

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM
Természettudományi és Informatikai Kar
Biológia Doktori Iskola

Ph. D. értekezés tézisei

**Lipidek és karotinoidok szerepe a cianobakteriális
fotoszintetikus makrokomplexek kialakulásában**

Zakar Tomás

Témavezető:

Dr. Gombos Zoltán,

Növénybiológiai intézet, tudományos tanácsadó

Magyar Tudományos Akadémia Szegedi Biológiai Kutatóközpont -
Növénybiológiai Intézet

Szeged

2018

Bevezetés

A cianobaktériumok vizsgálata több szempontból előnyös, melyek közül kiemelendő, hogy rendkívül jó modellorganizmusok a fotoszintézis folyamatainak tanulmányozásához, mivel tilakoid membránjuk sok szempontból hasonló az eukarióta fotoszintetizáló szervezetekéhez. Emellett könnyen szaporíthatók, rövid életszűkkel rendelkeznek, fenntartásuk nem igényel különleges körülményeket és mutagenézisük viszonylag egyszerűen kivitelezhető. A genom célzott megváltoztatásával olyan lipid- és karotnoid mutánsok hozhatók létre, melyek vizsgálatával jobban megérthetjük ezen molekulák fotoszintézisben betöltött szerkezeti- és működésbeli szerepét.

A lipidek, mint a fotoszintetikus membránok fontos elemei, kulcsszerepet játszanak a dinamikus kettősréteg kialakításában. Cianobaktériumokban a domináns membránstruktúra az ún. tilakoid, melynek lipid összetétele nagy mértékben hasonlít a teljes sejt membránjához. A tilakoidok a cianobaktériumok és a növények fotoszintézisének szinterei, melyek lipid összetétele egyedülálló és nagy mértékben konzerválódott. Főleg galaktolipideket, úgy, mint MGDG-t és DGDG-t, valamint szulfo-lipidként SQDG-t és foszfolipidként, PG-t tartalmaznak. Cianobaktériumokban az MGDG bioszintetikus prekursora az MGlKDg is jelen van, melyet egy epimeráz enzim alakít át MGDG-né.

A különböző lipidosztályok fizikai tulajdonságait a fejcsoport szerkezete határozza meg. Az MGDG és a DGDG a MGlKDg-nel együtt semleges fejcsoporttal rendelkezik, míg az SQDG és az PG anionos, negatív töltést hordozó lipidek. Az MGDG, a tilakoidokban leggyakrabban előforduló galaktolipid és az MGlKDg mind tipikusan nem kettősréteg képző (NKK) lipidek. Kúp-szerű alakkal, kis fejcsoporttal és hosszú, többszörösen telítetlen zsírsavlánccal rendelkeznek, amelyek vizes közegben képesek az inverz hexagonális fázis, azaz ún. hexagonális II-es fázis létrehozására. A többi lipidosztály (DGDG, SQDG és PG) tipikus lamelláris kettősréteg-képző (KK) lipid, nagyobb fejcsoporttal és henger alakkal. Az NKK-KK lipidek aránya döntő fontosságú a funkcionális membránok esetében. Az MGDG/DGDG arány szabályozás hatására a tilakoid membránok (TM-ok) dinamikussá és rugalmassá válnak. Ennek

köszönhetően képesek megbirkózni a különböző környezeti stressztényezőkkel. A fotoszintetikus membránok viszonylag magas NKK lipidtartalma – összehasonlítva pl. a növényi mitokondrium membránjaival – nélkülözhetetlen a viszonylag magas fehérjetartalom befogadására. A tilakoidok magas fehérje-lipid aránya a fotoszintetikus apparátus nagyméretű fehérje komplexeinek tulajdoníthatók, amelyek segítik a fotoszintetikus elektron transzportot.

A lipidek viselkedése nem csak a fejcsoport tulajdonságaitól, hanem a zsírsavláncok telítettségi szintjétől is függ. Cianobaktériumoknál a zsírsavak 14-18 szénatom hosszúságúak (C14-C18), a kettős kötések száma egytől négyig terjedhet, így eredményezve telített, egyszerűen telítetlen és többszörösen telítetlen zsírsavakat.

