



Szegedi Tudományegyetem
Természettudományi és Informatikai Kar
Biológia Doktori Iskola

MTA Szegedi Biológiai Kutatóközpont
Növénybiológiai Intézet



Doktori értekezés tézisei

A növényi fénybegyűjtő komplexek
excitonállapotai és a gerjesztési energia
vándorlása különböző molekuláris környezetekben

Akhtar Parveen

Témavezető: Dr. Lambrev Petar
tudományos főmunkatárs

Szeged, 2018

Bevezetés és célkitűzések

A növényi kloroplasztiszok tilakoidmembránjaiban az abszorbeált fényenergiát a fénybegyűjtő antennakomplexek gyűjtik be, majd gerjesztésienergia-transzfer (ang. „excitation energy transfer”, EET) útján továbbítják azt az I. és II. fotokémiai rendszer (ang. „photosystem I és II”, PSI és PSII) fotokémiai reakciócentrumához (RC). Az antennafunkciók nagy mértékben függenek a pigment–fehérje komplexek molekuláris felépítésétől és a tilakoidmembránok szerveződésétől, melynek révén a fotoszintetikus apparátus dinamikusan képes hangolni a fénybegyűjtést a fiziológiai és környezeti körülményekre válaszolva.

A növények fő fénybegyűjtő antennakomplexe a II. fénybegyűjtő komplex (ang. „light-harvesting complex II”, LHCII), amely a PSII-hez kapcsolódik. Ez a komplex a természetben előforduló klorofill (Chl) molekulák nagyjából felét köti meg, ugyanakkor a bioszféra leggyakrabban előforduló membránfehérje komplexe. A fő LHCII trimer formájában létezik, mely monomer alegységként 8 Chl *a*-t, 6 Chl *b*-t és 4 xantofillt köt pigment kofaktorokként. A pigmentmolekulák közel helyezkednek el egymáshoz, így elektronátmeneteik csatolódnak, melynek során delokalizált excitonállapotok jönnek létre. Az exciton kölcsönhatások képezik a köztük lévő gyors energiaátadás alapját. Fénybegyűjtő funkcióján túl, az LHCII fontos szabályozó mechanizmusokban is szerepet vállal. Túl magas fényintenzitás esetében, az LHCII képes fénybegyűjtő funkciójáról energiadisszipáló funkcióra váltani, amelyet nem-fotokémiai kioltásnak (ang. „non-photochemical quenching”, NPQ) neveznek. Az NPQ aktiválódását a tilakoid lumen savasodása váltja ki, amely együtt jár a tilakoidmembrán szerkezeti újrendeződésével és konformációs változásokkal az LHCII-ben.

Az LHCII funkciói a komplex természetes szerkezeti flexibilitásán és a tilakoidmembránban lezajló intermolekuláris kölcsönhatásain alapszanak, és ezek is szabályozzák.

A dolgozat általános célja tisztázni az LHCII molekuláris- és excitonszerkezetének változásait, amelyek a környezetével való kölcsönhatások során lépnek fel, és hogy hogyan befolyásolják ezen változások a gerjesztésienergia-átadást a komplexen belül, valamint az LHCII és más membránban levő pigment–fehérje komplexek között.

A membránfehérjék detergens-szolubilizált izolált formában vagy rekonstituált membránban tanulmányozhatók. Habár feltételezhető, hogy a fehérjekonformáció általánosságban megőrződik, apró szerkezeti perturbációk megváltoztathatják a pigment–pigment exciton kölcsönhatásokat. A detergens eltávolítása az LHCII oldatból

a rendkívül hidrofób komplexek aggregációjához vezet. Az LHCII aggregátumok látható tartományú cirkuláris dikroizmus (CD) spektruma – amely rendkívül érzékeny a pigment–pigment exciton kölcsönhatásokra – szemmel láthatóan különbözik a detergens-szolubilizált LHCII trimerek spektrumától. Az eltérés eredete nem volt ismert – tisztázandó volt, hogy a fehérje natív konformációját a detergens vagy az aggregáció változtatja meg.

Célkitűzés: Az LHCII különböző molekuláris környezetekbe helyezésekor megfigyelt spektrális változások eredetének azonosítása.

