

Doktori (Ph.D.) értekezés tézisei

**Nem-kettősréteg lipidfázisokat alkotó szerkezeti egységek  
növényi tilakoidmembránokban**

**Böde Kinga Ilona**

Témavezető:

Garab Győző, a biol. tud. (MTA) doktora



**HUN  
REN**



Szegedi Tudományegyetem  
Természettudományi és Informatikai Kar  
Biológia Doktori Iskola

HUN-REN  
Szegedi Biológiai Kutatóközpont  
Növénybiológiai Intézet

Szeged, 2024

## Bevezetés

A magasabb rendű növényekben a fotoszintetikus folyamatok a lencse alakú kloroplasztiszban zajlanak. Itt található az igen bonyolult szerveződésű tilakoidmembrán (TM), amelyben elkülönül egy belső (lumen) és egy külső (sztróma) vizes fázis. A fotoszintézis fényszakaszáért felelős pigment-protein komplexek (II. és I. fotokémiai rendszer, PSII és PSI, illetve fénybegyűjtő antennakomplexeik, LHCII és LHCI), valamint egyéb elektron- és protontranszferért felelős molekulák, enzimek (plasztokinon (*PQ-pool*), citokróm *b6/f*, plasztocianin, ferredoxin-NADP<sup>+</sup>-reduktáz) a membránba ágyazva vagy ahhoz szorosan asszociálva helyezkednek el, és együtt alkotják a fotoszintetikus elektrontranszport láncot, amelyen keresztül az elektronok redoxreakciók során a terminális elektronakceptorra kerülnek. Ezzel párhuzamosan protonok halmozódnak fel a lumenben, amelyek pH- és elektromos potenciálgrádiens alakítanak ki a membrán két oldala között. Ezek együttesen alkotják a protonmotoros erőt (pmf), amelyet az ATP-szintáz az energiátároló molekula, ATP szintézisére fordít.

A TM szerkezetét és funkcióját tekintve többféle alegységre bontható. A PSII-LHCII szuperkomplexben gazdag gránum régiót szorosan egymáshoz tapadt membránszakocskák alkotják, amelyeket helikálisan körbefonják a PSI-LHCI és ATP-szintázban gazdag sztróma lamellák. A gránum TM-ok szélén található erősen görbület zónában vagy marginális régióban (MR) nem találunk fényenergia-átalakító pigment-protein komplexeket, ellenben jelen van a CURVATURE THYLAKOID1 (CURT1) protein, amely szerepet játszik a nagyfokú görbület létrehozásában. Másrészt, a gránum legbelső régiójából olyan szerkezeti egységek izolálhatók, amelyekben a MR és a PSI-LHCI-ben és az ATP-szintázban gazdag gránum végmembrán területei hiányoznak, pusztán PSII szuperkomplexek membrán „foltjait” tartalmazzák. Az LHCII-PSII-ben dús membránpárok izolálásával nyert szubkloroplasztisz partikulumokat BBY-nak nevezzük (a

strukturális egységet először izoláló kutatók után). Ezek a 300-500 nm átmérőjű „PSII membránfoltok” izolálás után laterális irányban összeolvadnak, fuzionálnak egymással és kiterjedt, akár tíz  $\mu\text{m}$ -es membránlapokat alkothatnak. A BBY membránokat széles körben használják a PSII szerkezetének és működésének tanulmányozásában.

A pmf a kemiozmotikus elméletnek megfelelően az ATP-szintázon keresztül hajtja a protonokat, katalizálva az ADP és a szervetlen foszfát ATP-vé alakulását. Ennek a mechanizmusnak a létrejöttét az biztosítja, hogy a *bulk* lipidmolekulák kettősréteg szerkezetbe rendeződnek, megakadályozva a membránon keresztüli víz, ionok, így a proton, és a vízben oldódó vegyületek átáramlását a két vizes kompartment között. A *bulk* fázist azok a lipidek alkotják, amelyek nem sorolhatók sem a membránproteinek közvetlen közelében található, és ezért mozgásukban jelentősen korlátozott ún. annuláris vagy héj (*shell*) lipidek közé, sem pedig a membránproteinek strukturális lipidmolekulái közé; ezek általában összefüggő szerkezeteket alkotnak, amelyeken belül a lipidek jelentős szabadsági fokkal rendelkeznek. A laterális heterogenitást mutató fehérjekomplexekkel ellentétben a *bulk* lipidek egyenletes eloszlást mutatnak a különböző membránterületeken.

