B 3691

Doktori (PhD) értekezés tézisei

MEMBRÁNOK LIPID- ÉS PIGMENTTARTALOM VÁLTOZÁSÁNAK ÉLETTANI HATÁSA CIANOBAKTÉRIUMOKBAN

Várkonyi Zsuzsanna

Témavezető: Dr. Gombos Zoltán

a MTA doktora

MTA Szegedi Biológiai Központ

Növénybiológiai Intézet

Szeged

2000

BEVEZETÉS

A fotoszintetikus szervezetek számára a fény és a hőmérséklet az őket körülvevő környezeti faktorok között meghatározó szerepet töltenek be. Ezek a szervezetek a környezet állandó változásaira alkalmazkodással válaszolnak. Az alkalmazkodás lényege a környezetnek megfelelő optimális anyagcserefolyamatok beállítása. A fotoszintézis szolgáltatja az ilyen szervezetek számára a biokémiai folyatamatokban felhasználható makroerg kötést tartalmazó, energiahordozó molekulákat (ATP) és a redukált koenzimeket (pl. NADH, NADPH). A fotoszintetikus folyamatok döntő többsége a sejtek belső terében megtalálható membránokba ágyazott fehérjékhez kötve játszódik le. Ezért a membránok szerkezete nagy mértékben befolyásolhatja a fotoszintézis folyamatait. Ahhoz, hogy a sejtek az esetleges környezeti változásokat széles határok között tolerálni tudják - a membránokhoz kötött folyamatok lehetőség szerinti azonos, optimális szinten tartása érdekében - a membránszerkezeteknek megfelelően plasztikusnak kell lenniük. Az alkalmazkodás során a membránoknak mind a lipid, mind a fehérje és pigment összetétele módosul. Gazdasági szempontból is igen fontos a növények különböző hőmérsékletekhez és fényintenzitásokhoz történő alkalmazkodási képességeinek megértése.

Munkámhoz egy olyan kísérleti rendszert választottam, mely - a dolgozatomban részletezett, a kísérletek kivitelezése szempontjából lényeges előnyökön túl - környezetbiológiai jelentőséggel is bír. Vizsgálataim egy részét a Balatonban előforduló toxin termelésre képes kékalgán, a *Cylindrospermopsis raciborskii*-n végeztem.

A Balaton ökológiai állapotának védelme és a vízminőség javításának igénye több mint három évtizede került előtérbe. A tó veszélyeztetettségét, ökológiai állapotának romlását számos kedvezőtlen folyamat megjelenése is jelezte. Ezek között leginkább aggasztó az egysejtű növényi szervezetek, az algák, cianobaktériumok rendkívüli elszaporodása volt. A toxintermelésre is képes cianobaktériumok jelenléte és az algavirágzások korábban évenkénti, szezonális megismétlődése miatt indokolt az igény, hogy elvégezzük a balatoni algák élettani jellemzését. E célt szem előtt tartva vizsgáltam a *Cylindrospermopsis raciborskii* sejtek fotoszintetikus tulajdonságait. Különös figyelmet fordítottam a tilakoid

membránok hőmérsékleti- és fényadaptációs sajátságaira, ami magyarázattal szolgálhat arra a tényre, hogy miért éppen ez a cianobaktérium szelektálódott ki és okozta a legnagyobb algavirágzásokat a Balatonban.

A *Cylindrospermopsis raciborskii* sejtek fiziológiai jellemzőit összevetettem a magasabbrendű növények fotoszintézisének modelljeként is használatos és részletesen tanulmányozott *Synechocystis* PCC6803 sejtek tulajdonságaival.

A további kísérletekben a cianobaktériumok fotoszintetikus membránjaiban található lipidek közül az eddig még *in vivo* körülmények közt nem tanulmányozott foszfatidilglicerol szerepét vizsgáltam a fotoszintetikus elektrontranszportban. Ehhez a *Synechocystis* sp. PCC6803 egysejtű cianobaktérium egy olyan mutánsát használtuk, amelyben inaktiváltuk a foszfatidilglicerolfoszfát szintetáz enzimet kódoló *pgsA* gént. Az így előállított mutáns foszfatidilglicerol auxotrófnak bizonyult. Ezekben a mutánsokban a külső foszfatidilglicerol koncentráció változtatásával lehetőségünk nyílt a sejten belüli foszfatidilglicerol szint széles határok közötti változtatására. Ez a kísérleti elrendezés lehetőséget nyújtott arra, hogy az egyéb sejtalkotók változatlanul hagyása mellett ennek a lipidnek az élettani jelentőségét tanulmányozhassuk.