A növekedési hőmérséklet változása képes befolyásolni a membrán lipidek telítetlenségi szintjét, lehetővé téve a cianobaktériumok fotoszintetikus működéséhez szükséges fluiditás szabályozását. Ha a membrán fluiditás hőmérséklet csökkenés által módosul, a növények és cianobaktériumok fenntartják a membrán homeosztázisát a glicerolipidekben lévő kettős kötések számának növelésével. A lipidek telítetlensége stabilizálhatja a hőmérsékleti stressznek kitett fotoszintetikus komplexeket. A többszörösen telítetlen zsírsavak fontosak a fotoszintetikus komplexek sóstressz elleni védelme során.

A karotinoidok (Car-ok) hidrofób, semleges, lipidszerű molekulák, több konjugált kettős kötéssel, melyek a fotoszintetikus membránok szintén fontos összetevői. Cianobaktériumokban a Car-oknak két fő formája van jelen: karotin (β -karotin) és ezeknek oxigenált származékai, a xantofilok. Ezek a lipid kettősréteg részét képezik, valamint a fotoszintetikus komplexek fehérjéihez is kapcsolódnak. A hidrofób jelleg ellenére a Car-ok vízdékony frakciókat képesek létrehozni az ún. narancs-karotinoid-fehérjékkel, illetve a nemrégiben azonosított helikális-karotinoid-fehérjékkel.

A Car-ok több funkcióval is rendelkeznek. Részt vesznek a fénybegyűjtési folyamatokban és a PSII fotoszintetikus komplex összeszerelésében, modulálják a membránstruktúrákat és megvédik azokat a környezeti stressztényezőktől. Továbbá, a

PSII dimerizációja és a PSI trimerizációja során (*Synechocystis* esetében) is szükség van rájuk. Nemcsak a Car-ok, hanem a megemelkedett hőmérséklet is stabilizálhatja a PSI trimereket. Míg a növényekben a PSI csak monomer formában létezik, addig a cianobaktériumokban a monomer forma mellett PSI trimerek formában is jelen van. Néhány termofil cianobaktériumban tetramerek, illetve dimerek is megtalálhatók. Egy nemrégiben leközölt tanulmány szerint a PSI tetramereket Car-ok vagy lipidek stabilizálhatják. A Car-ok befolyásolhatják a PBS-k szerkezetét és működését. A Car-ok létfontosságúak a PSII működéséhez is.

Célkitűzések

A glicerolipidek és a Car-ok együttes jelenléte megfigyelhető a PSI és a PSII strukturális- illetve funkcionális szempontból jelentős helyein. A glicerolipidek és a Car-ok meghatározó szerepet töltenek be ezekben a pigment protein komplexekben. Ennélfogva a lipid-karotinoid-protein interakciók vizsgálata fotoszintetikus membránokban egy ígéretes kutatási terület. Ezen kölcsönhatások tanulmányozása szempontjából a következő kérdések vizsgálatát tűztem ki célul:

1: Milyen hatást gyakorol a Kar- és/vagy lipidhiány a *Synechocystis* sejtek morfológiájára?

2: Hogyan változik a *Synechocystis* törzsek (WT, RO, AD és ROAD) hőmérsékleti stresszhez való alkalmazkodása a lipid-karotinoid kooperáció által?

2.1: Milyen együttes és egyedi stressz enyhítő hatásuk van a xantofilloknak és a többszörösen telítetlen zsírsavaknak?

3: Okozhat-e a szerkezeti változásokat xantofillok és/vagy lipidek hiánya a fotoszintetikus komplexekben?

3.1: Hogyan változik a PSI oligomerek hőstabilitása az egyes törzsekben?

4: Hogyan különbözik a PSI oligomerek aránya három különböző (1 egysejtű, 2 fonalú) cianobaktériumban – *Synechocystis*-, *Anabaena*- és *Spirulina*-ban?

4.1: Az általunk válaszolt non-invazív technikák (CD- és mélyhőmérsékletű fluoreszcencia emissziós spektroszkópia) közül melyik alkalmasabb a PSI-ben bekövetkező strukturális változások nyomkövetésére?

Anyagok és módszerek

A lipid- és Car-összetétel változásának sejtmorfológiára gyakorolt hatását TEM és SEM használatával tanulmányoztuk.

Az egész sejtek lipid összetételét lipidomikai megközelítéssel tanulmányoztuk. Az alkalmazott tandem tömegspektrometriás módszer lehetővé tette a többszörösen

telítetlen lipidek és xantofilok hiánya miatt, a membrán lipid összetételben bekövetkező változások nyomkövetését.