A TM lipidmolekuláinak legnagyobb részét a töltés nélküli monogalaktozil-diacilglicerol (MGDG) (~50%) és digalaktozil-diacilglicerol (DGDG) (~30%) teszi ki. Ezek a lipidek szerkezeti egységként felelősek többek között a pigment-protein komplexek aktivitásáért és membránba ágyazódásáért is. A fennmaradó lipidek a negatív töltésű szulfokinovozil-diacilglicerol (SQDG) és foszfatidil-glicerol (PG), amelyek mindegyike körülbelül 5-12%-ot tesz ki. Az említett lipidek közül az MGDG abból a szempontból kiemelkedően érdekes, hogy jellemzően nem képez kettősréteg struktúrát, hanem kúpszerű alakja miatt inkább nem-lamelláris vagy nem-kettősréteg struktúrákba szerveződik, például inverz hexagonális ( $H_{II}$ ), izotróp (I) és köbös (Q) fázisokat alkot. Ez az önszerveződés olyan lipidkeverékekre is jellemző, amelyek erős nem-kettősréteg-képző tendenciát mutatnak. Foszfolipidek

vagy foszfolipideket tartalmazó lipidkeverékek polimorfizmusa  $^{31}\text{P}$ -NMR technikával azonosítható. Jelen tudásunk szerint minden biológiai membránban találhatóak nem-kettősréteg-képző lipidek; ugyanakkor a membránok felépítését általánosan lamelláris, azaz kettősréteg szerkezetben írják le.

## **Előzmények**

Az elmúlt években – magasabb rendű növények leveleiből izolált, funkcionális TM-okon Munkacsoportunkban végzett kísérleteknek köszönhetően – tisztázódott, hogy a kettősréteg, vagy lamelláris (L) fázison kívül (legalább) három különböző, nem-lamelláris lipidfázis van jelen: egy inverz hexagonális ( $\text{H}_{\text{II}}$ ) fázis és (legalább) két izotróp (I) fázis. Különböző enzimkezelésekkel végzett kísérleteink révén – megállapítható volt az is, hogy ezek a fázisok a fényreakciókért felelős szuperkomplexeket tartalmazó TM doménektől jól elkülönülő szerkezeti egységekben találhatóak. Búzacsíra lipáz (WGL) enzimkezelések segítségével megmutattuk, hogy ez a lipáz szelektíven elnyomja az I fázisokat, miközben nem gyakorol jelentős hatást egyetlen megfigyelt szerkezeti (membrán permeabilitás, a proteinkomplexek (makro)organizációja) vagy funkcionális (a PSII fotokémiai aktivitása) paraméterre sem. A  $\text{H}_{\text{II}}$  fázisra vonatkozóan pedig azt a meglepő eredményt kaptuk, hogy ez a fázis nagy érzékenységet mutat proteázokra, nevezetesen tripszinre és proteináz-K-ra, ami azt jelzi, hogy ez a fázis lipidek sztróma oldali fehérjékkel vagy polipeptidekkel alkotott asszociátumaiból ered, pl. azokat beburkolja. Ilyen fehérjeként szóba jöhet a CURT1, amely rendelkezik egy tripszinnérzékeny sztróma oldali doménnel, ami azt sugallja, hogy a CURT1-t tartalmazó TM-ok marginális területei  $\text{H}_{\text{II}}$  geometriájú lipidfázisokat mutathatnak. További lehetséges jelöltek között a sztróma oldali lipokalin zeaxantin-epoxidázt, a PSI sztrómába nyúló alegységeit, a ferredoxin-NADP<sup>+</sup> oxidoreduktázt és a NADPH-dehidrogenázt említhetjük.

