

PhD értekezés tézisei

**A foszfatidil-glicerin szerepe az 1. fotokémiai rendszer  
szerkezetében és funkciójában**

Domonkos Ildikó

*Témavezető:* Dr. Gombos Zoltán

MTA Szegedi Biológiai Központ Növénybiológiai Intézet  
Szegedi Tudományegyetem

Szeged  
2006

## BEVEZETÉS

A cianobaktériumok vagy kék-zöld algák a Földön kialakult legősibb prokarióta szervezetek közül valók. Oxigéntermelő fotoszintézisük révén elterjedtek az egész Földön, és vízbontásból származó oxigénfejlesztésükkel átalakították bolygónk légkörét. Az endoszimbiózis elmélete szerint az eukarióta növényi sejt 1,5 milliárd évvel ezelőtt alakult ki, miután elődje bekebelezte a mai cianobaktériumok őst, és együttélésük a kloroplasztisz kialakulásához vezetett.

A cianobaktériumok rendkívül jó modellszervezetek a fotoszintézis tanulmányozásához. Egyszerűbb sejtszerveződésük, könnyű szaporításuk, és egyes törzsek természetes transzformációs kompetenciája révén alkalmasabb alanyai a fotoszintézis kutatásának, mint a nehezebben kezelhető, bonyolultabb sejtszerkezetű, sok sejtorganelummal rendelkező növények. A fotoszintézis fényreakciói a tilakoidmembrán lipidrétegébe ágyazott fehérjekomplexekben játszódnak le, melyek közül kulcsfontosságúak az 1. és a 2. fotokémiai rendszer (PSI és PSII). A fotoszintetikus apparátus fehérjéi szoros kölcsönhatásban vannak az őket körülvevő lipidmolekulákkal. A lipid-fehérje kölcsönhatások jelentősen befolyásolhatják a fotoszintetikus elektrontranszportot, de ezekről jelenleg igen kevés ismerettel rendelkezőnk.

A cianobaktériumok és a magasabbrendű növények tilakoidmembránjának lipidösszetétele igen jellegzetes. Főként glikolipidek építik fel, melyek közül a neutrális monogalaktozil-diacilglicerin (MGDG) és digalaktozil-diacilglicerin (DGDG) a fő membránkomponensek. A tilakoid lipidjeinek mindössze 20-30%-át teszik ki az anionos lipidek, a szulfokinovozil-diacilglicerin (SQDG) és a foszfatidil-glicerin (PG). A nem fotoszintetizáló baktériumok és az eukarióta sejtek membránjait főként foszfolipidek alkotják, a cianobaktériumokban és a tilakoidban azonban a PG az egyetlen foszfolipid.

A *Synechocystis sp.* PCC6803 cianobaktérium teljes genomszekvenciájának megismerése lehetővé tette a PG szerkezeti és funkcionális szerepének *in vivo* tanulmányozását cianobaktériumokban, a molekuláris biológia módszereinek felhasználásával. A *Synechocystis* sejtek képesek a PG-t felvenni a sejt falon át a külső környezetből. Ez a tulajdonságuk lehetővé tette, hogy a PG bioszintézisében résztvevő PG-foszfat-szintáz enzim *pgsA* génjének inaktiválásával, és a PG kívülről történő pótlásával szabályozzuk a *Synechocystis sp.* PCC6803 *pgsA* sejtek PG-tartalmát.

A *Synechocystis sp.* PCC6803 *pgsA* cianobaktérium törzsön korábban kimutatták, hogy a PG megvonása kezdetben a PSII működésének zavarát okozza, de nem tapasztaltak eltéréseket a PSI működésében annak ellenére, hogy röntgenkristallográfiás szerkezet-meghatározással kimutatták a 3 PG-molekula jelenlétét a PSI reakciócentrumban (RC). Ezek a PG-molekulák valószínűleg nélkülözhetetlenek a PSI működéséhez, és olyan jól védett, zárt helyen kötődnek a PSI RC alegységeihez, ahonnan nehezebb őket eltávolítani, mint a PSII komplex felszínéről.

