala-64,并且CURT1B的磷酸化与乙酰化互斥(Pribil et al., 2014; Trotta et al., 2019)。CURT1B的磷酸化水平受多方面影响,首先是随着光照强度的变化, CURT1B磷酸化水平发生变化,但是其蛋白水平并未改变,因此认为在高光条件下使类囊体超微结构发生变化的并不是CURT1蛋白水平的改变,而是翻译后修饰水平的变化,并且认为存在2种状态的CURT1B,二者之间可

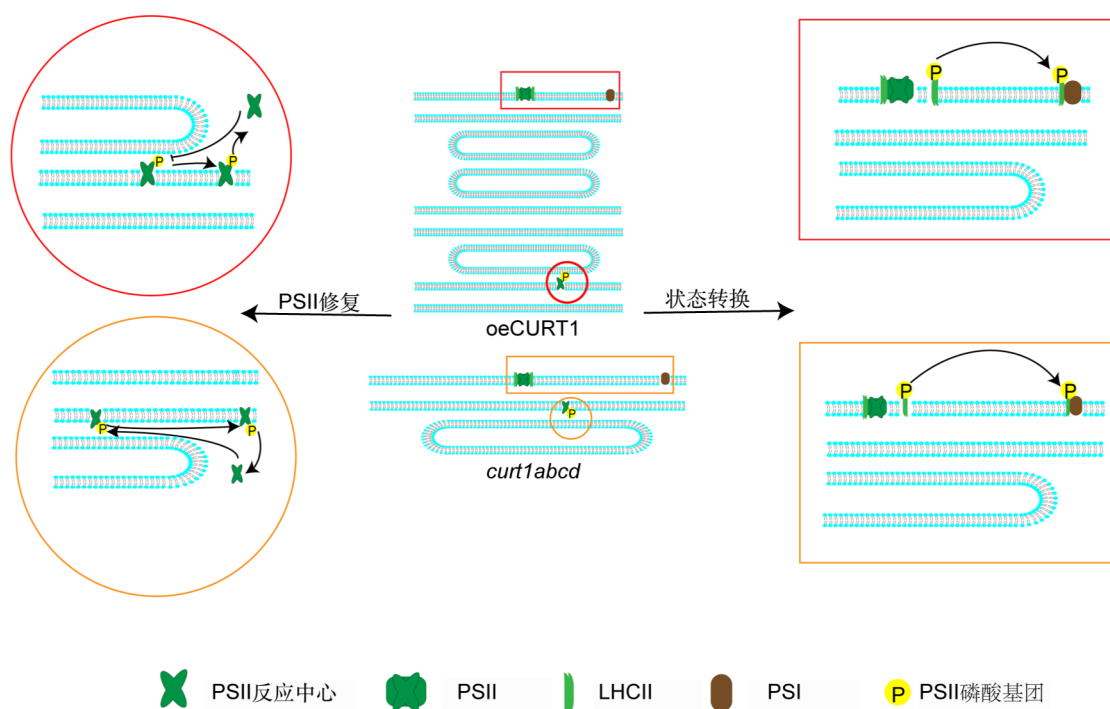


图3 不同光照条件下CURT1调控基粒结构变化影响光合作用的机理

过表达以及缺失CURT1植株在高光下对PSII修复的影响以及弱光下对状态转变的影响。PSI: 光系统I。PSII、LHCII和CURT1同图1。

Figure 3 CURT1 modulate grana structure to regulate photosynthesis in response to different light conditions. Overexpression or knock out of CURT1 protein influence the PSII repair process under high light condition and state transition during low light condition. PSI: Photosystem I. PSII, LHCII and CURT1 see Figure 1.

以发生转化(Trotta et al., 2019)。综上,高光条件下大分子CURT1复合物减少可能是由于CURT1磷酸化导致复合体解聚造成。其次,在各种突变体(如*stn7*、*stn8*、*stn7/stn8*、*tap38*、*psb33*和*psaI*)中,CURT1B的磷酸化水平均受到影响,表明CURT1B磷酸化与PSII核心磷酸化及LHCII与PSI的相互作用均有相关性,故可推断CURT1B磷酸化可能参与PSII的修复循环和状态转换(Trotta et al., 2019)。目前,CURT1乙酰化的作用并不清楚,但是发现有一部分CURT1B发生乙酰化而不被磷酸化,并且对光照强度的改变无响应。CURT1B乙酰化是否与基粒类囊体膜弯曲有关,尚待进一步探索(Trotta et al., 2019)。

