

Doktori értekezés tézisei

**A fotoredukció és a fotooxidáció  
hullámhosszfüggése a sötétben fejlődött növényi  
szervek monokromatikus vörös, UV-A és UV-B  
megvilágítása során**

**Erdei Anna Laura**

Témavezető:

**Dr. Böddi Béla**

professor emeritus, az MTA doktora

ELTE Környezettudományi Doktori Iskola- Vezető: Dr. Jánosi Imre  
Környezetbiológia Doktori Program- Vezető: Dr. Tóth Erika



**Eötvös Loránd Tudományegyetem  
Biológiai Intézet  
Növény szerkezettani Tanszék**

Budapest  
2020

## Bevezetés

A növények számára a napfény az egyik legfontosabb környezeti tényező, amely amelle, hogy a fotoszintézisen keresztül energiát biztosít az anyagcsere számára, szabályozza az élettani folyamatokat. A klorofill-bioszintézis fény általi szabályozása különösen fontos, mivel befolyásolja a növény fotoszintetikus aktivitását és ezáltal elősegíti a változó környezeti feltételekhez való hatékony alkalmazkodást. A magasabb rendű növényekben a klorofill-bioszintézis részfolyamatai közül kizárólag a protoklorofillid (Pklid) fényfüggő protoklorofillid oxidoreduktáz (L-POR) enzim által katalizált redukciója fényigényes; ennek lejátszódásához a Pklid fény általi gerjesztése szükséges és a reakció során klorofillid (Klid) alakul ki. Ha a fény fotonáramsűrűsége túl magas, vagy spektrális összetétele nem megfelelő, a Pklid gerjesztése fotooxidatív folyamatokat is előidézhet, amely a pigmentek károsodásához (kifakulásához) vezethet.

Doktori munkám során a fény fizikai jellemzőinek hatását vizsgáltam a Pklid redukciójára (fotoredukcióra) és kifakulására (fotodegradációjára) sötétben fejlődő növényi szövetekben; a sötétben nevelt borsó (*Pisum sativum* L. cv. 'Kelvedon Wonder') epikotiljában és a fejes káposzta (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) legbelső, fénytől elzártan fejlődő leveleiben. A különböző protoklorofillid és klorofillid formák eltérő emissziós és gerjesztési, valamint abszorpciós tulajdonságait kihasználva a növényi szervek pigment összetételéről fluoreszcencia spektroszkópiai és abszorpciós spektroszkópiai módszerekkel gyűjtöttünk információt. Vizsgálatainkhoz olyan megvilágítási rendszert alkalmaztunk, amely lehetővé tette a növényi szövetek azonos régiójában található protoklorofillid és klorofillid formák monokromatikus vörös, UV-A és UV-B fényvel való megvilágítása előtti és utáni állapotának közvetlen összevetését, valamint a fotoredukció és fotodegradáció hullámhosszfüggésének vizsgálatát.

## Anyagok és módszerek

A vörös megvilágítással végzett kísérletekhez a fejes káposzta (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) legbelső, fénytől elzártan fejlődő leveleit használtuk, amelyeket kis intenzitású zöld fényben vágunk ki a káposztafejekről. Az UV megvilágítással végzett kísérletekhez a borsó (*Pisum sativum* L. cv. 'Kelvedon Wonder') magokat fél óráig csapvízben áztattuk, majd Petri-csészékben fénytől elzárva 3 napig csíráztattuk. A csíranövényeket ezután kis intenzitású zöld fényben rozsdamentes fémrácsra helyeztük, és szobahőmérsékleten, fénytől elzártan, vízkultúrában neveltük 7 napon keresztül. A megvilágítási kísérletekhez és a fluoreszcencia spektroszkópiai mérésekhez a csíranövények epikotiljának középső régióját használtuk, amelyeket szintén kis intenzitású zöld fényben készítettünk elő.