CÉLKITŰZÉSEK

Vizsgálatainkban célul tűztük ki, hogy:

(i) megvizsgáljuk a természetes körülmények között is előforduló alacsony és magas fényintenzitások és hőmérsékletek hatását a *Cylindrospermopsis raciborskii* sejtek szaporodására;

(ii) a *C. raciborskii* sejtek membránjai lipid összetételének változását analizáljuk a különböző környezeti paraméterek, mint pl. hőmérsélet, fényintenzitás változtatásának hatására, és a sejtek élettani vizsgálatával nyerjünk újabb ismereteket a megváltozott membránszerkezet jelentőségéről a szélsőséges fényintenzitással és hőmérséklettel szembeni tolerancia kialakításában;

(iii) megmérjük az alacsony hőmérséklet és a nagy fényintenzitás hatására, a stresszhez történő alkalmazkodás során bekövetkező karotinoid tartalom változását a *C. raciborskii* sejtből izolált tilakoid membránokban, a xantofillok membránszerkezetet befolyásoló szerepének felderítése céljából a

korábban csak *in vitro* rendszeren tanulmányozott szerep vizsgálatát izolált fotoszintetikus membránokon is elvégezzük;

(iv) összehasonlítsuk a *C. raciborskii* sejtek fotoszintézisének alacsony hőmérsékletű fénygátlását a magasabbrendű növények fotoszintézis modelljeként használatos *Synechocystis* PCC6803 sejtek fotoinhibíciójával és vizsgáljuk a két cianobaktérium fotoszintetikus aktivitásának helyreállását fotoinhibíció után;

(v) meghatározzuk a foszfatidilglicerol szerepét a cianobaktériumok tilakoid membránjában és a két fotokémiai rendszer aktivitásában a rendelkezésünkre álló *Synechocystis* PCC6803 *psgA*$^-$ mutánsok segítségével.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A felhasznált cianobaktérium törzsek tenyésztési körülményei

Synechocystis sp. PCC6803

Ezt a törzset fotoautotróf körülmények között BG 11 médiumban neveltük, mely 4 mM 2-[4-(2-hydroxyetil)-1-piperazinyl] etánszulfonsav (HEPES)-NaOH-t, (pH 7,5) tartalmazott. A kultúrák hőmérsékletét termosztáttal, a fényintenzitást neutrális szűrők segítségével szabályoztuk. A kultúrákat steril levegővel buborékoltattuk, amely 1% CO_2-ot tartalmazott (Ono és Murata, 1981).

Synechocystis pgsA$^-$ *(PG hiányos) mutáns*

A *Synechocystis pgsA*$^-$ mutánst (Hagio és mtsai, 2000) a vad típusnál használt médiumban neveltük, mely 20 µg/ml kanamicint és 20 µM dioleoyl-PG–t (P9664, Sigma, St. Louis, MO) is tartalmazott. Az agaron való neveléshez a fenti médiumhoz 1,2 % (w/v) agart adtunk. A nevelési hőmérséklet 30 °C, a fényintenzitás kb. 40 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ volt. A kultúrák levegőztetését állandó rázatással oldottuk meg (NR-3, TAITEC, Saimata, Japan, 120/min). A sejtek szaporodását az optikai denzitás mérésével (OD_{750}) követtük.

Cylindrospermopsis raciborskii tenyésztése

A *Cylindrospermopsis raciborskii* ACC9051 sejteket a MTA, Tihanyi Limnológiai Intézetből kaptuk és módosított BG 11 (a mikroelemekből az eredeti recept szerinti koncentráció 10%-át adjuk) médiumban neveltük. A különböző nevelési hőmérsékleteket termosztáttal biztosítottuk. Az alkalmazott fényintenzitás 0.04 mmol $m^{-2}s^{-1}$-tól 1.0 mmol $m^{-2}s^{-1}$–ig terjedt, a steril levegő, amellyel a kultúrákat buborékoltatuk 1% CO_2-ot tartalmazott.