A nagyszámú spektrálisan átlapolódó átmenetek pozitív és negatív CD jelei miatt az antenna komplexek exciton CD spektruma nehezen értelmezhető a specifikus molekuláris excitonállapotokra vonatkozóan. Az anizotróp CD (ACD) segítségével, elvben, ez a probléma kiküszöbölhető az exciton átmeneteknek a komplex fő tengelyeihez viszonyított orientációjuk alapján történő szétválasztásával.

Célkitűzés: Az izolált LHCII exciton átmeneteinek orientációfüggésének meghatározása izotróp és anizotróp CD spektrumok mérésével és összehasonlításával.

Végül, az antennakomplexek szerkezetváltozásai a fénybegyűjtő funkciók megváltozását eredményezhetik – megváltoztatva az EET dinamikáját és a gerjesztett állapot élettartamát, melyek közül mindkettő kulcsfontosságú a magas fotoszintetikus kvantumhatásfok megőrzéséhez.

Célkitűzés: Kvalitatív és kvantitatív információ szerzése a különböző molekuláris környezetekbe helyezett LHCII fluoreszcenciakioltásáról.

Az LHCII-ben zajló EET-t különböző idő-felbontásos spektroszkópiai módszerekkel vizsgálták és szerkezetalapú kvantumszámításokkal modellezték. Mindazonáltal, a különböző modellek szerzői csak részben értenek egyet az excitonállapotok szerkezeti jellemzőiről és a köztük lévő EET időállandóiról.

Célkitűzés: Az LHCII különböző klorofill molekulái közötti EET kinetikájának meghatározása és a molekuláris környezet hatásának vizsgálata.

Az LHCII egyik funkciója a gerjesztési energia vándorlásának szabályozása a két fotokémiai rendszer között az állapotátmenetek (ang. „state transitions”) révén, amely a mobilis LHCII ingázását eredményezi a PSII és PSI között. Egy jelentős nemrégiben szerzett bizonyíték szerint az LHCII és PSI képes kölcsönhatni a nem rétegződött tilakoidmembrán-régiókban (sztrómatilakoidok és gránumhatárok) még a

„state transitions” aktivációja nélkül is. A membránok átmeneti szétválása növelheti az LHCII és PSI közötti érintkezéseket. Az LHCII és PSI funkcionális csatoltságának megértése és kvantifikálása segítséget nyújthat a jövőben szoláris eszközök megtervezésében.

Célkitűzés: Az LHCII azon képességének felmérése, hogy a PSI fénybegyűjtő antennájaként működjön.

A PSI-ben a legtöbb Chl a belső (ang. „core”) antennában található, amely a RC-hoz kapcsolódik. A növényi PSI ezen kívül még négy periférikus antennaegységet is köt, LHCI-eket. A PSI egy fontos jellemzője, hogy az antenna olyan klorofilokat tartalmaz, amelyek gerjesztett állapotának energianívója alacsonyabb, mint a RC-é. Ezek az alacsony-energiájú formák, az ún. „vörös Chl-ok”, az LHCI-ben vannak jelen, és jól kivethető spektrális profillal rendelkeznek. Ahhoz, hogy az abszorbeált energia a fotokémiai folyamatok során hasznosulni tudjon, az energiagrádienssel szemben kell átadódjon. Ennek ellenére, a PSI fotokémiai kvantumhatásfoka közel 100%. A PSI antennájának komplexitása, a pigmentek és a spektrális átlapolások nagy száma megnehezíti a spektroszkópai adatok értelmezését, és a különböző kinetikai modellek megkülönböztetését.

Célkitűzés: Az izolált PSI-ben történő EET kinetikájának és a töltésszétválasztás részletesebb megértése.