A megvilágítási kísérleteket és fluoreszcencia spektroszkópiai méréseket Fluoromax-3 (Jobin-Yvon Horiba, Franciaország) spektrofluorométerrel végeztük. Az emissziós spektrumok szobahőmérsékleten

történő mérésénél a gerjesztés kiválthatná a mintában található Pklid fotoredukcióját, ezért a gerjesztőfény intenzitásának lecsökkentése céljából a gerjesztőfény ablakába neutrális szűrőt helyeztünk. A szobahőmérsékleten történő emissziós spektrum mérés után a neutrális szűrőt eltávolítottuk a fényútból és a fluoriméter Xenon-lámpájának adott hullámhosszú fényével világítottuk meg a növényi mintákat, majd a neutrális szűrő visszahelyezése után újra megmértük a minták fluoreszcencia emissziós spektrumát. Ezáltal az emissziós spektrumokból számított különbségi spektrumok a mintarészlet fluoreszcencia emissziójának megvilágítás hatására bekövetkező változásait tükrözték. Ellenőriztük, hogy a megvilágítás által kiváltott kifakulás reverzibilis vagy irreverzibilis folyamat volt-e; ennek vizsgálatára nyomon követtük a pigment-formák regenerációját a megvilágítás után sötétbe visszahelyezett mintákban. A mintákról szobahőmérsékleten emissziós spektrumokat mértünk a megvilágítás előtt és után (a korábban leírtakkal azonos módon), majd a mintákat fénytől elzártan a fluoriméter mintaházában tároltuk további 72 órán keresztül. A mintákról 1, 2, 6, 12, 24, 48 és 72 óra elteltével emissziós spektrumokat mértünk szobahőmérsékleten.

A Pkl(id)-formák és a megvilágítás hatására keletkező Kl(id)-formák részletesebb tanulmányozására borsó etiolált epikotiljáról 77 K-en is mértünk fluoreszcencia emissziós spektrumokat. Ezekhez a vizsgálatokhoz a látható tartományba eső gerjesztés esetén üveg, UV-gerjesztés esetén kvarc mintatartó csőbe helyeztük a mintákat, folyékony nitrogénben lefagyasztottuk, majd üveg, illetve kvarc Dewarba, folyékony nitrogénbe helyeztük. A szobahőmérsékleten végzett megvilágítások alatt fluoreszcencia kinetikai vizsgálatokat is végeztünk, amelyek során az emisszió időbeli változását 5 perces folyamatos 628, 640 és 650 nm hullámhosszú munkafénnyel való megvilágítás során regisztráltuk a fluoriméter „time drive” üzemmódját alkalmazva.

A Pklid natív formáinak gerjesztési sajátosságait az UV-tartományban 77 K-en és szobahőmérsékleten mért gerjesztési spektrumokon vizsgáltuk és a pigmentek abszorpciós sajátosságait is elemeztük, ez utóbbihoz Shimadzu UV-2101 PC spektrofotométerrel (Shimadzu Corp., Kyoto, Japán) mértünk abszorpciós spektrumokat. Az emissziós, gerjesztési és abszorpciós spektrumokat az SPSEV V.3.14 programmal (szerző és jogtulajdonos: Bagyinka Csaba, MTA Szegedi Biológiai Kutatóközpont) elemeztük. Az emissziós spektrumokon alapvonal-korrekción és ötpontos lineáris simítást végeztünk. A minták Pkl(id)- és Kl(id)-tartalmának meghatározásához 80%-os (v/v) acetonban pigmentkivonatot készítettünk. A Pkl(id) és Kl koncentrációt fluoreszcencia spektroszkópiai és abszorpciós spektroszkópiai mérésekkel, Brouers és Michel-Wolwertz (1983) illetve Porra és mtsai. (1989) empirikus extinkciós koefficiensei alapján számított kalibrációs görbék (Vitányi és mtsai., 2013) segítségével határoztuk meg. A pigmenttartalom értékeket egyszempontos varianciaanalízissel (egyszempontos ANOVA) és ezt követően Games-Howell *post hoc* teszttel vizsgáltuk, amelyhez az SPSS V.23.0 statisztikai programot (IBM Corp., Armonk, New York, USA) használtuk.