2 CURT1在蓝细菌中的研究进展

拟南芥中CURT1缺失导致基粒类囊体结构改变并对光合作用产生负面影响。但是在蓝细菌中并不存在基粒结构,其类囊体结构呈现多种模式,如无类囊体结构以及顶体、束状、不规则和平行排列的类囊体,基粒结构缺失并不影响蓝细菌的光合作用与生长,那么基粒存在的意义是什么? CURT1起源于蓝细菌,集胞藻中存在CURT1的同源蛋白CurT (Armbruster et al., 2013; Mareš et al., 2019)。CurT蛋白缺失会在蓝细菌中产生比拟南芥中更为严重的后果:突变体中,细胞形态发生巨大变化且生长速度减慢,类囊体的有序排列被扰乱,呈现无序排列,尤其是生物发生中心消失;而且藻胆体和叶绿素含量下降,PSII核心亚基含量降低,组装中间体累积,严重影响光合作用;同时与胁迫响应相关的类胡萝卜素含量上升,胁迫蛋白IsiA含量增加(Heinz et al., 2016)。

比较CurT与CURT1的蛋白结构,发现CurT蛋白的C端与CURT1的同源性较高,N端的相似性较低,但仍具有预测的两亲性 α 螺旋,进一步说明两亲性螺旋的存在是使CURT1蛋白具有膜弯曲能力的关键(Heinz et al., 2016)。结构上的不同导致CurT与CURT1蛋白功能分化。首先,在拟南芥中CURT1蛋白可发生磷酸化,这种蛋白磷酸化的变化对类囊体超微结构的改变具有重要意义,但是在蓝藻中CurT缺少磷酸化位点(Hansson and Vener, 2003)。蓝藻中的CurT大部分位于类囊体上,分子量较大,主要有a、b和c型,并且类囊体表面的CurT蛋白分布不对称,呈

现凸面多凹面少,也表明CurT蛋白对类囊体的膜弯曲有作用。此外,还有小部分CurT蛋白集中在生物发生中心PDMs (PratA-defined membranes) (PratA蛋白决定了PDM是否存在,因此称为PratA定义的膜)上,PDM位于类囊体膜与质膜之间,此区域的叶绿素荧光低,CurT以低分子量的形式存在,主要是b和d型(Heinz et al., 2016)。其次,在蓝藻中CurT蛋白缺失导致生物发生中心PDM消失(Heinz et al., 2016),在PDM上可能会进行类囊体膜的生物发生以及PSII组装的初始步骤(Stengel et al., 2012)。PratA存在情况下,可在周质中与 Mn^{2+} 结合,也可在PDM上与pD1的C端直接互作,并由蛋白酶CtpA对pD1进行加工,通过PratA可将 Mn^{2+} 转运到PDM的pD1上,随后该中间体再进行CP43和CP47的组装(Stengel et al., 2012)。不存在CurT蛋白时,PratA含量下降,生物发生中心消失,不仅影响PSII组装的初始步骤(尤其是PSII二聚体的形成),而且影响D1蛋白的降解。但即使缺少生物发生中心,蓝细菌中也会有PSII积累,表明生物发生中心并不是蓝细菌所必需的,其存在对于PSII来说可能仅起到促进作用(Heinz et al., 2016)。

蓝细菌与拟南芥CURT1蛋白缺失引起的表型差异可以从进化角度进行分析。一方面,用拟南芥的CURT1A蛋白替换蓝细菌中的内源CurT蛋白,能够使CurT蛋白缺失的蓝细菌部分功能恢复,说明CURT1蛋白可部分取代CurT蛋白,其功能在进化上较为保守(Armbruster et al., 2013)。另一方面,CurT与CURT1蛋白导致膜结构发生变化均与PSII密切相关,可以推测叶绿体基粒的形成与蓝细菌中的生物发生中心具有相关性(Heinz et al., 2016)。在蓝细菌中有关CurT蛋白方面的研究较少,更多的实验证据将有助于了解CurT蛋白在蓝细菌中的分子机制,进一步结合拟南芥中有关CURT1蛋白的证据从而解析基粒形成的机理。