A xantofil- és a többszörösen telítetlen lipidhiány következtében fellépő Car összetétel változásainak kimutatására HPLC analízist alkalmaztunk.

A WT-ban és mutáns törzsekben lévő PSI oligomer szintek összehasonlítása érdekében két *in vitro* (natív PAGE, FPLC) és két *in vivo* (mélyhőmérsékletű fluoreszcens emissziós spektroszkópia, cirkuláris dikroizmus – CD - spektroszkópia) módszert alkalmaztam.

Eredmények és kiértékelésük

A Car-ok védő funkcióit és a lipid telítetlenség jelentőségét a fotoszintézisben már alaposan tanulmányozták, ezen tényezők kooperatív hatásait azonban még nem tisztázták. Munkám során megvizsgáltam a lipidek, Car-ok és a fotoszintetikus apparátus fehérjéi közti együttműködést. Készítettünk egy mutánst, a *Synechocystis* ROAD-t, amely xantofil és többszörösen telítetlen lipid hiányos. Ezt a törzset a *Synechocystis* sejtekben lejátszódó, biokémiai és fiziológiai folyamatokban részt vevő xantofilok és többszörösen telítetlen lipidek kombinált hatásának tanulmányozására használtam fel. Vizsgálataim során az RO (csak xantofil hiányos) és AD (csak többszörösen telítetlen lipid hiányos) mutáns törzsek referenciaként szolgáltak, segítve az említett komplex kooperatív hatások értelmezését.

A xantofil és a többszörösen telítetlen lipidek hiánya sejtnövekedést és kisebb változást eredményezett a sejt belsejében lévő membránszerkezetekben. Érdekes módon a celluláris burokmembránok felületi rétegei, az S-rétegek hiányoznak a xantofil hiányos RO és ROAD mutánsokban. Korábban már leírták az S-réteg hiányát egy ζ -karotin-deszaturáz-inaktivált, ezért Car mentes *Synechocystis* mutánsban. Az a tény, hogy a RO és ROAD mutánsok szintén S-réteg mentesek, azt az elképzelést támasztják alá, hogy a xantofilok képesek lehetnek megfelelő környezetet biztosítani az S-réteg fehérjéinek lipopoliszacharidokhoz való rögzítéséhez a külső membránban. Ezek a morfológiai eredmények arra engednek következtetni, hogy mind a többszörösen telítetlen lipidek, mind a xantofilok meghatározó szerepet játszhatnak a sejt- és membránstruktúrákban, valamint a membránba ágyazott fehérjék funkcióinak biztosításában.

A teljes lipidkivonatok MS-vizsgálata kimutatta, hogy az MGDG a legelterjedtebb lipid a *Synechocystis* WT-ban és az összes vizsgált mutánsban egyaránt. Ezt követi második leggyakoribb lipidként a DGDG, majd két anionos lipid, az SQDG és PG. Meglepő módon az összes mutáns relatív MGDG-tartalma 10%-kal csökkent a WT értékéhez képest. Az MGDG-nek az RO- és ROAD mutánsban bekövetkező csökkenését az egyéb lipidosztályok arányainak növekedése ellensúlyozta. Az RO mutáns MGDG szint csökkenését a DGDG szint növelésével ellensúlyozta, míg az AD és az ROAD esetében nem csak a DGDG, hanem az SQDG és a PG-tartalom is lényegesen megemelkedett az MGDG veszteségének kompenzálására. A lipidosztály-eloszlásban bekövetkező változások azt sugallják, hogy a TM-ok, válaszul a xantofilok és/vagy többszörösen telítetlen lipidek hiányára, különbözőképpen formálódnak újra. Az optimális növekedési hőmérsékleten megfigyelt újraformálódás mellett a lipidosztályok további finomhangolása mérsékelt alacsony (MA) és mérsékelt magas (MM) hőmérsékleten történik. Úgy tűnik, hogy ezen körülmények, különösen az MA hőmérséklet, az PG és az SQDG szintjének emelkedését eredményezték, amely többszörösen telítetlen lipidek hiányában döntő szerepet játszhat.