A sejtmembránok izolálása

A cianobaktérium sejteket 5000g-s, 10 perces centrifugálással gyűjtöttük és 5 mM-os TES-NaOH (pH: 7,0) pufferrel mostuk. Ezután a sejteket felszuszpendáltuk az előbbi pufferben, mely tartalmazott még 600 mM szaharózt és 2mM EDTA-t is. Az így kapott sejtszuszpenzióhoz lizozimet adtunk és az enzimes emésztést sötétben, szobahőmérsékleten, két óra hosszan végeztük. A sejtek feltörése „French pressure cell" segítségével történt, $2x10^7$ Pa nyomással (Omata és Murata, 1983). A következő izolálási lépéseket 4 °C-on végeztük. Proteáz gátlóként 0.1 ml 3%-os, metanolban oldott fenil-metil-szulfonil-fluoridot használtunk a homogenizátumhoz (Sato és Murata 1980). 40000g-s, 15 perces centrifugálással szabadultunk meg a fel nem tárt sejtektől, illetve a számunkra szükségtelen sejttörmeléktől. A felülúszóból cukorgrádiens centrifugálással, 130000g-vel, 18 órán át, választottuk el az egyes membránfrakciókat. Lépcsős cukorgrádienst alkalmaztunk. A citoplazmás membránok a 30%-os cukorlépcsőben jelennek meg. Narancssárga színük alapján a többi membránfrakciótól könnyen elkülöníthetők és azonosíthatók. Az egyes, jól elkülönült membránfrakciókat a grádiensből injekciós tű segítségével nyertük ki, a frakciókat hígítottuk és a membránokat egy ismételt centrifugálással (120000g, 2 óra) ülepítettük.

A tilakoid membrán klorofill tartalmát a 80%-os acetonos kivonat spektrofotometriás mérésével határoztuk meg (Arnon, 1949).

Lipid és zsírsav analízis

Lipid extrakció és elválasztás

A lipideket Bligh és Dyer (1959) által leírt módon nyertük ki a sejtekből. A sejteket kloroform és metanol 1:2 arányú elegyével extraháltuk. A lipidek analízisét és lipid osztályokra történő elválasztását Sato és Murata (1980) módszere alapján végeztük. A lipidek elválasztásához szilikagél vékonyréteg lapokat (Merck 5721) használtunk, az alkalmazott futtatóelegy kloroform, metanol és 28%-os ammónium-hidroxid (65:35:5) elegye volt. A futtatást szobahőmérsékleten végeztük. Az elkülönült lipid frakciókat UV fény alatt azonosítottuk, majd a szilikagélt lekaparva, visszaoldottuk.

Zsírsavanalízis

A lipid kivonatokat 5% HCl-t tartalmazó metanolban 80 °C-on, 3 óra hosszat észteresítettük. A kapott zsírsav-metilésztereket gázkromatográf segítségével azonosítottuk és határoztuk meg mennyiségüket. A zsírsav-metilésztereket FFAP kapilláris oszlopon (Supelco, Bellefonte, PA) (30 m×0.25 mm) választottuk el egymástól. A zsírsavak egymáshoz viszonyított mennyiségét a kromatográfiás csúcsok területeinek integrálásával számítottuk ki. Az abszolút mennyiségek kiszámításához belső standardként 15:0 zsírsavat adtunk ismert mennyiségben a mintáinkhoz.

Karotinoidok elválasztása

A karotinoidokat szilikagél vékonyréteg kromatográfiával választottuk el (Hager és Meyer-Bertenrath, 1966). Futtatóelegyként petroléter és 2-propanol elegyét (20:1) használtuk. Az egyes karotinoidok mennyiségét spektrofotometriásan határoztuk meg az irodalomból vett extinkciós koefficiensek felhasználásával.

A karotinoidok HPLC-vel történő analíziséhez (nagy felbontású folyadék kromatográf) Waters Chromatography Division, Millipore GmbH, Waters 996 fotodiódát, Waters 717 mintaadagolót és PC-t, Software Millenium 2100 rendszert

használtunk, Nucleosil C18-5 μ, 300A (250x5x4mm) oszloppal (Macherey and Nagel, Duren, Germany).

A komponensek azonosítása spektrumuk alapján történt, a mennyiségi meghatározáshoz ß-karotint használtunk, mint belső viszonyítási alapot. Az eredményeket klorofill tartalomra vonatkoztattuk.