## CÉLKITŰZÉSEK

Munkám során előbb célul tűztem ki a *pgsA* sejtek PG-mentes tápoldatban való, kellően hosszú ideig tartó nevelésével a PSI RC-k PG-mentesítését, majd a következő kérdések megválaszolását:

- Milyen hatása van a PG kiürülésének a *Synechocystis* PCC6803 *pgsA* sejtek életciklusára, szaporodására, morfológiájára, pigmenttartalmára? Az észlelt változások PG hozzáadásával visszafordíthatók-e?
- A PG kiürülésének hatására hogyan változik a sejtek lipidösszetétele, és ezzel összefüggésben változik-e a tilakoidmembrán fizikai állapota, mikroviszkozitása?
- Van-e a PG kiürülésének mérhető hatása a PSI aktivitására?
- Okoz-e a PG kiürülése változásokat a PSI reakciócentrumok szerkezetében, fehérje-összetételében?

## KÍSÉRLETI ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

### *Synechocystis sp.* PCC6803 *pgsA* nevelési körülményei

A *Synechocystis sp.* PCC6803 *pgsA* mutáns törzset BG11 médiumban neveltük, mely 5 mM HEPES-NaOH (pH 7,5) puffert, 20 µg/ml kanamicint és 20 µM PG-t (18:1, 18:1 foszfatidil-glicerin, Na sója; Sigma, St. Louis) is tartalmazott, melyet etanolban oldva adtunk a sejtekhez. A sejteket 30 °C-on, folyamatos 30 µmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> in-

tenzitású megvilágítás mellett, fehér fényen neveltük. A kultúrák levegőztetését állandó rázatással biztosítottuk (körkörös rázó, 100 rpm).

A PG kiürülésének vizsgálatához a sejt kultúrát lecentrifugáltuk, a PG tartalmú médiumot kimostuk, majd PG-mentes BG11 médiumban neveltük tovább azonos körülmények között, mint a PG-vel kiegészített tápoldatban nevelt sejteket.

A sejtek szaporodását egyrészt az optikai denzitás ( $OD_{750}$ ) mérésével követtük, másrészt Bürker-kamrás sejtszámlálást is végeztünk.

### **Morfológiai vizsgálatok: elektronmikroszkópos vizsgálatok**

Az összecentrifugált cianobaktérium sejteket 0,1 M foszfát pufferben (pH: 7,4) oldott 1%-os paraformaldehid és 1%-os glutáraldehid oldatban 4 °C-on négy órán keresztül fixáltuk. Az utórögzítés 0,1 M foszfát pufferben oldott 1%-os ozmium-tetroxiddal történt. A mintákat növekvő alkoholkoncentrációval víztelenítettük, majd Spurr műgyantába ágyaztuk. A polimerizáció után a blokkokból Reichert Ultracut E típusú ultramikrotómmal 85–90 nm vastag ultravékony metszeteket készítettünk, amelyeket uranil-acetáttal és ólom-citráttal kontrasztosítottunk, majd Zeiss EM 902 elektronmikroszkóppal tanulmányoztunk.

A sejtek méretének összehasonlításához lemértük az azonos nagyságú fotókon látható nem osztódó sejtek átmérőjét mm-ben, majd 25–45 adat átlagát felhasználva kiszámítottuk a sejtek térfogatát, feltételezve, hogy azok gömb alakúak.

### **A sejtek pigmenttartalmának vizsgálata**

A *pgsA* sejtek pigmenttartalmának változását abszorpciós spektrumuk felvételével követtük. A spektrumokat Shimadzu UV-1601 spektrofotométeren vettük fel 400–750 nm hullámhossztartományban 1 nm-ként. A sejtek klorofill- ill. fikocianintartalmának becsléséhez megmértük a sejtuszuspenzió optikai denzitását a klorofillra jellemző csúcs maximumánál 682 nm-en, ill. a fikocianinra jellemző maximális elnyelésnél 630 nm-en. Az adatokat sejt számra normáltuk.

### **Lipid- és zsírsavanalízis**

A lipideket intakt sejtekből kloroform és metanol 1:2 arányú elegyével extraháltuk. A lipidosztályok elválasztása szilikagél vékonyréteg lapokon (Merk 5721) történt kloroform, metanol és 28% ammónium-hidroxid 65:35:5 térfogatarányú futta-

tóanyagban, szobahőmérsékleten. Az elválasztott lipidfrakciókat ANSA (8-anilino-1-naftalén-szulfonsav) kezelés után UV-fény alatt megjelöltük, és 50 µg 15:0 zsírsav, mint belső kontroll felvitele után a lemezzel lekapartuk. A lemezzel lekapart lipideket 5% HCl-at tartalmazó metanolban 85 °C-on 2 óra hosszat észteresítettük. Az így nyert zsírsav-metilésztereket hexánba átrázva Supelco SP-2330 kapillárisoszlopon Hewlett Packard HP6890 típusú gázkromatográfval választottuk el.