A kifakulás fotooxidációs folyamat, amely alapján feltételeztük, hogy gátolható a minta légtérben történő oxigéntartalom csökkentésével. Ennek vizsgálatára összevetettük a szobahőmérsékleten mért emissziós spektrum változását az alacsony oxigéntartalmú és a természetes légtérben megvilágított minták esetén.

## **Eredmények és következtetések**

**I.** Doktori munkám első részében a vörös (625-655 nm között) tartományba eső megvilágítás hatását vizsgáltam a fejes káposzta sötétben fejlődő belső levelein, amelyek nagy mennyiségben monomer Pkl(id)-formákat, és kisebb mennyiségben dimer és oligomer Pklid-formákat tartalmaznak (Solymosi és mtsai., 2004).

### **1. A fotoredukció és kifakulás hullámhosszfüggése a vörös tartományban**

A vörös tartományba eső (625-655 nm között) monokromatikus megvilágítás hatását a 600-680 nm közötti fluoreszcencia emisszióra háromdimenziós különbségi spektrumon ábrázoltuk. Eredményeink alapján kijelenthető, hogy az általunk alkalmazott megvilágítási feltételek között minden vizsgált megvilágítási hullámhossz esetén bekövetkezett fotoredukció és kifakulás, a két folyamat bekövetkezési valószínűségét a megvilágítás hullámhossza eltérő módon befolyásolta. A fotoredukció kvantumhasznosítása azonban minden megvilágítási hullámhosszon meghaladja a kifakulását.

A 625-630 nm közötti hullámhosszú megvilágítás a kifakulás, az ennél hosszabb hullámhosszú megvilágítás a fotoredukció bekövetkezésének kedvezett. Azt feltételezzük, hogy a két folyamat eltérő hullámhosszfüggése a natív Pklid-formák eltérő spektrális tulajdonságaival és a fotoredukcióban betöltött eltérő szerepével magyarázható.

A monomer Pkl(id)-forma (Pkl(id)<sub>G628-F633</sub>) nem vesz részt közvetlenül a fotoredukcióban (Böddi és Márton, 2001), és gerjesztése elsődlegesen a kifakulást idézi elő. Ennek következtében a 625-630 nm közötti megvilágítás e forma gerjesztésén keresztül a kifakulás bekövetkezésének kedvez. A 630-655 nm közötti megvilágítás ezzel szemben a fotoaktív dimer és oligomer L-POR enzimhez kötött Pklid-formák (Pklid<sub>G638-F644</sub> és Pklid<sub>G650-F655</sub>) gerjesztését váltja ki (Böddi és mtsai., 2003) Ezzel jól magyarázható, hogy ebben a megvilágítási tartományban elsősorban fotoredukció következik be.

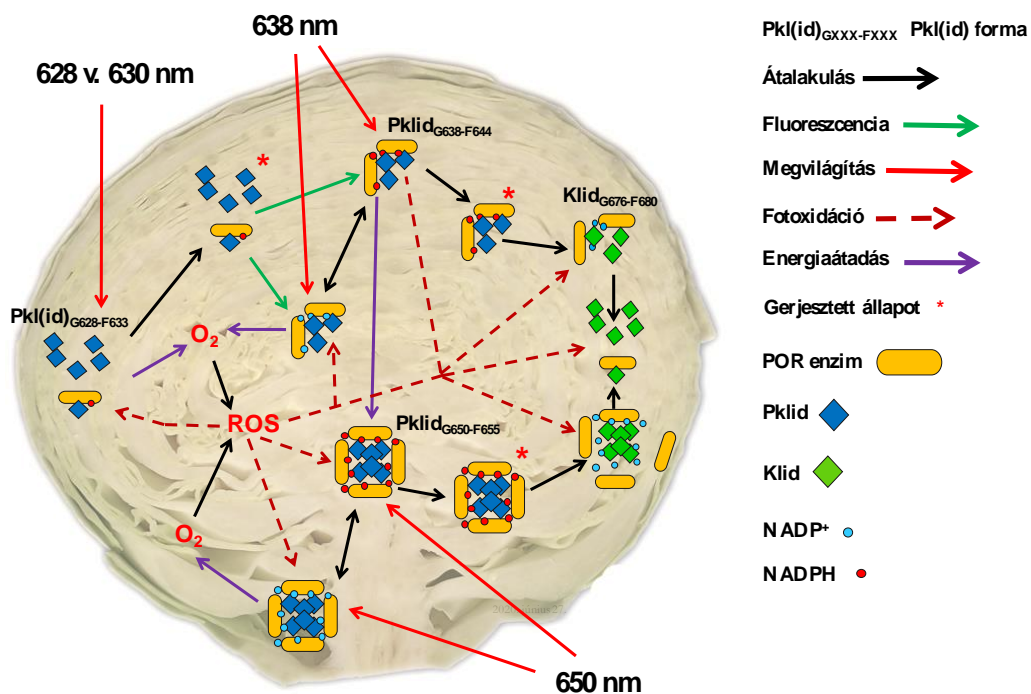
### **2. A vörös fény fotonáramsűrűségének hatása a fotoredukcióra és kifakulásra**