Módszerek

- Mintapreparálás
 - LHCI, PSI és LHCI izolálása
 - Liposzómák preparálása
- Biokémiai analízis
 - Lipid:fehérje arány meghatározása
 - Pigmentösszetétel meghatározása
 - Fagyasztva-töréses elektronmikroszkópia
 - Dinamikus fényszórás
 - Abszorpció és CD spektroszkópia
 - Lineáris dikroizmus és anizotróp CD spektroszkópia
- Energiaátadás spektroszkópai analízise
 - Stacionárius és idő-felbontásos fluoreszcencia-spektroszkópia
 - Kétdimenziós elektronspektroszkópia

Eredmények

Az LHCII exciton kölcsönhatásaiban fellépő változások feltárása cirkuláris dikroizmus spektroszkópiával

Az LHCII kivonása a natív membránból jelentős változásokat eredményez a CD spektrumban, ami tükrözheti pl. a detergens–fehérje kölcsönhatásokat a detergens micellákban, vagy az aggregációt követő fehérje–fehérje kölcsönhatásokat. Hogy ezeket a hatásokat elkülönítsük, szisztematikusan elemeztük az LHCII CD spektrumainak különbségeit a molekuláris környezet változtatásával: detergens micelláktól a vizes pufferen (aggregációt segítő), gélen (aggregációt akadályozó) és rekonstituált lipid kettősrétegeken át, a kristályokig. Fehérje–fehérje kölcsönhatásokra jellemző spektrális változásokat azonosítottunk (–)437 nm és (+)484 nm-nél, valamint az n-dodecil- β -D-maltozid (β -DM) detergenssel való kölcsönhatásra jellemzőt (–)494 nm-nél. Ez utóbbit az LHCII-höz kötött neoxantin konformációváltozásának tulajdonítottuk neoxantin-hiányos növényi tilakoidmembránnal való összehasonlítás alapján. A neoxantinra jellemző csúcs nem volt jelen, amikor az LHCII-t a DM α izomerjével szolubilizáltuk, de a rekonstituált membránban igen, jelezve, hogy a neoxantin konformációja érzékeny a molekuláris környezetre. Ezen eredmények alapján megállapítottuk, hogy az LHCII kölcsönhatásai a környező membránnal vagy oldószerrel megváltoztatják a komplex molekuláris- és exciton szerkezetét.

Az LHCII anizotóp cirkuláris dikroizmus spektruma

Megmértük a makroszkóposan orientált LHCII ACD-spektrumát a membránnal párhuzamos és merőleges beesésű mérőfényvel. Az elméleti megfontolásokkal összhangban, a véletlenszerűen orientált (izotróp) oldat CD spektrumában jelen lévő sávok közül csak néhány jelent meg az orientált LHCII ACD spektrumában, és ezeknek a sávoknak az intenzitása erősen megnövekedett. Például LHCII-membránokban a (+)445 nm és (+)483 nm-es CD sávok kiemelkedtek a „face-aligned” (szembenézet) ACD spektrumban, amelyeket így a membrán síkjában orientált exciton átmeneteknek feleltettünk meg. Ezzel szemben a (–)437 és (–)473 nm-es sávok hiányoztak a „face-aligned” (membránnal párhuzamos beesésű mérőfényű) ACD spektrumból, így ezeket a membrán síkjára többnyire merőleges orientációjú exciton átmenetekként határoztuk meg. Ennek megfelelően az ACD spektrumok közvetlen strukturális korlátokat biztosítanak a CD-sávok, illetve CD spektrális változások értelmezéséhez és megfeleltetéséhez.

A fluoreszcencia-élettartam modulálása a molekuláris környezet változtatásával

Az intermolekuláris kölcsönhatásoknak jelentős hatása van a fénybegyűjtő mód-ról energiadiszipáló módra váltó LHCII gerjesztett állapotának élettartamára. Meg-erősítve a korábbi vizsgálatokat, eredményeink azt mutatták, hogy LHCII-ben a ger-jesztett Chl-ok élettartama erősen függ a környezettől (4 ns detergens micellákban, 2 ns lipid membránban és 0,2 ns aggregátumokban). Megállapítottuk, hogy LHCII agg-regátumokban a gerjesztés kioltását inkább a vizes, detergens-mentes környezet akti-válta, nem pedig a fehérje–fehérje kölcsönhatások. Detergens hiányában a fluoreszcencia erős kioltását figyeltük meg mind polimer gélben, mind aggregátumokban. A tény, miszerint a kioltás aggregáció nélkül is indukálható és, fordítva, az aggregáció CD spektruma jelentős kioltás nélkül (LHCII-ben dúsított natív membránokban) is megfigyelhető, azt a következtetést engedte levonni, hogy az aggregációval járó CD-változásokért felelős Chl–karotinoid exciton kölcsönhatások nem vesznek részt a ki-oltás folyamatában.