Fotoszintetikus elektrontranszport aktivitások mérése

A fotoszintetikus oxigénfejlődés mérését intakt sejteken Clark típusú oxigén elektródával végeztük Gombos és mtsai, (1992) leírása alapján. A mérés során mesterséges elektrondonorokat és akceptorokat nem használtunk. A méréshez a sejteket kétszer mostuk BG11 médiumban és ugyanebben a médiumban felszuszpendáltuk úgy, hogy a klorofill tartalom kb. 2 μg/ml legyen. Az intakt sejteket 600 μmol $m^{-2}s^{-1}$ intenzitású aktinikus fénnyel világítottuk meg, a mintatartó elé egy vörös optikai szűrőt (VR620, Hoya Glass Co., Tokyo) és egy infravörös-abszorpciós filtert (HA-50; Hoya Glass) szereltünk, a megvilágítás utáni oxigénfejlesztést mértük.

A cianobaktériumok második fotoszisztémája (PSII) aktivitásának mérését 50 mM HEPES-NaOH, (pH:7.5) pufferben végeztük. Akceptorként 0.1 mM 1,4-benzokinont használtunk (Ono és Murata,1981).

A P700 fényindukált redox változását egész sejtekben egy ED-800T típusú emitter-detektor egységgel felszerelt PAM 101 (pulse-amplitude-modulated) készülékkel (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany) mértük meg, Schreiber és mtsai. (1988) módszere szerint. A sejteket lecentrifugáltuk és friss BG11 médiumban szuszpendáltuk úgy, hogy a klorofill koncentráció 30 μg/ml legyen. A mintát telítési fehér fénnyel gerjesztettük addig, amíg az abszorpció változása 820 nm-nél el nem érte a steady-state állapotot (kb. 5s), majd mértük a $P700^+$ megvilágítás utáni redukcióját. Az oxidálható P700 mennyiségét 10 μM 3-(3, 4-diklorofenil)-1,1-dimetilurea (DCMU) és 50 mM metilviologén jelenlétében mértük meg.

A fluoreszcencia indukció kinetikáját PAM 101 (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany) fluoriméterrel mértük meg. Az F_m (maximális fluoreszcencia) értékét, ami a redukált Q_A mennyiségére ad felvilágosítást rövid, 1-2 másodperces, telítési fény

pulzus segítségével határoztuk meg. Ehhez szűrővel ellátott (Calfex CK 65, Blazers, RG 630, Schott) halogén lámpát (KL-1500 electronic, Schott Glasswerke, Wiesbaden, Germany) használtunk. Az F_m és F_0 értékek különbségét, mint a változó fluoreszcenciát (F_v) vettük számításba. A fluoreszcencia indukciót kék fénnyel való folyamatos gerjesztés mellett 685 nm-nél detektáltuk.

A termolumineszcencia méréseket Demeter és Vass szerint (1984) végeztük. 0,4 ml térfogatú mintát 30 másodpercig gerjesztettünk -80 °C-on folyamatos fehér fénnyel, melynek intenzitása 100 μmol $m^{-2}s^{-1}$ volt. A TL görbéket 20°C/min melegítés mellett vettük fel.

ÖSSZEFOGLALÁS

Az értekezés legfontosabb eredményeit a következőkben foglalom össze:

I. Megállapítottam, hogy *Cylindrospermopsis raciborskii* sejtekben a fotoszintetikus elektrontranszport aktivitás hőmérsékleti optimuma függ a sejtek nevelési hőmérsékletétől. A 25°C-on nőtt *Cylindrospermopsis raciborskii* sejtekben ez az érték 28°C–nak, míg a 35°C-on nevelt sejtek esetén ez az érték 36°C-nak adódott. A hasonló körülmények közt nevelt *Synechocystis* PCC6803 sejtek esetében a maximális aktivitás értéke nem mutatott ilyen mértékű eltérést (Várkonyi és mtsai, 1998, in Photosynthesis: Mechanisms and Effects, Vol:3 pp1819-1822).