Az alacsony fotonáramsűrűségű megvilágítás során elsősorban fotoredukció, a magas fotonáramsűrűségű megvilágítás során kifakulás következik be. Eredményeink alátámasztják, hogy a fotoredukálható (továbbá flash-fotoaktív) dimer és oligomer Pklid-komplexek regenerációja szükséges a fotoredukció folyamatos fenntartásához (Schoefs és mtsai., 2000). Ezt a folyamatot gátolja a túl magas fotonáramsűrűség, mivel a NADPH oxidációjával kialakuló NADP<sup>+</sup>-Pklid és NADP<sup>+</sup>-Klid komplexek kerülnek túlsúlyba és ezek további fotonok általi gerjesztése fotooxidációt és kifakulást vált ki.

### 3. A monomer, nem L-POR-hoz kötött Pkl(id) élettani jelentősége

Bár vizsgálataink alátámasztották, hogy a fejes káposzta belső leveleiben a monomer Pkl(id), (Pkl(id)<sub>G628-F633</sub>) a kifakulás elsődleges fotoszenzibilizátora, de e forma gerjesztése képes energiaátadáson keresztül kismértékű fotoredukciót is kiváltani. Ez a Pklid-forma nem kapcsolódik az L-POR enzimhez, ezért nem fotoredukálható. Gerjesztési energiája nem képes közvetlenül átadódni az eltérő lokalizációjú oligomer és dimer Pklid-POR komplexeknek, ezért az energiáttranszfer geometriai feltételei nem teljesülhetnek (Böddi és mtsai., 1989). Az általa emittált fény reabszorpciója révén azonban a Pklid<sub>G638-F644</sub> és Pklid<sub>G650-F655</sub> gerjesztésén keresztül ez utóbbi formák fotoredukcióját idézi elő.

A monomer, nem flash-fotoaktív Pkl(id) formák további élettani jelentősége lehet a gerjesztésük révén keletkező ROS vegyületek részvétele különböző regulációs folyamatokban. Munkámban ezzel a kérdéssel nem foglalkoztam.



1. ábra: A monokromatikus vörös fény hatására bekövetkező folyamatok összefoglalása a fejes káposzta belső levelein végzett kísérletek és irodalmi adatok alapján.

### 4. Alacsony oxigéntartalmú légtérben csökken a kiváltott kifakulás mértéke

Annak alátámasztására, hogy a kifakulás oxigénfüggő folyamat (Erdei és mtsai. 2005, Hideg és mtsai. 2010), összevetettük a kifakulás mértékét csökkentett oxigéntartalmú és természetes légtérben monokromatikus 628 nm hullámhosszú megvilágítással végzett kísérletek során. Azt tapasztaltuk, hogy a megvilágítás kisebb mértékű kifakulást idézett elő. Mindez alátámasztja azt a korábbi következtetést, amely szerint a kifakulás olyan oldott molekuláris oxigénből keletkezett reaktív oxigénformák

termelődésének a következménye, amelyek oldott molekuláris oxigénből keletkeznek (Erdei és mtsai., 2005, Hideg és mtsai., 2010).