Az MGDG a tilakoid egyetlen NKK-lipidje, ezért az átformálódás jelentős változást eredményezett az NKK/KK lipid arányokban. Az ROAD sejtekben az NKK/KK lipid arány körülbelül 60%-ra csökkent a WT-hoz képest. Hasonló NKK/KK lipid arányokat lehetett megfigyelni, ha csak a xantofilok vagy a többszörösen telítetlen lipidek hiányoztak. Az AD mutáns (WT-hez képest hasonló hőmérsékleten) a NKK-lipidjeinek 20-25%-os csökkenésével alkalmazkodik az MA hőmérséklethez. Ezzel párhuzamosan a KK lipidek szintje észrevehetően nőtt az NKK fajok elvesztésének ellensúlyozása érdekében. Az ilyen kompenzációs szabályozó mechanizmusok biztosítják a TM-ok környezeti stressz körülményekre való alkalmazkodását. A többszörösen telítetlen lipid- és xantofill hiányos mutánsokban a KK lipidek biztosítják a membránszerkezet védelmét és stabilitását, amelyek a fotoszintetikus funkciók fenntartásához és stressz-rezisztenciájához szükségesek. Az NKK/KK arány módosítása a sejtek létfontosságú adaptív válaszreakciója. Eredményeink megegyeznek a korábbi megfigyelésekkel, miszerint az NKK/KK arányok a membránfunktionalitás meghatározó elemei.

Az alacsony hőmérséklet a glicerolipidek telítési szintjére gyakorolt hatását eddig intenzíven tanulmányozták, úgy cianobaktériumokban, mint növényekben. Az MA és MM hőmérsékleten nevelt sejtek vizsgálatával létrejött eredményeink alátámasztják azt a tényt, hogy nem csak szélsőséges, hanem kismértékű nevelési hőmérsékletbeli változások is képesek indukálni a lipid-tartalom átrendeződését, különösen az SQDG és a PG esetében. Az átformálódás a TM-okat rendkívül rugalmassá és a stressz-körülményekhez alkalmazkodóvá alakítja. A lipid átformálódás eredményei azt mutatják, hogy a lipidek és a Car-ok együttműködhetnek ebben a folyamatban.

A sejtek képesek kompenzálni a reaktív oxigén származékoktól védő xantofillok hiányát a β -karotin szintjének növelésével. Többszörösen telítetlen lipidek hiányában az adaptív válasz során nemcsak a β -karotin, hanem a xantofillok is újraszerveződtek. Nyilvánvaló, hogy többszörösen telítetlen lipidek hiányában a sejtek még az optimális nevelési hőmérsékleten is érzékenyekké válnak, emiatt növelték a mixoxantofill- és echinenone (Myx) és (Ech) tartalmukat.

Hőstressznek való kitétel során a MA hőmérséklet erősebb hatást gyakorol a Car tartalom átrendeződésére, mint a MM hőmérséklet. Az többszörösen telítetlen lipid hiányos mutánsnál az MA hőmérséklet nemcsak a Myx és Ech tartalom növekedését okozta, hanem a zeaxantin (Zea) felhalmozódását is. Eredményeink által bizonyítást nyert, hogy mind a lipidekre, mind a Car-okra együttesen van szükség a TM-ban.

A xantofillok hiánya a PSI trimerek disszociációját eredményezte, melyet natív poliakrilamid gélelektroforézis (PAGE) és ioncserélő MonoQ folyadékromatográfia (FPLC) analízis használatával mutattunk ki. A PSI oligomerek destabilizációját az RO mutánsban mások fluoreszcens módszerekkel vizsgálták. A különböző fehérje-pigment komplexek azonosításához használt FPLC analízis és natív elektroforézis olyan *in vitro* technikák, amelyek detergens kezelést igényelnek. A fotoszintetikus komplexek aggregációjának *in vivo* tanulmányozásához cirkuláris dikroizmus (CD) spektroszkópiát használtam. A Car-indukált CD-jel lehetővé teszi a PSI monomer és trimer formáinak megkülönböztetését. Ezzel a módszerrel olyan trimer/monomer arányt kaptam, amely az *in vitro* módszereknél kapott eredményekhez hasonlónak bizonyult. Eredményeim