II. A cianobaktérium sejtek membránjaiban, amint azt korábban *Synechocystis* PCC6803 és *Synechococcus* PCC7942 sejteken megállapítottuk, a többszörösen telítetlen zsírsavak mennyisége emelkedik alacsony nevelési hőmérsékleten (Gombos és mtsai, 1996, Biochim. Biophys. Acta 1299:117-124; Várkonyi és mtsai, 1996, J. Sci. & Ind. Res. 55:658-668), amely indukálja a többszörösen telítetlen zsírsavak szintézisét. A telítetlen zsírsavak mennyiségének nevelési hőmérséklettől függő változásai a *Cylindrospermopsis raciborskii* sejtekben meghaladja a korábban más cianobaktériumok esetében mért szintet. Ez az indukció nem változik a fényintenzitás függvényében. 25°C-on nőtt sejtekben a telítetlen/telített zsírsavak aránya a *Cylindrospermopsis raciborskii* esetében jelentősen

meghaladja a *Synechocystis* PCC6803 sejteknél mérhető arányt, ez megfigyelhető a DBI (double bond index, kettős kötés index) értékeinél is (Várkonyi és mtsai, 2000, Biochemical Society Transactions 28: 894-897).

III. Megállapítottam, hogy a xantofillok mennyisége a fényintenzitás növekedésével nő. A xantofillok relatív mennyiségének növekedése a hőmérséklet csökkentésével is indukálhatónak bizonyult. A *Cylindrospermopsis raciborskii* sejtekben négy karotinoid molekulát azonosítottam: β-karotint, echinenont, zeaxantint és myxoxantofillt. A fény intenzitásának növekedésével a klorofillhoz viszonyított karotinoid tartalom nő. A hőmérséklet csökkentésével pedig a xantofillok, különösen a myxoxantofill relatív mennyisége emelkedett meg. Tudomásom szerint ezideig az alacsony hőmérséklet nem szerepelt a xantofillok szintézisét indukáló hatások között. Megállapítottuk, hogy a karotinoid összetétel változása képes kompenzálni az alacsony hőmérsékleten a zsírsavak telítetlenségi fokában bekövetkezett növekedés hatásaként fellépő membrán fluidizáló hatást. Ezen adatok – és más itt nem részletezett FTIR és ESR mérési eredmények – alapján valószínűsítettük a mikroviszkozitás karotinoidokkal való szabályozhatóságát natív membránokban.

IV. Kísérleteim alapján megállapítottam, hogy alacsony hőmérsékleten (20°C-on) a *C. raciborskii* sejtek fénygátlással szembeni ellenállóképessége jelentősen eltér más, általunk vizsgált cianobaktérium sejtekétől (*Synechocystis* PCC6803, *Synechococcus* PCC7942) (Gombos és mtsai., 1999, in The Phototrophic Procaryotes, pp 647-655; Várkonyi és mtsai., 2000, I.J.B.B. on „Photosynthesis Research in Postgenomic Era" in press). Meghatároztam, hogy a megnövekedett ellenállóképességet a sejtek fokozott regenerációs képessége eredményezi. Feltételezzük, hogy ez a fotoszintetikus membrán lipidjeit észteresítő zsírsavak telítetlenségi fokának változásával szoros korellációban áll.

V. *pgsA* mutáns *Synechocystis*-t használva elsőként sikerült a PG tartalom irányított változtatását *in vivo* megoldani. Bebizonyítottam, hogy a PG szint csökkenése a PSII aktivitását csökkenti. Megállapítottam, hogy a PG sejten belüli koncentrációjának csökkenésekor a Q_A és/vagy a Q_B kinon kötőhelyek

környezete változik meg, ami a fotoszintetikus aktivitás csökkenését eredményezi. Ugyanakkor a PSI aktivitása nem változik a PG mennyiségének csökkenésével. (Hagio és mtsai, 2000, Plant Physiology, 124:795-804; Gombos és mtsai, kéziratban).

Mindezek a kísérletek - melyeket cianobaktériumokon, mint egy modellrendszeren végeztünk el - és a kapott eredmények, reményeink szerint hosszútávon elvezethetnek olyan új, stressz rezisztens transzgenikus növények előállításához, melyek a környezetünkben előforduló stressz hatásokat, mint pl. a szélsőséges hőmérséklet és fényintenzitás, elviselik. Eredményeink választ adnak azokra a környezetvédelmi szempontból feltett, fontos kérdésekre is, hogy melyek azok a fotoszintetizáló organizmusok, amelyek az előbb említett környezeti tényezők változásainak hatására nagyobb fokú adaptációs képességüknek köszönhetően kiválasztódnak a többiek közül és elszaporodnak.

IRODALMI HIVATKOZÁSOK

Arnon, D. I. (1949) Plant Physiol., 24: 1-15.