Korábbi vizsgálatok során megállapították, hogy a TM egy I fázisának alacsony pH és megemelt hőmérséklet indukálta növekedése szorosan kapcsolódik a vízőldékony violaxantin de-epoxidáz (VDE) enzim fényvédő mechanizmusához, összhangban azokkal a modellmembránokon nyert adatokkal, amelyek azt mutatták, hogy a nem-lamelláris lipidfázisok kulcsfontosságúak a VDE aktivitásában. A TM-ban azonosított másik I fázist illetően azt feltételezték, hogy az membránfúziók létrehozásában játszik fontos szerepet.

A TM kiterjedt vezikuláris hálózatát nagyban meghatározzák a membránalegységek közötti kapcsolatok és fúziók, amelyek jelentős szerepet játszanak a strukturális dinamika, ezáltal az olyan adaptációs vagy membránérési folyamatokban, amelyek a TM-ok szerkezeti átrendeződésével járnak együtt. A biológiai membránok fúziójában a lipidösszetétel rendkívül fontos tényező, így nem meglepő, hogy a nem-lamelláris lipidek jelentős szerepet játszhatnak a fúziók indukálásában és stabilizálásában. Ezek a folyamatok egy erősen görbült, úgynevezett köztes struktúrán, hemifúzión keresztül valósulhatnak meg, amelyet fúziós *stalk*nak is neveznek. Ez az intermedier elem megfigyelhető a lamelláris fázisból H<sub>II</sub> fázisba való átalakulás során is.

## **Célkitűzések**

Doktoranduszi munkám a nem-kettősréteg lipidfázisok eredetének tisztázására irányul és szerepük megállapítására magasabb rendű növények tilakoidmembránjainak önszerveződésében és szerkezeti rugalmasságában. Kutatásaim megkezdése előtt – elsősorban <sup>31</sup>P-NMR spektroszkópia alkalmazásával – már azonosították ezeket a nem-lamelláris fázisokat intakt, funkcionálisan aktív TM-okban. A TM alegységek közül a gránum és a sztróma lamellák lipidpolimorfizmusát is karakterizálták, azonban a két másik jellegzetes membránrégió, a TM-ok marginális régiói és a tapadt PSII membránokat tartalmazó ún. BBY partikulumok lipidfázis viselkedése még ismeretlen volt – ezek vizsgálata

szükségszerűvé vált. Így, az előző bekezdésekben bemutatott kísérleti eredmények és feltételezések birtokában határoztam meg célkitűzéseimet, amelyeket két részre és az azokhoz kapcsolódó alfeladatokra bontottam.

*1. Bizonyítani az I fázis szerepét a membránfúzióban.*

A cél elérése érdekében egy olyan membránrendszert kerestünk, amely viszonylag kevés komponensből áll, kevés szerkezeti elemet tartalmaz – így könnyebben kezelhető és alkalmas lehet jövőbeli részletesebb szerkezeti és molekuláris dinamikai vizsgálatokra is. Ezen feltételek alapján választottuk a BBY membránokat, amelyek kiterjedt, összeolvadt membránlapokat formálnak, és amelyekről úgy gondoltuk, hogy a fúzió csak lipid-mediált lehet. A következő részfeladatok megoldását láttam szükségesnek:

- 1/a  $^{31}\text{P}$ -NMR spektroszkópia segítségével jellemezni a BBY membránok lipidpolimorfizmusát, validálni a spektrális komponenseket szaturációs transzfer kísérletek és matematikai dekonvolúció alkalmazásával;
- 1/b bizonyítani az I fázis WGL-érzékenységét, és morfológiai és biofizikai vizsgálatokkal megmutatni ennek a fázisnak a szerepét a kiterjedt membránlapokat alkotó BBY fúziójában; valamint
- 1/c független módszerrel, a DPH lipofil festékmolekula fluoreszcencia élettartamának analizálásával bizonyítékot szolgáltatni arra, hogy a BBY (és a TM-ok) bulk lipidmolekulái valóban heterogén fiziko-kémiai környezetben található; továbbá megmutatni a WGL-hatás szelektivitását.