3 研究展望

高等植物叶绿体基粒的形成及具体功能仍存在争议。目前认为基粒的存在既有利于光合作用,也有不利的方面。它可以通过物理分隔2个光系统防止激发能溢出,也可增大光合作用面积,对于线性与非线性电子传递之间的转化有利(Armbruster et al., 2013; Lam-

brev and Akhtar, 2019); 但同时基粒的存在会增加电子载体的扩散距离及对PSII修复过程中PSII复位造成阻碍(Armbruster et al., 2013)。随着研究类囊体结构的工具越来越多,特别是导致类囊体膜弯曲蛋白CURT1的发现,对类囊体的研究也将更为深入,但是调控类囊体膜结构的分子机制目前并不清楚。例如,催化CURT1蛋白磷酸化的酶是什么? CURT1蛋白如何定位并插入到基粒类囊体边缘的? 除了CURT1寡聚体的形式,是否还存在其它作用方式? CURT1蛋白的磷酸化如何感应外界环境变化? 是否存在与CURT1蛋白互作的蛋白? 这一系列问题的解决与验证,将为建立以CURT1蛋白为出发点的叶绿体基粒类囊体结构调控分子模型奠定理论基础。

此外,随着电镜技术的发展及计算机分析能力的提高,今后对叶绿体结构的解析将从静态观察向动态监测转变,揭示叶绿体类囊体结构生物发生和调节的动态调控机理,解析不同环境和发育情况下叶绿体结构及其功能变化及对光合作用的影响,将成为叶绿体这一独特细胞器超微结构研究的新靶点。这方面研究的突破将为光合作用基础研究及高光效作物设计育种奠定理论基础,为解决人类活动及全球气候变化引起的粮食和能源危机提供有效途径。

参考文献

- 代玉华, 刘训言, 孟庆伟, 赵世杰 (2004). 低温胁迫对类囊体膜脂代谢的影响. *植物学通报* **21**, 506–511.
- 付振书, 赵世杰, 孟庆伟 (2004). 类囊体腔的酸化与过剩激发能耗散. *植物学通报* **21**, 486–494.
- Alimohamadi H, Rangamani P (2018). Modeling membrane curvature generation due to membrane-protein interactions. *Biomolecules* **8**, 120.
- Anderson JM (1986). Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. *Annu Rev Plant Physiol* **37**, 93–136.
- Armbruster U, Labs M, Pribil M, Viola S, Xu WT, Scharfenberg M, Hertle AP, Rojahn U, Jensen PE, Rappaport F, Joliot P, Dörmann P, Wanner G, Leister D (2013). *Arabidopsis* CURVATURE THYLAKOID 1 proteins modify thylakoid architecture by inducing membrane curvature. *Plant Cell* **25**, 2661–2678.
- Austin II JR, Staehelin LA (2011). Three-dimensional architecture of grana and stroma thylakoids of higher plants as determined by electron tomography. *Plant Physiol* **155**, 1601–1611.
- Chuartzman SG, Nevo R, Shimoni E, Charuvi D, Kiss V, Ohad I, Brumfeld V, Reich Z (2008). Thylakoid membrane remodeling during state transitions in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **20**, 1029–1039.
- Daum B, Kühlbrandt W (2011). Electron tomography of plant thylakoid membranes. *J Exp Bot* **62**, 2393–2402.
- Gkeka P, Sarkisov L (2010). Interactions of phospholipid bilayers with several classes of amphiphilic α -helical peptides: insights from coarse-grained molecular dynamics simulations. *J Phys Chem B* **114**, 826–839.
- Hansson M, Vener AV (2003). Identification of three previously unknown *in vivo* protein phosphorylation sites in thylakoid membranes of *Arabidopsis thaliana*. *Mol Cell Proteomics* **2**, 550–559.
- Heinz S, Rast A, Shao L, Gutu A, Gügel IL, Heyno E, Labs M, Rengstl B, Viola S, Nowaczyk MM, Leister D, Nickelsen J (2016). Thylakoid membrane architecture in *Synechocystis* depends on CurT, a homolog of the granal CURVATURE THYLAKOID1 proteins. *Plant Cell* **28**, 2238–2260.
- Jarsch IK, Daste F, Gallop JL (2016). Membrane curvature in cell biology: an integration of molecular mechanisms. *J Cell Biol* **214**, 375–387.
- Jensen PE, Leister D (2014). Chloroplast evolution, structure and functions. *F1000Prime Rep* **6**, 40.
- Kirchhoff H (2013). Architectural switches in plant thylakoid membranes. *Photosynth Res* **116**, 481–487.
- Kirchhoff H (2014). Structural changes of the thylakoid membrane network induced by high light stress in plant chloroplasts. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **369**, 2013 0225.
- Kirchhoff H (2018). Structure-function relationships in photosynthetic membranes: challenges and emerging fields. *Plant Sci* **266**, 76–82.
- Kirchhoff H (2019). Chloroplast ultrastructure in plants. *New Phytol* **223**, 565–574.
- Könnel A, Bugaeva W, Gügel IL, Philippar K (2019). BANFF: bending of bilayer membranes by amphiphilic α -helices is necessary for form and function of organelles. *Biochem Cell Biol* **97**, 243–256.
- Lambrev PH, Akhtar P (2019). Macroorganisation and flexibility of thylakoid membranes. *Biochem J* **476**, 2981–3018.
- Mareš J, Strunecký O, Bučinská L, Wiedermannová J (2019). Evolutionary patterns of thylakoid architecture in cyanobacteria. *Front Microbiol* **10**, 277.
- McMahon HT, Boucrot E (2015). Membrane curvature at a