**II.** A doktori munkám további részében az etiolált borsó epikotilban található Pklid-formák UV-sugárzás általi gerjeszthetőségét vizsgáltam. Az UV-A (320-370 nm közötti) és UV-B (280-320 nm közötti) megvilágítás hatását tanulmányoztam e pigmentek fotoredukciójára illetve kifakulására.

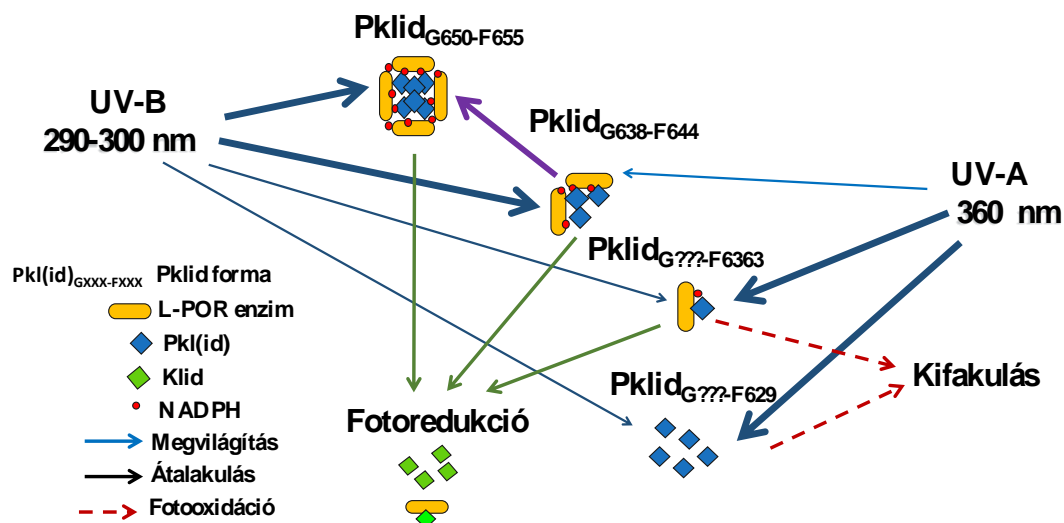
### **1. A borsó etiolált epikotiljában található Pkl(id) natív formáinak gerjesztési sajátosságai az UV tartományban**

Az UV-gerjesztéssel mért emissziós spektrumok, valamint az UV-tartományban mért gerjesztési spektrumok vizsgálata azt mutatta, hogy a 300 nm hullámhosszú UV-B fény hatékonyabban gerjeszti a dimer és oligomer L-POR-hoz kötött Pklid formákat, mint a 360 nm hullámhosszú UV-A fény. Ennek magyarázata ezen Pklid-formák specifikus elrendezésében keresendő. Az UV-B fényt az L-POR-kötött Pklid-formák esetén a pigmenten kívül a Pklid-kötő tirozin-oldalláncok is abszorbeálhatják (Antosiewicz és Shugar, 2016, Wilks és Timko, 1995). Ezek energia transzfer révén gerjeszthetik a Pklid-et, amely így kiválthatja a fotoredukciót. A tirozin-csoportok UV-B általi gerjeszthetőségben betöltött jelentőségét alátámasztja, hogy az etioplasztiszokból készített membránpreparátumokat vizsgálva azt tapasztalták, hogy az L-POR enzim aktív centrumában található tirozin-csoport UV-B fényel gerjeszthető, és az általa elnyelt energia átadódik a hozzá kapcsolódó Pklid-nek (Lebedev és mtsai., 2001).