### **A tilakoidmembrán izolálása**

A centrifugálással (3000 g, 10 perc) összegyűjtött cianobaktérium sejtek sejtfa-lát 0,2% lizozimmal emésztettük 10 mM TES pH 7,0, 5 mM EDTA, 600 mM szacharóz pufferben 2 óra hosszat 37 °C-on. A sejtek feltárása Bead Beater homogenizátorban történt 100 µm átmérőjű üvegyönggyel 8×1 percre őrölve 1 mM PMSF proteázgátló hozzáadásával, jégen. A feltárt sejteket 15 perc DNáz kezelés után centrifugálással elválasztottuk a feltáratlan sejtektől és a törmeléktől, majd a membránvezikulumokat tartalmazó szuszpenziót lépcsős cukorgradiens ultracentrifugáltuk (130 000 g, 16 óra). A lecentrifugált gradiensben a 39%-os és az 50%-os cukorréteg határánál nyertük a tilakoidfrakciót, míg a citoplazmamembrán a 10%-os és a 30%-os cukorréteg határán gyűlt össze. A membránfrakciókat 10 mM TES pH 7,0 pufferben felszuspendálva, 1 mM PMSF hozzáadásával -80 °C-on tároltuk.

### **FTIR: Fourier-transzformációs infravörös spektroszkópia**

A tilakoidmembrán fizikai állapotának felmérését infravörös spektroszkópia felhasználásával végeztük. A nehézvízes minták spektrumát Philips PU9800 FTIR spektrométerrel vettük fel 2 cm<sup>-1</sup> spektrális felbontással. A minta és a háttér spektrumát is 128 interferogram összeadásával nyertük. A hőmérsékletfüggés mérése 5–80 °C tartományban 2 °C-ként történt. A méréseket számítógép vezérlésével, az adatok kiértékelését az SPSEV programmal (Bagyinka Csaba, Biofizikai Intézet, SzBK, Szeged) végeztük.

### DSC: differenciális pásztázó kalorimetria

A DSC (differential scanning calorimetry) módszerével elsősorban fehérjék hőmérséklet-változás hatására bekövetkező szerkezetfüggő denaturációját követtük nyomon. A méréseket alacsony ionerősség mellett végeztük, a tilakoidmembránt 10 mM TES (pH 7,4), 0,4 M szorbitol médiumban szuszpendálva. A tilakoidmembrán hőkapacitását DASM4 (Biopribor, Pucscino, Oroszország) típusú nagy érzékenyséű pásztázó kaloriméterrel 20-100 °C hőmérsékleti tartományban mértük, a hőmérsékletet percenként 1 °C-kal növelve.

### Fehérje-klorofill komplexek oligomerizációjának vizsgálata

A fehérje-klorofill komplexek oligomerizációjának vizsgálatához tilakoidot izoláltunk Komenda és Barber [Biochemistry **34**: 9625-9631 (1995)] módszere szerint. A monomer és oligomer fehérje-klorofill komplexek elválasztásához a tilakoidot először 0,1% (w/v) n-dodecil- $\beta$ -D-maltozid (DM) kezelésnek tettük ki 10 percig 4 °C-on sötétben, ezután eltávolíthattuk a membrán felszínéhez kötődő fikobiliszómákat és egyéb fehérjéket. Utána 1% (w/v) DM detergenssel kezeltük a tilakoidot 30 percig 4 °C-on, majd 90 percig 145 000 g centrifugálással választottuk szét a fehérje-klorofill komplexeket tartalmazó fázist a kiülepedett membrántól.

Az extrahált komplexeket HPLC technikával választottuk szét 10 °C-ra hűtött Varian Prostar (Varian, Palo Alto, CA) folyadékkromatográfal. A mintákat MonoQ HR 5/5 oszlopra (Amersham-Pharmacia Biotech, Uppsala) töltöttük fel, majd a komplexeket 5-200 mM MgSO<sub>4</sub> lépcsős gradienssel eluáltuk és 437 nm-en mért abszorpcióval klorofillra detektáltuk. Az eluátumból 1 ml-es frakciókat gyűjtöttünk, melyeknek fehérjeösszetételét 77 K fluoreszcenciaemissziós spektrumuk alapján azonosítottuk.