## 2. Azonosítani $H_{II}$ fázist befolyásoló tényezőket.

A  $H_{II}$  fázis kialakításában részt vevő sztróma oldali fehérjék közül még nem vizsgálták a marginális régióban elhelyezkedő tripszinérzékeny CURT1 proteinek lehetséges szerepét. Irodalmi adatok utalnak arra is, hogy a lipidek fázisviselkedését a rendszer hidratáltsági szintje erősen befolyásolja. Ennek megfelelően célnél tűztem ki a következő két feladat megoldását:

2/a a marginális régió lipidpolimorfizmusának jellemzése  $^{31}\text{P}$ -NMR spektroszkópia segítségével, különös tekintettel az ott található CURT1 protein lehetséges hozzájárulására a  $H_{II}$  fázishoz;

2/b a fehérjék solvatációs burkát befolyásoló kaotróp Hofmeister-só, a NaSCN, hatásának vizsgálata a TM-ok  $H_{II}$  fázisára ill. lipidpolimorfizmusára

### **Alkalmazott módszerek**

Növényi minták preparálása:

- Tilakoidmembrán, II. fotokémiai rendszerben dús membránpárok (BBY), marginális régió (MR) izolálása spenótból

Minták kezelése:

- WGL
- NaSCN +/- glutáraldehid (GA)
- szonikálás

Morfológiai és biofizikai mérési módszerek:

- Fehérje/lipid arány meghatározása BBY-ban FTIR spektroszkópiai módszerrel

- TM, BBY és MR lipidpolimorfizmusának karakterizálása  $^{31}\text{P}$ -NMR spektroszkópiával, illetve egyes spektrumok matematikai dekonvolúciós analízise a spektrális komponensek azonosítására
- Szukróz sűrűséggrádiens (SDG), mágneses lineáris dikroizmus (LD) spektroszkópia és pásztázó elektronmikroszkópia (SEM) a membránszerkezet morfológiai jellemzésére BBY-ban
- Cirkuláris dikroizmus (CD) spektroszkópia a pigment-protein komplexek (makro)organizációjának meghatározására BBY-ban
- SAXS és SANS mérések a TM-ok szerkezeti változásainak kimutatására NaSCN-kezelés (+/- GA) hatására
- Gyors klorofill-a fluoreszcencia tranzienst (OJIP) mérések a PSII fotokémiai aktivitásának követésére
- CN és SDS-PAGE technika a pigment-protein komplexek szerkezetében történő változások azonosítására BBY-ban
- DPH (1,6-difenil-1,3,5-hexatrién) fluoreszcens lipofil próba anizotrópia és fluoreszcencia lecsengési élettíró-komponensek meghatározása a membrán fluiditás és lipid mikrokörnyezetek meghatározására BBY-ban és TM-ban.

## Eredmények és következtetések

A TM-hoz képest a BBY  $^{31}\text{P}$ -NMR spektrumainak integrált jelintenzitása jelentősen alacsonyabb volt ( $38,8 \pm 5,3\%$ -a), mint a TM-ban mért és hasonló körülmények között izolált minták esetében. A spektrumon megfigyelhető másik jelentős különbség a  $H_{II}$  fázis volt, azaz a 25 ppm körüli széles aszimmetrikus sáv hiánya. Fontos megjegyezni, enyhe tripszinkezelés – amely TM-okban megszünteti a  $H_{II}$  fázist – nem gyakorolt hatást a BBY részecskék  $^{31}\text{P}$ -NMR spektrumára. A  $H_{II}$  fázis hiányát az magyarázza, hogy a BBY membránok nem rendelkeznek sztrómával érintkező doménekkal. Hasonlóan a TM-okhoz, a BBY membránokban is azonosítottuk a L fázis, -10 ppm körüli maximumot mutató spektrális komponensét.