azt sugallják, hogy a fotoszintetikus reakcióközpontok összeszereléséhez optimális környezetet biztosítanak a xantofilok. Meglepő módon az AD mutánsban minden módszer (FPLC, natív PAGE és CD spektroszkópia) emelkedett PSI trimer tartalmat mutatott. Az AD mutáció növelheti a sejtek fény- és MA hőmérséklet érzékenységét, ennél fogva a trimerikus PSI előnyösebbnek bizonyul ilyen stressz körülmények között. Korábban már kimutatták, hogy a lipidek közül a PG-nek szerepe van a PSI oligomerek kialakulásában (Domonkos *et al.*, 2004). A többszörösen telítetlen lipidek hiányában megjelenő trimerikus PSI felhalmozódás az egyszeresen- és többszörösen telítetlen lipidek térbeli követelményei közötti különbséggel magyarázható. A telített és egyszeresen telítetlen lipidek zsírsavláncai egyenesebbek és szorosabbak, mint a többszörösen telítetleneké, ezek zsírsavlánca ugyanis nagyobb térigénnyel rendelkezik. Az ROAD esetében a PSI monomer szintjének emelkedését észleltem, az RO törzshöz viszonyítva. Ez a lipidek és a Car-ok együttes szerepét sugallja a PSI trimerek stabilizálásában, amelyben a xantofilok jelentősebb hatást fejtenek ki a többszörösen telítetlen lipidekhez képest.

Kíváncsi voltam a PSI szerkezetének eltéréseire különböző cianobakteriális törzsekben. A PSI tetramerek, trimerek és monomerek arányát intakt sejtekben *in vivo* CD spektroszkópiával vizsgáltam meg. Korábban már megfigyelték, hogy a PSI trimernek tipikus "ujjlenyomata" van CD spektrumon, amely a komplexen belüli specifikus pigment-fehérje kölcsönhatásokon alapul. A CD spektrumokat mind a teljes, mind az izolált tilakoidjaik szintjén rögzítettem. A PSI oligomereket natív környezetükben, detergens kezelés nélkül határoztam meg. A PSI-hez tartozó CD spektrum csúcs maximális szintje 515 nm körül található, ezt Chl abszorpcióval normalizáltam 680 nm-en. Minden mintát egyenlő Chl tartalom szerint készítettem el. A PSI monomerek mennyiségének előrejelzésére a xantofill és PSI trimer mentes RO/psaL mutáns sejteket használtam. Azt tapasztaltam, hogy a *Spirulina* WT sejteinek volt a legmagasabb 515 nm-en mért CD intenzitása, összehasonlítva a többi vizsgált cianobakteriális törzsszel. Azt feltételezem, hogy a *Spirulina* WT PSI szerkezete hatékonyabban stabilizálódik és többnyire trimerként van jelen, illetve, a fonalas cianobaktérium spirális formájának köszönhetően egyfajta multi-oligomerizációs jelként detektálódik a CD spektrumon. A γ -linolénsav hiányos *Spirulina* I22 törzs PSI oligomerizációs szintje a RO/psaL szintjéhez volt hasonló. Az *Anabaena* törzs PSI RC-

i dimereként és tetramerként is szerveződhetnek. Ezek a különbségek a CD spektrumon is megnyilvánulnak, mint emelkedet PSI csúcs a *Synechocystis* WT-hoz képest. A többszörösen telítetlen lipidek hiánya a *Spirulina* γ -linolénsav mentes I22-es mutánsában PSI monomerizációt eredményezett. Az I22 egyenes fonálalakja szintén csökkenő hatást gyakorolhatott a PSI CD sávjára.

A PSI hőstabilitásának nyomonkövetéséhez az intakt sejteket 58°C-on hőkezelttem. A *Spirulina* WT-nak PSI RC-ai lényegesen stabilabbak a többi vizsgált törzshöz képest. Ezzel szemben az *Anabaena* PSI stabilitása minden vizsgált törzs közül a leggyengébb. Hőkezelés hatására az *Anabaena* törzs dimerjei és tetramerjei esnek szét a leggyorsabban.

Összefoglalás és következtetések:

I. A xantofill és a többszörösen telítetlen lipidek hiánya sejtnövekedést eredményezett az RO, AD és ROAD sejteknél. Meglepő módon a celluláris burokmembránok felületi rétegei, az S-rétegek hiányoznak a xantofill hiányos RO és ROAD mutánsokban. Ezek a morfológiai eredmények arra engednek következtetni, hogy mind a többszörösen telítetlen lipidek, mind a xantofillok meghatározó szerepet játszhattak a sejt- és membránstruktúrák felépítésében, valamint a membránba ágyazott fehérjék funkcióinak biztosításában.