A „steady state” fluoreszcencia emissziós spektrumokat folyékony nitrogénnel hűtött Perkin-Elmer LS 50 spektrofluoriméterrel (Foster City, CA), a klorofill 437 nm-es hullámhosszán történt gerjesztés után, 600-780 nm hullámhossztartományban vettük fel.

A MonoQ oszlopon elválasztott PSI-komplexek méretét géliszűrővel határoztuk meg TSK 3000 SW (7,5×600 mm) oszlopon (Tosoh Bioscience, Tokió).

### A PSI-aktivitás mérése

A sejtek PSI-aktivitását a P700 fényindukált abszorpcióváltozásának mérésével határoztuk meg egy házi készítésű kétsugaras spektrofotométerrel 705 nm hullámhosszon, 15 °C-ra termosztált 1 cm-es üvegvetettában, intakt sejteken.

### PSI-komplexek fehérje-összetételének vizsgálata

A MonoQ oszlopon szeparált PSI monomerek és trimerek fehérjealegységeit 12% tricín-SDS poliakrilamid-gélelektroforézis segítségével vizsgáltuk. Az elektroforetikus szétválasztás (150 V, 3 óra szobahőn) után a fehérje sávokat ezüstfestéssel tettük láthatóvá, ill. nitrocellulóz membránra (Protran BA85; Schleicher és Schnell, Keene, NH) blottoltuk át 300 mA áramerősséggel 2 óra alatt 4 °C-on. A membránra átvitt fehérjealegységeket *Synechocystis sp.* PCC6803 PsaA és PsaL, valamint *Synechococcus sp.* PCC7002 PsaC és PsaD fehérjék ellen nyúlban termeltetett poliklonális ellenanyagokkal reagáltattuk. Az ellenanyaggal megjelölt fehérjéket anti-nyúl másodlagos ellenanyaghoz konjugált alkalikus-foszfátáz enzim reakciójával tettük láthatóvá a standard NBT/BCIP festési protokoll szerint.

### EREDMÉNYEK

a) Az alkalmazott hő- és fényviszonyok között a *pgsA* sejtek 3-4 hétig tarthatók életben PG-mentes tápoldatban. A sejtosztódás kb. két hét PG-megvonás után leállt, de 3 hét PG-éheztetés után a sejtosztódás gátlása még visszafordítható volt, ha a médiumba PG-t adagoltunk. Hosszabb PG-megvonás a sejtek pusztulásához vezetett.

Az elektronmikroszkópos morfológiai vizsgálatok alapján a PG kiürülése a tilakoid szerkezetének felbomlását eredményezte, valamint a PG-hiányos sejtek térfogata átlagosan legalább 50%-kal nőtt, de a sejtek egyötöde több mint kétszeresére duzzadt, és osztódási rendellenességeket is mutattak. Megállapítottam, hogy a PG hiánya gátolta a sejtek osztódását.

A PG kiürülésével párhuzamosan erősen lecsökkent a *pgsA* sejtek klorofilltartalma, ami a fotokémiai rendszerek PG hiányában bekövetkező sérülésével állt kapcsolatban. A fikobiliproteinek szintézisét, szerkezetét és működését nem érintette a PG-hiány.

- b) A *pgsA* sejtek PG-tartalma folyamatosan csökkent a PG-éheztetés során, azonban nem sikerült teljesen kiüríteni a PG-t a sejtekből. Ha a sejtekben a PG aránya 4% alá csökkent, a kultúra elpusztult. Kimutattam, hogy a *pgsA* sejtek a tápoldatból felvett PG-molekulák zsírsavait kicserélték, a molekulákat átépítették a fajra jellemző lipidszerkezetekre.  
A *pgsA* sejtek tilakoid membránján felvett FTIR-spektrumok alapján a PG-molekulák nagy részének eltávolítása nem változtatta meg a tilakoid lipidfrakciójának mikroviszkozitását.
- c) A *pgsA* sejtekben a fotooxidálható P700 mennyisége két hét PG-éheztetés után kezdett csökkenni, ekkor kezdtek a PSI RC-ből is kiürülni a PG-molekulák. A sejtekben mérhető PSI-aktivitás csökkenése 3 hét PG-megvonás után még visszafordítható volt a PG kívülről történő pótlásával. Kimutattam, hogy elegendően hosszú ideig tartó PG-megvonással a PSI RC-ből is eltávolíthatók voltak a PG-molekulák, és ez befolyásolta a sejtekben levő fotooxidálható P700 mennyiségét.
- d) A sejtekben mért PSI-aktivitás csökkenésével párhuzamosan szerkezeti változások is bekövetkeztek a PG kiürülése során. A DSC-görbék a tilakoidban levő fehérjekomplexek hőkapacitásának csökkenését, szerkezetének felbomlását mutatták. A PSI komplexek oligomerizációjának vizsgálata a PSI trimerek arányának fokozatos csökkenését, monomerizációját tárta fel. A PSI monomerekből PG hiányában leváltak a trimerizációért felelős PsaL fehérjealegységek, melyek a tilakoidban maradván PG hatására képesek voltak ismét trimereket kialakítani a PSI monomerekből. Megállapítottam, hogy a PSI monomerek trimerizációjához szükséges, hogy a PsaL fehérjealegységek a PG-molekulákon keresztül stabilan kötődjenek a PSI reakciócentrumokhoz.