### **2. Az UV-megvilágítás hullámhosszának szerepe a kifakulásban és fotoredukcióban**

A sötétben tartott és 300 nm illetve 360 nm hullámhosszú UV-fénnyel megvilágított minták 77 K-en mért fluoreszcencia emissziós spektrumainak összehasonlítása alátámasztotta, hogy mind az UV-A, mind az UV-B tartományba eső megvilágítás képes előidézni fotoredukciót és kifakulást is. A két folyamat hullámhosszfüggését a vörös fényhez hasonlóan szobahőmérsékleten mért emissziós spektrumok különbségi spektrumainak összevetésével vizsgáltuk. A 280-360 nm hullámhosszú tartományba eső, közel monokromatikus fényel megvilágított minták megvilágítás előtti és utáni emissziós spektrumainak összehasonlítása, a háromdimenziós különbségi spektrumok vizsgálata és a minták pigmenttartalmának meghatározása azt mutatta, hogy mindkét folyamat hatékonyságát jelentős, de eltérő mértékben befolyásolja a megvilágítás hullámhossza. A legnagyobb mértékű fotoredukció a 280-300 nm hullámhosszú (UV-B) megvilágítás hatására következett be; a Pkl(id)-tartalom csökkenése és a Kl-tartalom növekedése ennél a hullámhossztartománynál volt a legnagyobb mértékű. Ezek az eredményeink összhangban állnak az UV-gerjesztési kísérletek eredményeivel. Az UV-B tartományban hatékony elnyeléssel rendelkező dimer és oligomer Pklid-formák ugyanis közvetlenül fotoaktívak és megvilágítás hatására Pklid-formákká redukálódnak. A kifakulás mértéke ezzel szemben a 360 nm hullámhosszú (UV-A) megvilágítás esetében volt a legnagyobb mértékű. Mindez azzal magyarázható, hogy a monomer Pkl(id) hatékonyabban gerjeszthető ezen a hullámhosszon, mint a dimer és oligomer

formák. Mivel nem kapcsolódik L-POR enzimhez, illetve NADPH-hoz, megvilágítás során nem fotoredukálódhat, hanem kifakulást előidéző fotooxidációs folyamatokat szenzibilizál..



2. ábra: A monokromatikus kis sáv szélességű UV-A és UV-B megvilágítás hatására bekövetkező folyamatok összefoglalása etiolált borsó epikotilon végzett kísérletek alapján.

## Összefoglalás

Doktori munkám során a megvilágítás spektrális jellemzőinek, fotonáramsűrűségének és a megvilágítás időtartamának a fotoredukcióra és kifakulásra gyakorolt hatását vizsgáltam sötétben fejlődő növényi szövetekben. A növényi minták monokromatikus megvilágítását olyan a kísérleti rendszerben végeztük, ahol a minta elmozdítása nélkül szobahőmérsékleten kivitelezhető mind a megvilágítás, mind az emissziós spektrum mérése. Ez lehetővé teszi ugyanazon mintarészlet megvilágítás utáni és előtti emissziós spektrumának összehasonlítását, azaz a Pk(id) és Kl(id) emissziós sávok megvilágítás hatására bekövetkező változásának nyomon követését. A fotoredukció és a fotooxidáció (kifakulás) arányát a spektroszkópai vizsgálatok mellett pigmenttartalom meghatározással ellenőriztük.

A Pk(id) pigmentek 625-655 nm közötti vörös megvilágítás hatására bekövetkező kifakulását és fotoredukcióját a fejes káposzta (*Brassica oleracea* L. var. 'capitata') fénytől elzártan fejlődő belső levelein vizsgáltam. Kimutattuk, hogy a kifakulás és a fotoredukció hatékonyságát a megvilágító fény hullámhossza és fotonáramsűrűsége is befolyásolja. A kifakulásnak a vörös tartományban a 630 nm-nél rövidebb hullámhosszú, továbbá magas fotonáramsűrűségű megvilágítás kedvezett, míg a fotoredukció hatékonysága a 630 nm-nél hosszabb hullámhosszú, továbbá alacsonyabb fotonáramsűrűségű megvilágítás esetén volt a legmagasabb. A két folyamat eltérő hullámhosszfüggését a natív Pk(id)-formák eltérő gerjesztési sajátságai és fotoaktivitása magyarázza. A kísérletek során megfigyeltük, hogy a monomer Pk(id) elsősorban a kifakulás fotoszenzibilizátora, de közvetett módon az általa emittált 633 nm hullámhosszú fény (feltételezhetően fluoreszcencia reabszorpció által) a dimer és oligomer Pk(id)-

formák gerjesztését és ezáltal a pigmentek fotoredukcióját is előidézhetheti. A fotoredukció kvantumhasznosítása mindegyik megvilágításnál nagyobb, mint a fotooxidációé.