Hager, A. & Meyer-Bertenrath, T. (1966) Planta, 69: 198-217.

Hagio, M., Gombos, Z., Várkonyi, Zs., Masamoto, K., Sato, N., Tsuzuki, H., & Wada, H. (2000) Plant Physiol., 124: 795-804.

Bligh, E. G. & Dyer, W. J. (1959) J.Biochem.Physiol, 37: 911-917.

Demeter, S. & Vass, I. (1984) Biochim.Biophys.Acta, 764: 24-32.

Gombos, Z., Wada, H., & Murata, N. (1992) Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A., 89: 9959-9963.

Omata, T. & Murata, N. (1983) Plant Cell Physiol., 24: 101-112.

Ono, T. A. & Murata, N. (1981) Plant Physiol., 67: 176-181.

Sato, N. & Murata, N. (1980) Biochim.Biophys.Acta, 619: 353-366.

A TÉMÁVAL KAPCSOLATOS KÖZLEMÉNYEK

*(A dolgozatban felhasznált cikkeket *-al jelöltem.)*

M. Debreczeny, Z. Gombos, V. Csizmadia, Zs. Várkonyi, B. Szalontai
Chromophore conformational analysis in phycocyanin and in related chromopeptides by surface enhanced Raman spectroscopy. Biochem. Biophys. Res. Comm. 159, 1227-1232, 1989.

*Z. Gombos, H. Wada, **Zs. Várkonyi**, D. A. Los, N. Murata
Characterization of the Fad 12 mutants of *Synechocystis* PCC 6803 that is defective in A12 acyl lipid desaturase activity.
Biochem. Biophys. Acta 1299: pp117-124. 1996.

***Várkonyi Zs.**, Zsiros O., and Gombos Z
The Application of Genetically Manipulated Cyanobacterial Strains in the Study of Glycerolipid Unsaturation of Photosynthetic Membranes in the Tolerance of Photosynthetic Machinery to Temperature stresses
Journal of Scientific and Industrial Research, 55: pp 658-668, 1996.

*Z. Gombos, Y. Tasaka, O. Zsiros, **Zs. Várkonyi** and N. Murata
Lipids of Photosynthetic membranes in Cyanobacteria: Roles in protection agains low-temperature stress
The Phototrophic Prokaryotes, pp 647-655. 1999, (Ed.: G. Peschek) Plenum Publ. Coorporation,

Zsiros O., **Várkonyi, Zs.**, Mustárdy, L., Ughy, B., Gombos, Z.,
Light is necessary in the acclimation process of photosynthetic organism to low-temperature stress
Advances in Plant Lipid Research, pp122-124, 1998 (Eds: Sánchez, J., Cerdá-Olmedo, E., and Martinez-Force, E.), Universidad de Sevilla, Spain

*Gombos, Z., Kis, M., Zsiros O., Ughy, B., **Várkonyi, Zs.**, Wada, H., Tasaka, Y., Farkas, T., and Murata, N.
Light induction of lipid desaturation: Its role in acclimation to low temperature
Advances in Plant Lipid Research, pp118-121, 1998 (Eds: Sánchez, J., Cerdá-Olmedo, E., and Martinez-Force, E.), Universidad de Sevilla, Spain

***Várkonyi Zs.**, Zsiros O., Farkas T., Garab G., Ughy B., Szegletes Zs., Gombos Z.
Adaptation mechanism of the photosynthetic apparatus of *Cylindrospermopsis raciborskii* ACT 9502 to different enviromental effects.
Photosynthesis: Mechanisms and Effects, pp 1819-1822, 1998, (Ed.: G. Garab) Kluwer Acad. Publ, Dordrecht

Gombos Z., Kis M., Zsiros O., Ughy B., **Várkonyi Zs.**, Wada H., Farkas T., Nagy F.
Light induction of lipid desaturation and its role in acclimation to low temperature.
Photosynthesis: Mechanisms and Effects, pp 1783-1786, 1998, (Ed.: G. Garab) Kluwer Acad. Publ, Dordrecht

*M. Hagio, Z. Gombos, **Zs, Várkonyi**, K. Masamoto, N. Sato, M. Tsuzuki and H. Wada
Direct evidence for requirement of phosphatidylglycerol in photosystem II of photosynthesis
Plant. Physiology, 2000, Vol. 124. pp. 795-804