## PUBLIKÁCIÓS LISTA

### A dolgozatban felhasznált közlemények

**Ildikó Domonkos**, Przemyslaw Malec, Anna Sallai, László Kovács, Kunihiro Itoh, Gaozhong Shen, Bettina Ughy, Balázs Bogos, Isamu Sakurai, Mihály Kis, Kazimierz Strzalka, Hajime Wada, Shigeru Itoh, Tibor Farkas and Zoltán Gombos (2004): Phosphatidylglycerol is essential for oligomerization of PSI reaction center. *Plant Physiol* **134**:1471-1478. IF: 5,881

**Ildikó Domonkos**, Przemyslaw Malec, Anna Sallai, László Kovács, Isamu Sakurai, Kazimierz Strzalka, Hajime Wada, Shigeru Itoh and Zoltán Gombos (2004) The role of phosphatidylglycerol in oligomerization of photosynthetic reaction centers. *Cell Mol Biol Lett* **9**:17-18. IF: 0,495

**Ildikó Domonkos** (2003) The role of phosphatidylglycerol in the photosynthetic electron transport processes. *Acta Biologica Szegediensis* **47**(1-4):57

### A dolgozat témájához kapcsolódó közlemények

Emilia Apostolova, **Ildikó Domonkos**, Anelia G. Dobrikova, Ivana B. Petkanchin, Anna Sallai, Balázs Bogos, Hajime Wada, Zoltán Gombos, Stefka G. Taneva (2006): Effect of phosphatidylglycerol depletion on the surface electric properties of thylakoid membranes. *J Photochem Photobiol* (benyújtva)

Josef Komenda, Masayuki Komura, Bettina Ughy, **Ildikó Domonkos**, Anna Sallai, Yoshimasa Fukushima, Balázs Bogos, Hajime Wada, Zoltán Gombos and Shigeru Itoh (2006) Requirement of phosphatidylglycerol for the assembly and function of photosystem I and II reaction centers (kézirat)

## Egyéb közlemények

Zsuzsanna Várkonyi, Kazuomori Masamoto, Mónika Debreczeny, Ottó Zsiros, Bettina Ughy, Zoltán Gombos, **Ildikó Domonkos**, Tibor Farkas, Hajime Wada, and Balázs Szalontai (2002): Low-temperature-induced accumulation of xanthophylls and its structural consequences in the photosynthetic membranes of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. An FTIR spectroscopic study. PNAS **99**:2410-2415.  
IF: 10,700

**I. Domonkos**, I. Ocsovszki, H. Hulesch, J. Fischer and Zs. Nagy (1994): Expression of Poly-N-acetylactosamines on Rat Leukocytes; in: "Lectins: Biology, Biochemistry, Clinical Biochemistry, Volume 10" (E. van Driessche, J. Fischer, S. Beeckmans, T.C. Bøg-Hansen, eds.) pp. 78-81. TEXTOP, Hellerup, Denmark

## Kongressusi kiadványok

**I. Domonkos**, P. Malec, A. Sallai, L. Kovács, K. Strzalka, H. Wada, S. Itoh, T. Farkas, Z. Gombos (2005) The role of phosphatidylglycerol in PSI oligomerization. (IV<sup>th</sup> Euroconference on the Molecular Bioenergetics of Cyanobacteria, San Feliu de Guixols, Spain)

B. Bogos, Y. Gombos, M. Kiss, **I. Domonkos**, A. Sallai (2005) A novel genetic system for *in vivo* studies of gene expression in *Thermosynechococcus elongatus* BO-1 and *Synechococcus* sp. PCC7942. (IV<sup>th</sup> Euroconference on the Molecular Bioenergetics of Cyanobacteria, San Feliu de Guixols, Spain)