II. Kimutattuk, hogy a xantofill- és a többszörösen telítetlen lipidhiány a lipidek átfarmálódását indukálja. A lipid átfarmálódás következtében a NKK-KK lipid arányok lényegesen módosulnak a membránokban. A xantofillok eltávolítása elsősorban a DGDG szintjén fokozódik, míg a többszörösen telítetlen lipid hiány jelentős PG- és SQDG felhalmozódást eredményez. A KK lipidek nélkülözhetetlenek a kiegyensúlyozatlan és védtelen membránok stabilizálásában (Zakar *et al.*, 2017).

III. A többszörösen telítetlen lipidek eltávolítása a xantofill tartalom átszerveződését eredményezte, növelve a xantofill-t a β -karotin aránnyal szemben. Kimutattuk, hogy a lipidek és a Car-ok együttműködnek a membránszerkezetek fenntartásában és védelmében (Zakar *et al.*, 2017).

IV. Egy nem invazív, *in vivo* biofizikai módszer (CD) alkalmazásával kimutattam, hogy mind a telítetlen zsírsavak, mind a xantofillok hiánya destabilizálja a PSI trimereket. A xantofillok hiánya ebben az esetben sokkal hangsúlyosabb volt. A fotoszintetikus komplexek xantofilljainak pontos helyzete továbbra is ismeretlen a tudomány számára, ezért a jövőben érdemes lesz ezt a területet kutatni (Zakar *et al.*, 2017).

IV. A CD spektroszkópia segítségével számos cianobakteriális törzsre jellemző PSI strukturális változást nyomon tudtam követni. Az 515 nm-es, PSI trimer/monomer arányt jelző érték a *Spirulina* WT esetében volt a legmagasabb, azonban, a tetramereket és dimereket tartalmazó *Anabaena* sejtek nem mutattak jelentős változást a *Synechocystis* WT-hoz képest. Lehetséges, hogy az *Anabaena*-ban a tetramer/dimer arány a dimer irányában van eltolódva. Egy többszörösen telítetlen lipid, a γ -linolénsav hiánya PSI monomerizációt és a spirális forma hiányát okozta a *Spirulina* I22 mutánsnál. Mind a mélyhőmérsékletű fluoreszcencia emissziós spektroszkópia,

mind a CD spektroszkópia ajánlott módszerek a fotoszintetikus komplexekben végbemenő változások nyomon követése érdekében (Zakar *et al.*, 2018).

Összességében az eredmények azt mutatják, hogy mind a telítetlen lipidek, mind a xantofilok együttesen szükségesek a hatékony stresszvédelem strukturális és élettani alapjainak biztosításához.

Közlemények

A disszertáció alapjául szolgáló közlemények:

Zakar T, Herman E, Vajravel S, *et al.* Lipid and carotenoid cooperation-driven adaptation to light and temperature stress in *Synechocystis* sp. PCC6803. *Biochimica et biophysica acta*. 2017;1858(5):337-350. doi:10.1016/j.bbabi.2017.02.002. **IF:4.280**

Zakar T, Kovács L, Vajravel S, *et al.* Determination of PSI oligomerisation in various cyanobacterial strains and mutants by non-invasive methods. *Photosynthetica*. 2018; 56. 10.1007/s11099-018-0795-7. **IF: 1.740**

Egyéb közlemények:

Kóbori T O, Uzunaki T, Kis M, Kovács L, Domonkos I, Itoh S, Krynická V, Kuppusamy S GK, **Zakar T**, Dean J, Szilák L, Komenda J, Gombos Z, Ughy B. Phosphatidylglycerol is implicated in divisome formation and metabolic processes of cyanobacteria. *Journal of Plant Physiology*. 2018; Volume 223. Pages 96-104. ISSN 0176-1617. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.02.008>. **IF:2.833**

Petrova N, Todinova S, Laczko-Dobos H, **Zakar T**, Vajravel S, Taneva S *et al.* Structural integrity of *Synechocystis* sp. PCC 6803 phycobilisomes evaluated by means of differential scanning calorimetry. *Photosynthesis Research*. 2018 Jan 10;1-10. DOI: 10.1007/s11120-018-0481-4 **IF:3.091**

Review: Zakar T, Laczko-Dobos H, Toth TN, Gombos Z. Carotenoids Assist in Cyanobacterial Photosystem II Assembly and Function. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:295. doi:10.3389/fpls.2016.00295. **IF:3.678**