- glance. *J Cell Sci* **128**, 1065–1070.
- McMahon HT, Gallop JL** (2005). Membrane curvature and mechanisms of dynamic cell membrane remodelling. *Nature* **438**, 590–596.
- Nixon PJ, Michoux F, Yu JF, Boehm M, Komenda J** (2010). Recent advances in understanding the assembly and repair of photosystem II. *Ann Bot* **106**, 1–16.
- Peter BJ, Kent HM, Mills IG, Vallis Y, Butler PJG, Evans PR, McMahon HT** (2004). BAR domains as sensors of membrane curvature: the amphiphysin BAR structure. *Science* **303**, 495–499.
- Pribil M, Labs M, Leister D** (2014). Structure and dynamics of thylakoids in land plants. *J Exp Bot* **65**, 1955–1972.
- Pribil M, Sandoval-Ibáñez O, Xu WT, Sharma A, Labs M, Liu QP, Galgenmüller C, Schneider T, Wessels M, Matsubara S, Jansson S, Wanner G, Leister D** (2018). Fine-tuning of photosynthesis requires CURVATURE THYLAKOID1-mediated thylakoid plasticity. *Plant Physiol* **176**, 2351–2364.
- Shimoni E, Rav-Hon O, Ohad I, Brumfeld V, Reich Z** (2005). Three-dimensional organization of higher-plant chloroplast thylakoid membranes revealed by electron tomography. *Plant Cell* **17**, 2580–2586.
- Stengel A, Gügel IL, Hilger D, Rengstl B, Jung H, Nickelsen J** (2012). Initial steps of photosystem II *de novo* assembly and preloading with manganese take place in biogenesis centers in *Synechocystis*. *Plant Cell* **24**, 660–675.
- Trotta A, Bajwa AA, Mancini I, Paakkari V, Pribil M, Aro EM** (2019). The role of phosphorylation dynamics of CURVATURE THYLAKOID 1B in plant thylakoid membranes. *Plant Physiol* **181**, 1615–1631.
- Wood WHJ, Barnett SFH, Flannery S, Hunter CN, Johnson MP** (2019). Dynamic thylakoid stacking is regulated by LHCII phosphorylation but not its interaction with PSI. *Plant Physiol* **180**, 2152–2166.

Research Progress of CURT1 on Regulating Thylakoid Membrane Curvature

Qiuxin Li^{1,2}, Wei Chi^{1,2}, Daili Ji^{1*}

¹Photosynthesis Research Center, Key Laboratory of Photobiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract The grana in chloroplast of higher plants is a structure composed of many thylakoid discs stacked together. The formation of the grana facilitates the distribution of the photosynthetic protein complex in different positions in thylakoids, that is, it has lateral heterogeneity and can effectively carry out photosynthesis. The key step to promote the formation of grana is to bend the thylakoid membrane. CURVATURE THYLAKOID 1 (CURT1) protein has been found to be the key factor leading to membrane bending. In this review, the recent research progresses of CURT1 protein in *Arabidopsis thaliana* and *Cyanobacteria* were summarized, and the prospect of CURT1 protein research in the future was put forward.

Key words CURT1, membrane curvature, *Arabidopsis*, *Cyanobacteria*, CurT

Li QX, Chi W, Ji DL (2021). Research progress of CURT1 on regulating thylakoid membrane curvature. *Chin Bull Bot* **56**, 462–469.

* Author for correspondence. E-mail: jidaili@ibcas.ac.cn

(责任编辑: 孙冬花)