Az UV-sugárzás nemcsak abiotikus stresszorként, de fontos környezeti szabályozó faktorként is szerepet játszik a növényi anyagcserében. Ennek ellenére a Pklid-Klid átalakulásban betöltött szerepéről igen kevés információ áll rendelkezésre. Ennek vizsgálatára 280-360 nm közötti UV-megvilágítással végeztünk kísérleteket etiolált borsó (*Pisum sativum* L. v. 'Kelvedon Wonder') epikotilján. Eredményeink azt mutatják, hogy az UV-A és az UV-B fény is képes a Pklid fotoredukcióját kiváltani, de emellett mindkét hullámhossz-tartományba eső sugárzás okozhat kifakulást is az etiolált növényi mintákban. Az UV-A és UV-B gerjesztési spektrumok elemzése alapján azt tapasztaltuk, hogy a 300 nm hullámhosszú UV-B fény hatékonyabban gerjeszti a dimer és oligomer Pklid-L-POR komplexeket, és ezáltal nagyobb mértékű fotoredukciót vált ki, mint a 360 nm hullámhosszú UV-A fény. Ezzel szemben a 360 nm hullámhosszú fény nagyobb mértékű kifakulást idéz elő, mint a 300 nm hullámhosszú fény, mivel ebben a hullámhossztartományban a monomer Pkl(id) formák is hatékonyan gerjeszthetőek.

Összességében kijelenthető, hogy a fény spektrális összetétele és fotonáramsűrűsége együttesen befolyásolják a Kl-bioszintézis és kifakulás folyamatát, emiatt a mesterséges megvilágítás növénynevelésben és növénytermesztésben való alkalmazásakor különös figyelmet kell fordítani a fény spektrális összetételére és fotonáramsűrűségére. Az UV-fény képes kiváltani az L-POR aktív centrumához kötött Pklid fotoredukcióját és az L-POR enzim aktív centrumán kívül található Pklid és a Pkl kifakulását, amelyeknek a nagy fotonáramsűrűségnél keletkező NADP<sup>+</sup>-pigment komplexekkel együtt szerepe lehet a ROS-mediált jelátvitelben. Ezek az útvonalak befolyásolhatják a Kl-szintézis aktivitását és a fotoszintetikus apparátus diurnális regenerációját, valamint szerepet játszhatnak az etioplasztiszok kloroplasztiszokká való átalakulásának szabályozásában.

## Irodalomjegyzék

Antosiewicz, J. M., Shugar, D. (2016). UV-Vis spectroscopy of tyrosine side-groups in studies of protein structure. Part 2: selected applications. *Biophysical Reviews*, 8(2), 163–177.

Böddi, B., Lindsten, A., Ryberg, M., Sundqvist, C. (1989). On the aggregational states of protochlorophyllide and its protein complexes in wheat etioplasts. *Physiologia Plantarum*, 76(2), 135–143.

Böddi, B., Márton, Z. (2001). Light sensitivity of the dark-grown pea (*Pisum sativum* L.) epicotyl, the role of the aggregated nature of the NADPH: protochlorophyllide oxidoreductase (POR). *Science Access*, 3(1).

Böddi, B., Popovic, R., Franck, F. (2003). Early reactions of light-induced protochlorophyllide and chlorophyllide transformations analyzed in vivo at room temperature with a diode array spectrofluorometer. *Journal of photochemistry and photobiology. B, Biology*, 69(1), 31–39.