Új protokollt alkalmaztunk meghatározott lipid:fehérje arányú rekonstituált LHCII-membránok preparálására. A fluoreszcencialecsengések szemmel láthatóan multiexponenciálisak voltak, ami a membránok szerkezeti és funkcionális heteroge-nitására utal. A fehérje–fehérje és lipid–fehérje kölcsönhatási erők számos rendkívül különböző szerkezeti állapot (pl. membránátmérő, fehérjesűrűség stb.) közötti egyen-súlyi állapotot hoztak létre. Az LHCII átlagos fluoreszcencia-élettartamai a lipid:fe-hérje arány függvényében változtak – a fehérjesűrűség növekedése a membránban a fluoreszcencia kioltását idézte elő. Ezzel együtt a kioltott mesterséges aggregátu-mokra jellemző távoli vörös fluoreszcenciaemissziót figyeltünk meg, de az aggregá-cióra jellemző CD-jelek nélkül, megerősítve, hogy a Chl–karotinoid állapotok nem vesznek részt a kioltásban.

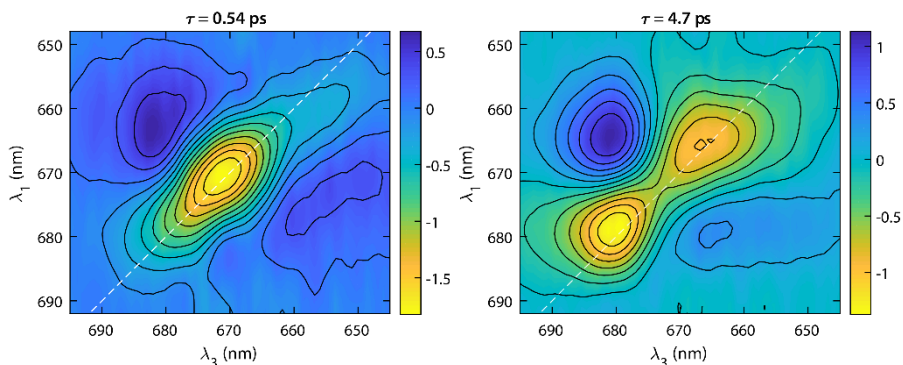
A gerjesztési energia vándorlása LHCII-ben

Az EET útvonalaait és dinamikáját LHCII-ben különböző környezetekben tanul-mányoztuk kétdimenziós elektronspektroszkópia (2DES) alkalmazásával. A 2DES egy olyan fejlett spektroszkópai módszer, amely lehetővé teszi a csatolt donor és ak-ceptor molekulák abszorpciós frekvenciáinak feloldását és korrelálását. 2DES-sel fel-tártuk az LHCII különböző Chl klaszterei közötti EET-k kinetikáit fiziológiai hőmér-sékleten. Izolált LHCII komplexekben az EET egy olyan többfázisú folyamat, amely-nek kinetikái a néhány száz fs-tól a néhány ps-ig terjedő élettartammal rendelkeznek. A Chl *b* és Chl *a* közti EET tanulmányozására a 2D spektrumokat olyan gerjesztő pul-zusokkal vettük fel, amelyek csak a Chl *b* abszorpciós sávját fedték le. A 2D spektrum

időfüggését négy exponenciális komponenssel írtuk le. A 2D lecsengés-kapcsolt spektrumok (ang. „decay-associated spectra”, DAS) kimutatták, hogy az első komponens (0,27 ps) az erősen csatolt Chl *b* excitonállapotáról a Chl *a* excitonállapotába mutató EET, míg a második komponens (2,7 ps) a, közbenső energiaállapotok által mediált, Chl-ok közötti lassabb energiavándorlási útvonalak dominálják. A 2D spektrumok lecsengési keresztcsúcsai két limitáló (ang. „bottleneck”) EET reakciót is feltártak: olyan közbenső állapotok, amelyek gyengén kapcsolódnak a környező Chl-okhoz.