Ezenkívül I fázisokhoz tartozó éles csúcsokat is detektáltunk 0 és 5 ppm között, hasonló paraméterekkel, mint a TM-okban. Ezt az átlagolt BBY (n = 12) <sup>31</sup>P-NMR spektrumok matematikai dekonvolúciója is megerősítette, amely a L fázist (a teljes intenzitás  $60,2 \pm 11,6\%$ -a) és két éles I csúcsot (I<sub>1</sub> és I<sub>2</sub>) is azonosított, körülbelül 2 és 3,5 ppm-es pozíciókkal ( $5,9 \pm 3,0\%$  és  $8,3 \pm 6,2\%$ -os hozzájárulással). Az I fázisok relatív hozzájárulása a BBY-ban (~14%) nem különbözött jelentősen a TM-okban találhatóától (~16%).

A búzacsíra lipáz (WGL) szelektíven roncsolta a BBY-ban is detektálható I fázist, hasonlóan a TM-okhoz; ezáltal alegységeire bontotta az összeolvadt PSII membránlapokat anélkül, hogy a fotoszintetikus apparátus szerkezeti és funkcionális integritását megbontotta volna. A WGL-kezelés hatását CD és mágneses LD spektroszkópiával, SDG kísérlettel, gyors klorofill-a fluoreszcens transziensekkel és SEM-mel jellemeztem. Tudomásom szerint ez az első eset, hogy modell membránokon kívül tisztán lipid-mediált membránfúziót azonosítottak, ill. bemutattuk a fúzióban a nem kettősrétegű (I) fázis kulcsfontosságú szerepét, ami arra enged következtetni, hogy ennek a lipid fázisnak jelentős szerepe van a növények összefonódó TM-hálózatának önszerveződésében is.

A BBY-on mért DPH fluoreszcencia lecsengési kinetika is jelentősen változott WGL-kezelés hatására. A kezeletlen BBY-ba ágyazódó próba gyorsabb lecsengést mutatott, míg a lipázzal kezelt minta lecsengése lassabb, elnyújtottabb volt. A mért görbék multiexponenciális illesztése után három élettartam-komponenst kaptunk, a hozzátartozó relatív amplitúdókkal. Ez azt jelzi, hogy a lipidmolekulák mikrokörnyezete a BBY-ban nagyfokú heterogenitást mutat; ami jó összhangban van a partikulumok lipidpolimorfizmusát feltáró <sup>31</sup>P-NMR spektroszkópiái adatainkkal. A lipázkezelés hatására bekövetkező legmarkánsabb változás a legrövidebb élettartamú komponens intenzitásának csökkenése volt, jelezve az ezért a kinetikai komponensért felelős lipidkörnyezet relatív

menyiségének csökkenését. Ez a leggyorsabb lecsengési élettíddel, a DPH gyors relaxációjával jellemezhető mikrokörnyezet jelentős visszaszorulását jelzi.

A CURT1 proteinben gazdag MR lipidpolimorfizmusának karakterizálásával nagy valószínűséggel kizártuk azt a feltételezésünket, miszerint a tripszin-szenzitív oldalláncokkal rendelkező CURT1 protein lipidekkel kölcsönhatva H<sub>II</sub> fázist alkot. <sup>31</sup>P-NMR méréseink során ugyanis csak izotróp karakterisztikájú rezonanciasávokat detektáltunk 0,15 és 2,7 ppm körüli csúcspozíciókkal, amelyek WGL-kezelésre szintén érzékenyek voltak, de nem mutattak tripszinerzékenységet. Szaturáció transzfer kísérletek szintén megerősítették ennek a két, egymást erősen átfedő fázisnak a jelenlétét.