*Zsuzsanna Várkonyi, Ottó Zsiros, Tibor Farkas, Győző Garab and Zoltán Gombos
The tolerance of cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii*, to low-temperature photoinhibition affected by the induction of polyunsaturated fatty-acid synthesis
Biochemical Society Transactions, *Edited by J. Harwood*, 2000, Vol: 28, part 6, pp 894-897 (in print)

*Zsuzsanna Várkonyi, Ottó Zsiros, Attila Kovács, Tibor Farkas, Zoltán Gombos and Győző Garab
Induction of polyunsaturated fatty-acid synthesis enhances the tolerance of a cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii*, to low-temperature photoinhibition
Indian Journal of Biochemistry & Biophysics on "Photosynthesis Research in Post-genomic Era" 2000, in press

*Zoltán Gombos, Zsuzsanna Várkonyi, Miki Hagio, Masayo Iwaki, László Kovács, Kazamori Masamoto, Shigeru Itoh, Hajime Wada
Phosphatidylglicerol has a determinative role in the maintenance of the function of photosystem II (in manuscript)

Egyéb nyomtatásban megjelent közlemények, absztraktok

Z. Gombos, H. Wada, Zs. Várkonyi, N. Murata
Changes in membrane constituens by mutation of the gene for fatty acid desaturase in the cyanobacterium, *Synechocystis* PCC6803.
Proceedings of the Annual Meeting and 30th Symposium, Japanese Society of Plant Physiologists, Tokyo, pp293, 1990

Várkonyi, Zs., Zsiros O., Kovács, A.
Physiological characterization of *Cylindrospermopsis raciborskii* ACT 9502 isolated from the shallow lake Balaton, Hungary (1997) Symposium on Phototrophic Procaryotes, Vienna, Austria, pp190, 1997

Garab Gy, Várkonyi Zs. Jávorfi T.
A Balaton vizében található legfontosabb kékalga fajok fotoszintézisének jellemzése
A Balaton kutatásának 1997-es eredménye, Kiadó: MTA Veszprémi Területi Bizottsága és a Miniszterelnöki Hivatal Balatoni Titkársága, Veszprém, 60-63 oldal, 1998

KÖSZÖNET

Ezúton szeretnék köszönetet mondani az MTA Szegedi Biológiai Központ Növénybiológiai Intézet volt és jelenlegi igazgatójának, Dr. Dudits Dénes akadémikusnak és Dr. Vass Imrének. A munkát 1995 és 1998 között a Miniszterelnöki Hivatal Balatoni Titkársága által kiírt pályázat támogatásával végeztem.

Külön köszönettel tartozom Dr. Garab Győzőnek, a Tilakoid Membrán Energizációs Csoport vezetőjének, aki a fenti kutatás tárgyi feltételeit megteremtette és lehetővé tette számomra, hogy ebben a munkában részt vegyek. Köszönöm neki, hogy nem csak szakmailag, de magánemberként is segitett tanácsaival, biztatásával, ha csüggedtem és a "feladásra" gondoltam. Végül köszönöm a dolgozat többszöri, gondos átolvasását és tanácsait.

Köszönöm Dr. Mustárdy Lászlónak és Jávorfi Tamásnak a baráti tanácsokat és segítséget, Kovács Lászlónak az együtt végzett méréseket, amit reményeim szerint a jövőben is folytatni fogunk.

Külön öröm számomra, hogy együtt dolgozhatok olyan emberekkel, mint Szalmáné Katona Gyöngyvér és Kunné Sallai Anna, akiknek a segítsége pótolhatatlan lenne.

Hálás vagyok és köszönöm Zsiros Ottónak azt a sok gyakorlati munkában nyújtott segítséget, ami nélkül ez a dolgozat nem íródott volna meg.

Külföldön végzett munkám feltételeinek biztosításáért köszönettel tartozom Prof. Norio Muratának, Dr. Hajime Wadának és Prof. Christian Wilhelmnek, akiknek a csoportjában dolgozhattam.

Ez a munka nem jött volna létre Dr. Gombos Zoltán nélkül. Szakmai témavezetőm volt, a kísérleteket az ő tanácsai alapján terveztük és kiviteleztük. Ő tette lehetővé, hogy három gyermekünk mellett nem kellett a kutatómunkáról sem lemondanom. Köszönöm a türelmét, a kitartását és minden téren nyújtott segítségét.