Az exciton-ekvilibráció kinetikáját az LHCII Chl *a* doménjében (sávon belüli relaxáció) a Chl *a* abszorpció sávjának gerjesztésével vizsgáltuk. Két uralkodó EET időskálát azonosítottunk – 0,5 és 5 ps –, melyek az erősen és gyengén csatolt Chl *a*-knak felelnek meg. A 2D DAS (1. ábra) diagonálisában, valamint a felső és alsó triangulárisában található csúcsok pozícióból az ezekhez tartozó Chl excitonállapotokat. Továbbá, bizonyítottuk, hogy az előre és visszafele irányuló EET útvonalak feloldhatók és kvantifikálhatók a 2D DAS spektrumban megjelenő szimmetrikus keresztcsúcsok segítségével. A 2D spektrum gerjesztési hullámhossztól való függéséből egyértelműen meg tudtuk határozni, hogy az összes excitonállapot, kevesebb mint 10 ps alatt, termálisan ekvilibrálódott.

A szolubilizált és aggregálódott LHCII-n 2DES-sel nyert eredményeink összehasonlításával azt találtuk, hogy az aggregáció megváltoztatja az EET dinamikáját, felgyorsítva a vándorlást bizonyos Chl-ok között – tovább hangsúlyozva a molekuláris környezet szerepét az LHCII szerkezetére és funkciójára.



1. ábra LHCII trimerek 2D lecsengés-kapcsolt spektruma, 150 fs-ról 64 ps-ra történő tranzien 2D jel 3 exponenciállal történő illesztését követően. Élettartamok: 0,54 ps, 4,7 ps, 3,2 ns. Az utolsó 2D DAS nem szerepel az ábrán.

Energiavándorlás és töltésszétválasztás a PSI-ben

Idő-felbontásos fluoreszcencia (ang. „time-resolved fluorescence”, TRF) spektroszkópia és 2DES technikák alkalmazásával tanulmányoztuk és összehasonlítottuk a növényi PSI-LHCI szuperkomplexek és az izolált PSI „core” komplex kinetikáját. Mi mutattuk ki először a PSI kétdimenziós spektrális evolúcióját a 100 fs és 1 ns közötti időtartományban. A 2DES adatok globális analízise felfedte, hogy a „core” antenna exciton ekvibrációjának uralkodó időskálája 0,5 ps körül van. 700 nm környékén egy kioltást figyeltünk meg 3 ps-os időskálán, amelyet az oxidált RC Chl P700⁺ kialakulásával azonosítottunk. A „core” komplex fő fotokémiai csapdázási ideje 20 ps körüli volt, ami alatt a „core” antenna gerjesztései teljesen ekvibrálódtak. A PSI-LHCI szuperkomplexben a csapdázás lelassult a LHCI-gyel való gerjesztési ekvibrálódás következtében, amelyet a vörös Chl-ok populációjának 50–70 ps-os lecsengési élettideje jelzett. Ezen adatok megmutatták, hogy a RC-on belüli csapdázódás és a környező antennákkal való ekvibrálódás hasonló időskálán zajlik le, kb. 20–30 ps alatt. A 2DES-sel PSI-ben meghatározott EET- és töltésszétválasztás-kinetikák tökéletes egyezést mutattak a TRF mérésekkel, miközben rengeteg kiegészítő információt is szolgáltatottak.