**Domonkos, Ildikó**; Malec Przemyslaw; Sallai, Anna; Kovács, László; Itoh, Shigeru; Wada, Hajime; Farkas, Tibor; Gombos, Zoltán (2004) The role of phosphatidylglycerol in the photosynthetic processes. (16<sup>th</sup> International Plant Lipid Symposium, Budapest, Hungary)

Gombos, Zoltán; **Domonkos, Ildikó**; Malec, Przemyslaw; Sallai, Anna; Kovács, László; Strzalka, Kazimierz; Wada, Hajime; Itoh, Shigeru; Farkas, Tibor; (2004) Phosphatidylglycerol is a substantial component of photosynthetic membranes for oligomerization of PS I reaction centers. (16<sup>th</sup> International Plant Lipid Symposium, Budapest, Hungary)

**Domonkos I**, Malec P, Sallai A, Kovács, L, Strzalka K, Wada H, Itoh S, Farkas T, Gombos Z (2004) The role of phosphatidylglycerol in PSI oligomerization. (The 14th Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology, Cracow, Poland)

**Domonkos I**, Malec P, Sallai A, Kovács, L, Strzalka K, Wada H, Itoh S, Farkas T, Gombos Z (2004) Phosphatidylglycerol is an indispensable component of photosynthetic membranes. (The 14th Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology, Cracow, Poland)

Bogos B, Gombos Z, Sallai A, **Domonkos I**, Kiss M (2004) A novel genetic system for *in vivo* studies of gene expression in *Thermosynechococcus elongatus* BO-1 and *Synechococcus* sp. PCC7942. (The 14th Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology, Cracow, Poland)

**Domonkos Ildikó**, Przemyslaw Malec, Sallai Anna, Kovács László, Hajime Wada, Shigeru Itoh, Gombos Zoltán (2003) A foszfatidil-glicerin szerepe a cianobakteriális fotoszintetikus reakciócentrumok oligomerizációjában. (V. Magyarországi Fotoszintézis Konferencia, Noszvaj)

Gombos Zoltán, Sallai Anna, Kovács László, **Domonkos Ildikó** (2003) A foszfatidil-glicerin funkcionális és szerkezeti szerepe fotoszintetizáló szervezetekben. (V. Magyarországi Fotoszintézis Konferencia, Noszvaj)

## Igazolás

Igazolom, hogy Domonkos Ildikó az itt megadott publikáció létrehozásához jelentős mértékben hozzájárult:

Várkonyi, Zs., Masamoto, K., Debreczeny, M., Zsiros, O., Ughy, B., Gombos, Z., **Domonkos, I.**, Farkas, T., Wada, H., Szalontai, B. (2002) Low-temperature-induced accumulation of xanthophylls and its structural consequences in the photosynthetic membranes of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*: An FTIR spectroscopic study. PNAS **99**(4): 2410-2415

Szeged, 2006. április 19.

Dr Várkonyi Zsuzsanna

## Igazolás

Domonkos Ildikó Ph.D. munkájának témavezetőjeként igazolom, hogy a tézise az általa végzett munka eredményeit tükrözi, és hogy az elsőszerzős cikkei mellett a következő közlemények létrehozásához is jelentős mértékben hozzájárult.

Várkonyi, Zs., Masamoto, K., Debreczeny, M., Zsiros, O., Ughy, B., Gombos, Z., **Domonkos, I.**, Farkas, T., Wada, H., Szalontai, B. (2002) Low-temperature-induced accumulation of xanthophylls and its structural consequences in the photosynthetic membranes of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*: An FTIR spectroscopic study PNAS **99**(4): 2410-2415

Emilia Apostolova, **Ildikó Domonkos**, Anelia G. Dobrikova, Ivana B. Petkanchin, Anna Sallai, Balázs Bogos, Hajime Wada, Zoltán Gombos, Stefka G. Taneva (2006): Effect of phosphatidylglycerol depletion on the surface electric properties of thylakoid membranes. J Photochem Photobiol (benyújtva)

Josef Komenda, Masayuki Komura, Bettina Ughy, **Ildikó Domonkos**, Anna Sallai, Yoshimasa Fukushima, Balázs Bogos, Hajime Wada, Zoltán Gombos and Shigeru Itoh (2006) Requirement of phosphatidylglycerol for the assembly and function of photosystem I and II reaction centers (kézirat)

Szeged, 2006. április 13.

Dr. Gombos Zoltán