Jelenleg is folyó, a TM hidratációs állapotai szerepének tisztázására elvégzett Hofmeister-sókat alkalmazó kísérleteink alapján kiderült, hogy a kaotróp NaSCN-kezelés eltünteti a TM-ok H<sub>II</sub>-fázisát anélkül, hogy az L fázis NMR-sávját számottevően befolyásolná. Előzetes SDS-PAGE kísérleteink kimutatták, hogy NaSCN-tal kezelt spenót TM felülúszójában jól azonosíthatóan megjelennek az ATP-szintáz alegységei (CEITEC, Brno, Csehország). A felülúszó előzetes proteomikai elemzése alapján pedig feltételezzük, hogy a H<sub>II</sub>-fázis (legalábbis részben) a lipidek és az ATP-szintáz  $\gamma$  és/vagy  $\epsilon$  alegysége(i) asszociációjából származik.

Eredményeimet a célkitűzéseknek megfelelően rendezett tézispontokban tárgyalom:

- 1/a <sup>31</sup>P-NMR spektroszkópiai módszerek segítségével és a spektrumok dekonvolúciós analízisével karakterizáltam a BBY membránok lipidpolimorfizmusát. Megmutattam, hogy a BBY membránokban H<sub>II</sub> fázis nem azonosítható; az L fázis mellett I fázis mutatható ki.
- 1/b Megállapítottam, hogy az I fázis(ok) érzékeny(ek) WGL-kezelésre, és az(ok) a lipid kettősrétegtől jól elkülönülő domén(ek)ben helyezkedik (helyezkednek) el. Az I fázis(ok) roncsolásával a BBY membránlapok

felbomlanak, ezáltal bizonyítottam, hogy az I fázis(ok) meghatározó szerepet játszik (játszanak) a BBY membránlapok fúziójában.

- 1/c Független technika alkalmazásával – lipofil festékmolekula fluoreszcencia élettartam mérésekkel – megerősítettem, hogy a BBY *bulk* lipidmolekulái heterogén fiziko-kémiai környezetben találhatóak és hogy ezek egyike, a  $^{31}\text{P}$ -NMR spektroszkópiával azonosított I fázishoz hasonlóan, szelektíven roncsolható WGL enzimmel.
- 2/a Karakterizáltam a TM marginális régiójának lipidpolimorfizmusát. A korábban feltételezett  $\text{H}_{\text{II}}$  fázis helyett, I fázisok jelenlétét mutattam ki. Ezzel nagy valószínűséggel kizártam a CURT1 protein szerepét a TM  $\text{H}_{\text{II}}$  fázisának kialakításában.
- 2/b A membránrendszer hidratáltsági állapotát befolyásoló kaotróp Hofmeister-só, NaSCN használatával megerősítettem azt a hipotézist, miszerint a  $\text{H}_{\text{II}}$  fázis egy vagy több sztróma oldali TM fehérjével asszociálódik; ez(ek) nagy valószínűséggel az ATP-szintáz  $\gamma$  vagy(/és)  $\epsilon$  alegysége(i) lehet(nek).

*Összegezve:*

- 1. Elsőként szolgáltatott bizonyítékot funkcionáló biológiai membránban tisztán lipid-mediált fúzióra: a második fotokémiai rendszer tapadt membránpárjainak kiterjedt laterális fúzióját a nem-kettősréteg, izotróp lipidfázis biztosítja.*
- 2. A tilakoidmembránok inverz hexagonális lipidfázisának kialakításában szerepet játszó lehetséges fehérjék közül nagy valószínűséggel kizárhatónak találtam a CURT1 proteint; előzetes adataink azt valószínűsítik, hogy ennek a fázisnak a kialakításában az ATP-szintáz  $\gamma$  és/vagy  $\epsilon$  alegysége vesz részt.*

## Summary

The functionality of plant thylakoid membranes (TMs) depends on their impermeability to water-soluble compounds and ions and protons, allowing the proton motive force (pmf) generated by photosynthetic light reactions to be utilized effectively. This impermeability is maintained by the bilayer organization of bulk lipid molecules; however, monogalactosyl-diacylglycerol, a non-bilayer-forming lipid, is the dominant lipid species in TMs. Such lipids are prevalent in all energy-converting membranes.