Komplexek közötti energiáttranszfer mesterséges membránokban

Az LHCII aggregátumokkal ellentétben, a rekonstituált LHCII-lipid membránok esetében kimutattuk, hogy a gerjesztések elég hosszú ideig éltek (2 ns) ahhoz, hogy lehetővé váljon a hatékony fénybegyűjtés. Ezen kívül a gerjesztési energia több LHCII komplexen keresztül vándorolhatott a membránokban, biztosítva a natív tilakoidmembránokhoz hasonló mértékű energetikai csatolódást. Kihhasználva ezeket a tulajdonságokat, a tilakoidmembránok egy másik ismert funkcióját vizsgáltuk meg, nevezetesen azt, hogy az LHCII képes-e energiát átadni a PSI-nek. E célból olyan rekonstituált membránokat hoztunk létre, amelyek különféle sztöchiometriai arányokban tartalmazták mind az LHCII-t, mind a PSI-et, és a köztük lévő EET-eket stacionárius és idő-felbontásos fluoreszcencia-spektroszkópiával követtük. Az idő-felbontásos adatok illesztéséhez kinetikai modellezést alkalmaztunk, így meg tudtuk becsülni az LHCII-ről a PSI-re történő EET sebességi állandóit és hatékonyságát. Kimutattuk, hogy az LHCII-nek különböző klaszterei különböző időskálákon adtak át energiát a PSI számára, kevesebb mint 10 ps-tól több száz ps-ig, jelentősen hozzájárulva a PSI effektív antenna-méretéhez. Az EET hatékonysága az LHCII-ről a PSI-re majdnem 70% volt. Továbbá, a PSI rendkívül hatékony töltésszétválasztása miatt a teljes fotokémiai kvantumhatásfok nagyon magas maradt, ami azt bizonyítja, hogy létrehozhatók kívánt funkcionális antennamérettel rendelkező mesterséges rendszerek a kvantumhatékonyság jelentős csökkenése nélkül.

Következtetések

A következő lista összefoglalja a dolgozat fő új tudományos eredményeit:

1. Azonosítottuk az LHCII molekuláris környezetének – fehérje–fehérje, detergens–fehérje vagy lipid–fehérje – megváltoztatásával indukált szerkezeti változásokat, specifikus CD-jelek alapján.
2. Makroszkópicusan orientált LHCII membránokon végzett ACD mérések segítségével elkülönítettük az exciton CD sávokat az ezeknek megfelelő átmeneti dipólusmomentumok polarizációs irányai alapján.
3. Az ön-szegregációnak köszönhetően az LHCII fehérjedús doméneket képzett rekonstituált membránokban, amelyekben a fluoreszcenciakioltás az *in vivo* NPQ-hoz hasonló mechanizmus szerint zajlott le.
4. A felfelé és lefelé irányuló energiavándorlási útvonalak egyidejű követésével, a 2DES felfedte az LHCII Chl *a* doménjében zajló exciton ekvibráció dinamikáját, amely jellemzően 5 ps-ig terjedő időskálán játszódott le fiziológiai hőmérsékleten.
5. Elsőként tártuk fel a 2DES módszerrel a növényi PSI–LHCI és izolált PSI „core” komplexek EET-jének dinamikáját. Egy módosított modellt javasoltunk, mely szerint az elsődleges töltésszétválasztás a PSI reakciócentrumában a gerjesztés „core” antennán belüli teljes ekvibrációját követően megy végbe, 3–4 ps-os effektív időállandóval.
6. Mesterséges rekonstituált membránokban az LHCII a PSI hatékony antennájaként viselkedik, 50%-kal növelve a funkcionális antennaméretet, a fotokémiai hatékonyság csekély csökkenésével.

Köszönetnyilvánítás

Ez a dolgozat a Magyar Nemzetgazdasági Minisztérium (GINOP-2.3.2-15-2016-00001), a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Hivatal (NKFIH NN-124904) valamint a Balassi Intézet és a Tempus Közalapítvány Campus Hungary programjának (TÁMOP 4.2.4B/2-11/1-2012-0001) támogatásával készült.

Publikációs lista

MTMT ID: 10060588

ORCID: 0000-0002-3264-7154

Az értekezés témakörében megjelent közlemények

1. **Akhtar, P.**, Zhang, C., Tan, H., S., Lambrev, P.H. (2017) Excitation transfer and trapping kinetics in plant Photosystem I probed by two-dimensional electronic spectroscopy. *Photosynthesis Research*, 135:239–250 (IF 3.864)
2. **Akhtar, P.**, Zhang, C., Do, T.N., Garab, G., Lambrev, P.H., Tan, H.-S. (2017) Two-dimensional spectroscopy of chlorophyll *a* excited-state equilibration in Light-harvesting complex II. *Journal of Physical Chemistry Letters*, 8:257–263 (IF 9.353)
3. **Akhtar, P.**, Lingvay, M., Kiss, T., Deák, R., Bóta, A., Ughy, B., Garab, G., Lambrev, P.H. (2016) Excitation energy transfer between Light-harvesting complex II and Photosystem I in reconstituted membranes. *BBA-Bioenergetics*, 1857:462–472 (IF 5.353)
4. Enriquez, M.G.M., **Akhtar, P.**, Zhang, C., Garab, G., Lambrev, P.H., Tan, H.-S. (2015) Energy transfer dynamics in trimers and aggregates of Light-harvesting complex II probed by 2D electronic spectroscopy. *Journal of Chemical Physics*, 142:2124325 (IF 3.122)
5. **Akhtar, P.**, Dorogi, M., Pawlak, K., Kovács, L., Bóta, A., Kiss, T., Garab, G., Lambrev, P.H. (2015) Pigment interactions in Light-harvesting complex II in different molecular environments. *Journal of Biological Chemistry*, 290:4877–4886 (IF 4.258)

Egyéb közlemények

1. Kotakis, C., **Akhtar, P.**, Zsiros, O., Garab, G., Lambrev, P.H. (2018) Increased thermal stability of Photosystem II and the macro-organization of thylakoid membranes, induced by co-solutes, associated with changes in the lipid-phase behaviour of thylakoid membranes. *Photosynthetica*, 56:254–264 (IF 1.507)
2. Garab, G., Ughy, B., de Waard, P., **Akhtar, P.**, Javornik, U., Kotakis, C., Šket, P., Karlický, V., Materová, Z., Vladimír S., Plavec, J., van Amerongen, H., Vígh, L., van As, H., Lambrev, P.H. (2017) Lipid polymorphism in chloroplast thylakoid membranes – as revealed by ³¹P-NMR and time-resolved merocyanine fluorescence spectroscopy. *Scientific Reports*, 7:13343 (IF 4.122)
3. Ghazaryan, A., **Akhtar, P.**, Garab, G., Lambrev, P.H., Büchel, C. (2016) Involvement of the Lhc_x protein Fcp6 of the diatom *Cyclotella meneghiniana* in the macro-organization and structural flexibility of thylakoid membranes. *BBA-Bioenergetics*, 1857:1373–1379 (IF 5.353)

Konferenciaelőadások

1. **Akhtar, P.**, Tutkus, M., Görföl, F., Trinkunas, G., Rutkauskas, D., Lambrev, P.H., Self-aggregation of Light-harvesting complex II in reconstituted membranes mimics non-photochemical quenching in plants. *8th Regional Biophysics Conference*, May 16–20, 2018, Zreče, Slovenia
2. **Akhtar, P.**, Tutkus, M., Trinkunas, G., Rutkauskas, D., Lambrev, P.H., Fluorescence quenching in transmembrane light-harvesting complexes measured in single proteoliposomes. *26th Congress of the Hungarian Biophysical Society*, Aug. 22–25, 2017, Szeged, Hungary
3. **Akhtar, P.**, Dorogi, M., Enriquez, M.M., Zhang, C., Tan, H.-S., Garab, G., Lambrev, P.H., Excitation energy transfer in model photosynthetic membranes. *PHOTOTECH 2015: Towards a photosynthesis-biobased economy*, Oct. 7–9, 2015, Rome, Italy
4. **Akhtar, P.**, Dorogi, M., Pawlak, K., Garab, G., Lambrev, P.H., Effects of detergents, lipids and trimer–trimer contacts on the pigment excitonic interactions in plant Light-harvesting complex II. *International Workshop on Ultrafast Processes in Photosynthesis. New Vistas at ELI-ALPS and COST PHOTOTECH Training School on “Advance Laser Spectroscopy in Green Photobiology”*, Oct. 18–21, 2014, Szeged, Hungary