Over the past two decades, primarily through  $^{31}\text{P}$ -NMR techniques, it has been shown that isolated, fully functional TMs contain not only bilayers but also non-bilayer structures: in addition to the bilayer (lamellar) phase (L, ~40%), inverted hexagonal ( $\text{H}_{\text{II}}$ , ~40%), and at least two isotropic (I, ~20%) phases have been identified. One I phase originates from lipids surrounding the luminal enzyme violaxanthin de-epoxidase (VDE). However, the structural and functional significance of these non-bilayer structures in TMs remained elusive.

Our overall goal was to identify and characterize the structural entities in plant TMs responsible for the  $^{31}\text{P}$ -NMR-detectable non-bilayer lipid phases. We used BBY membranes, simplified systems of laterally fused photosystem II membrane pairs, to study the role of I phase(s) in membrane fusion. We have confirmed that, similar to TMs, wheat germ lipase (WGL) selectively targets the I phase(s) and shown that WGL disassembles the extended membrane sheets without affecting the structural and functional integrity of the photosynthetic apparatus. Our data provide evidence, for the first time, for purely lipid-mediated membrane fusion and implies the significance of I phase(s) in the self-assembly of the interwoven TM network of plants.

Additionally, we ruled out the hypothesis that CURT1 protein in the highly curved marginal region of TMs interacts with lipids forming an  $\text{H}_{\text{II}}$  phase; we identified isotropic  $^{31}\text{P}$ -NMR bands in this region, which were sensitive to WGL.

Our ongoing experiments, targeting the role of hydration state in the lipid phase behavior using the chaotropic Hofmeister salt NaSCN, suggest that the H<sub>II</sub> phase may originate from the association of lipids with ATP synthase subunit(s). However, further experiments are required to reach solid conclusions.

## **Publikációk**

**MTMT azonosító:** 10081085

**Összesített impakt faktor:** 16,23

### A dolgozat alapjául szolgáló közlemények:

**Böde K**, Javornik U, Dlouhý O, Zsíros O, Biswas A, Domonkos I, Šket P, Karlický V, Ughy B, Lambrev PH, Špunda V, Plavec J, Garab G. Role of isotropic lipid phase in the fusion of photosystem II membranes. *Photosynth Res.* 2024 Apr 25. doi: 10.1007/s11120-024-01097-3. IF<sub>2024</sub>: 2,9

Dlouhý O, Karlický V, Javornik U, Kurasová I, Zsíros O, Šket P, Kanna SD, **Böde K**, Večeřová K, Urban O, Gasanoff ES, Plavec J, Špunda V, Ughy B, Garab G. Structural Entities Associated with Different Lipid Phases of Plant Thylakoid Membranes-Selective Susceptibilities to Different Lipases and Proteases. *Cells.* 2022 Aug 28;11(17):2681. doi: 10.3390/cells11172681. IF<sub>2022</sub>: 6,7

### Egyéb közlemény:

Kanna SD, Domonkos I, Kóbori TO, Dergez Á, **Böde K**, Nagypáti S, Zsíros O, Ünneper R, Nagy G, Garab G, Szilák L, Solymosi K, Kovács L, Ughy B. Salt Stress Induces Paramylon Accumulation and Fine-Tuning of the Macro-Organization of Thylakoid Membranes in *Euglena gracilis* Cells. *Front Plant Sci.* 2021 Nov 16;12:725699. doi:10.3389/fpls.2021.725699. IF<sub>2021</sub>: 6,627

### **Dolgozathoz kapcsolódó konferencia előadások:**

„Lipid polymorphism in photosynthetic membranes. The fusion of photosystem-II enriched membrane pairs, assisted by isotropic lipid phase”, European Joint Theory/Experiment Meeting on Membranes (EJTEMM2024), Debrecen, Magyarország, 2024.06.12. – 14.

„Role of Isotropic Lipid Phases in the Fusion of Thylakoid Membranes, International workshop on the „Structural Dynamics of Lipid Model Systems and Thylakoid Membranes, Ostrava, Csehország, 2024.02.21. – 23.

„The Role of isotropic lipid phase in the fusion of photosystem II membranes”, Workshop on the Structure and Dynamics of Thylakoid Membranes as Reflected by Scattering Experiments and Computer Simulations, Budapest, Magyarország, 2023.12.08.

„Lipid polymorphism of photosystem II membranes – evidence of the role of isotropic lipid phase in membrane fusions”, Magyar Biofizikai Társaság (MBFT) XXIX. Kongresszusa, Budapest, Magyarország, 2023.08.28. – 31.

„Evidence for the role of isotropic lipid phase in the fusion of photosystem II membranes" 11th International Conference of Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability, Isztambul, Törökország, 2023.07.03. – 09.

### **Dolgozathoz kapcsolódó konferencia posztterek:**

„Lipid polymorphism in photosystem II membranes – evidence of the role of isotropic lipid phase in membrane fusions”, Straub Napok 2023 – SZBK, Szeged, Magyarország, 2023.05.25. – 26.

„Origin of the isotropic lipid phases in plant thylakoid and photosystem II membranes”, „Structural and functional units associated with non-bilayer lipid

phases of plant thylakoid membranes”, Regional Biophysics Conference (RBC2022), Pécs, Magyarország, 2022.08.22. – 26.

„Lipid polymorphism of plant thylakoid membranes. Structural and functional units associated with non-bilayer phases”, 21st European Bioenergetics Conference (EBEC2022), Aix-en-Provence, Franciaország, 2022.08.20. – 25.

Egyéb konferencia posztterek:

„Bacterial growth phases in *Synechococcus elongatus* PCC7942”, Straub Napok 2022 – SZBK, Szeged, Magyarország, 2022.05.25. – 27.

„Bacterial growth phases in *Synechococcus elongatus* PCC7942”, ProSynFest2020, Córdoba, Spanyolország, 2022.03.16. – 19.

„Characterization of growth of microalgae”, AlgaEurope2020, Róma, Olaszország, 2020.12.01. – 03.

„Microalgae as immunostimulants in fish farming”, AlgaEurope2019, Párizs, Franciaország, 2019.12.03. – 05.

„Macro-organization of the photosynthetic membranes in isolated microalgal strains”, Nemzetközi Mikroalga Szimpózium/ 9th Symposium on “Microalgae and Seaweed Products in Plant/Soil-Systems”, Mosonmagyaróvár, Magyarország, 2019.06.24. – 25.

„Effect of salt treatments on biotechnologically important microalgal strains”, Straub Napok 2019 – SZBK, Szeged, Magyarország, 2019.05.29. – 30.

## Nyilatkozat

Mint az alábbi közlemény felelős szerzője igazolom, hogy a tézisében közölt eredményeket más Ph.D. értekezésben nem használjuk fel, illetve, hogy Böde Kinga Ilona Ph.D. jelölt jelentős mértékben hozzájárult az alábbi tudományos publikáció elkészüléséhez:

- a kísérletekben használt növényi tilakoidmembránok és plasztoglobulus minták izolálásával,
- enzimkezelések kivitelezésével,
- spektroszkópiai mérésekkel,
- mérési adatok kiértékelésével, ill. részt vett
- a cikk megírásában.

Dlouhý O, Karlický V, Javorník U, Kurasová I, Zsiros O, Šket P, Kanna SD, **Böde K**, Večeřová K, Urban O, Gasanoff ES, Plavec J, Špunda V, Ughy B, Garab G. Structural Entities Associated with Different Lipid Phases of Plant Thylakoid Membranes-Selective Susceptibilities to Different Lipases and Proteases. *Cells*. 2022 Aug 28;11(17):2681. doi: 10.3390/cells11172681. IF<sub>2022</sub>: 6,7

Szeged, 2024. 08. 21.



Garab Győző

PhD, biol. tud. (MTA) doktora

HUN-REN Szegedi Biológiai Kutatóközpont