Konferenciákon bemutatott poszterek

1. **Akhtar, P.**, Biswas, A., Zakar, T., Petrova, N., Sipka, G., Gombos, Z., Lambrev, P.H., Excitation energy transfer from the phycobilisomes antenna to the photosystems in the cyanobacterium *Anabaena* sp. *The 1st European Congress on Photosynthesis Research ePS-1*, Jun. 25–28, 2018, Uppsala, Sweden
2. **Akhtar, P.**, Lingvay, M., Zsiros, O., Jávorfí, T., Siligardi, G., Garab, G., Lambrev, P.H., Anisotropic circular dichroism of macroscopically oriented photosynthetic light-harvesting complexes. *42nd Congress of the Brazilian Biophysics Society*, Oct. 27–29, 2017, Santos, Brazil
3. **Akhtar, P.**, Lingvay, M., Garab, G., Lambrev, P.H., Reconstituted membranes of Photosystem I and LHCII show efficient energetic connectivity and resistance to photodamage. *17th International Congress on Photosynthesis Research*, Aug. 7–12, 2016, Maastricht, The Netherlands
4. **Akhtar, P.**, Lingvay, M., Garab, G., Lambrev, P.H., Reconstituted membranes of Photosystem I and LHCII show efficient energetic connectivity and resistance to photodamage. *The 4th International Workshop on Solar Energy for Sustainability “Photosynthesis and Bioenergetics”*, Mar. 21–24, 2016, Singapore
5. **Akhtar, P.**, Dorogi, M., Enriquez, M.M., Pawlak, K., Zhang, C., Tan, H.-S., Garab, G., Lambrev, P.H., Excitonic interactions and energy transfer in Light-harvesting complex II in different environments. *10th European Biophysics Congress (EBSA 2015)*, Jul. 18–22, 2015, Dresden, Germany
6. **Akhtar, P.**, Enriquez, M.M., Zhang, C., Garab, G., Lambrev, P.H., Tan, H.-S., Environment-induced changes in the energy transfer dynamics of Light-Harvesting Complex II probed by 2D electronic spectroscopy. *The 3rd Workshop on Coherent Energy Transport and Optimization in Photosynthesis*, May 1–3, 2015, Singapore
7. **Akhtar, P.**, Dorogi, M., Pawlak, K., Garab, G., Lambrev, P.H., Effects of detergents, lipids and trimer-trimer contacts on the pigment excitonic interactions in plant Light-harvesting complex II. *Photosynthesis Research for Sustainability*, Jun. 2–7, 2014, Pushchino, Russia
8. **Akhtar, P.**, Pawlak, K., Dorogi, M., Garab, G., Lambrev, P.H., Detergent, lipid, and protein interaction effects on the CD spectrum of Light-harvesting complex II. *Eurosolar Fuel meeting*, Apr. 12–15, 2014, Passau, Germany
9. **Akhtar, P.**, Pawlak, K., Dorogi, M., Garab, G., Lambrev, P.H., Differentiation between detergent, lipid, and protein interactions in the CD spectrum of Light-harvesting complex II. *Biophysics of Photosynthesis*, Oct. 28–30, 2013, Rome, Italy

Nyilatkozat

Mint az alábbi közlemények felelős/levelező szerzője igazolom, hogy Akhtar Parveen Ph.D. jelölt jelentős mértékben hozzájárult az alábbi cikkekben leírt kísérletek előkészítéséhez és végrehajtásához, a kísérleti eredmények elemzéséhez és a kéziratok megírásához, valamint, hogy az ezekben közzétett és a dolgozat téziseiben felhasznált eredmények más Ph.D. értekezésben nem kerültek felhasználásra:

1. **Akhtar, P.**, Dorogi, M., Pawlak, K., Kovács, L., Bóta, A., Kiss, T., Garab, G., Lambrev, P.H. (2015) Pigment interactions in light-harvesting complex II in different molecular environments. *Journal of Biological Chemistry*, 290: 4877–4886.
2. **Akhtar, P.**, Lingvay, M., Kiss, T., Deák, R., Bóta, A., Ughy, B., Garab, G., Lambrev, P.H. (2016) Excitation energy transfer between light-harvesting complex II and photosystem I in reconstituted membranes. *BBA-Bioenergetics*, 1857: 462–472.

Szeged, 2018. június 19.

Dr. Lambrev Petar
tudományos főmunkatárs