- Brouers, M., Michel-Wolwertz, M. R. (1983). Estimation of protochlorophyll(ide) contents in plant extracts; re-evaluation of the molar absorption coefficient of protochlorophyll(ide). *Photosynthesis Research*, 4(3), 265–270.
- Erdei, N., Barta, C., Hideg, É., Böddi, B. (2005). Light-induced wilting and its molecular mechanism in epicotyls of dark-germinated pea (*Pisum sativum* L.) seedlings. *Plant and Cell Physiology*, 46(1), 185–191.
- Hideg, É., Vitányi, B., Kósa, A., Solymosi, K., Bóka, K., Won, S., Inoue, Y., Ridge, R. W., Böddi, B. (2010). Reactive oxygen species from type-I photosensitized reactions contribute to the light-induced wilting of dark-grown pea (*Pisum sativum*) epicotyls. *Physiologia Plantarum*, 138(4), 485–492.
- Lebedev, N., Karginova, O., McIvor, W., Timko, M. P. (2001). Tyr275 and Lys279 stabilize NADPH within the catalytic site of NADPH:protochlorophyllide oxidoreductase and are involved in the formation of the enzyme photoactive state. *Biochemistry*, 40(42), 12562–12574.
- Porra, R. J., Thompson, W. A., Kriedemann, P. E. (1989). Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 975(3), 384–394.
- Schoefs, B., Bertrand, M., Funk, C. (2000). Photoactive Protochlorophyllide Regeneration in Cotyledons and Leaves from Higher Plants. *Photochemistry and Photobiology*, 72(5), 660–668.
- Solymosi, K., Martinez, K., Kristóf, Z., Sundqvist, C., Böddi, B. (2004). Plastid differentiation and chlorophyll biosynthesis in different leaf layers of white cabbage (*Brassica oleracea* cv. capitata). *Physiologia Plantarum*, 121(3), 520–529.
- Vitányi, B., Kósa, A., Solymosi, K., Böddi, B. (2013). Etioplasts with protochlorophyll and protochlorophyllide forms in the under-soil epicotyl segments of pea (*Pisum sativum*)
- Wilks, H. M., Timko, M. P. (1995). A light-dependent complementation system for analysis of NADPH:protochlorophyllide oxidoreductase: identification and mutagenesis of two conserved residues that are essential for enzyme activity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 92(3), 724–728.

### **Az értekezés alapját adó, nemzetközi impakt faktoros folyóiratban megjelent közlemények listája:**

**Erdei A. L.,** Kósa, A., Böddi, B. (2019). Distinct UV-A or UV-B irradiation induces protochlorophyllide photoreduction and bleaching in dark-grown pea (*Pisum sativum* L.) epicotyls. *Photosynthesis Research*, 140(1), 93-102.

**Erdei A. L.,** Kósa, A., Kovács-Smírová, L., Böddi, B. (2016). Wavelength-dependent photooxidation and photoreduction of protochlorophyllide and protochlorophyll in the innermost leaves of cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.). *Photosynthesis Research*, 128(1), 73-83.

### **Az értekezés témájához kapcsolódó konferencia részvételek:**

**Erdei A. L.,** Kósa, A. Böddi, B. (2018). A protoklorofillid fotoredukciója és a klorofill típusú pigmentek kifakulása a sötétben nevelt borsó epikotiljában az UV-A és UV-B sugárzás hatására In: Csík, Gabriella; Solymosi, Katalin (szerk.) Magyar Biofizikai Társaság Fotobiológiai Miniszimpózium, Budapest, Magyarország

**Erdei A. L.,** Kósa, A., Böddi, B. (2017). UV-induced phototransformation and bleaching of protochlorophyllide-forms in the epicotyls of dark grown pea (*Pisum sativum* L.). 17th Congress of the European Society for Photobiology, Pisa, Olaszország

**Erdei A. L.,** Böddi, B. (2017). Az UV-A és UV-B sugárzás hatása sötétben nevelt borsó (*Pisum sativum*) epikotilra. Magyar Biofizikai Társaság XXVI.Kongresszusa

### **Egyéb publikációk:**

Molnár, P. B., Bognár, C., **Erdei, A. L.,** Fujii, T., Vági, P., Jósvai, J. K., Kárpáti, Z. (2018). Identification of the female-produced sex pheromone of an invasive greenhouse pest, the European pepper moth (*Duponchelia fovealis*). *Journal of chemical ecology*, 44(3), 257-267.

Szelényi, M. O., **Erdei, A. L.,** Jósvai, J. K., Radványi, D., Sümegi, B., Vétek, G., Kárpáti, Z. (2020). Essential Oil Headspace Volatiles Prevent Invasive Box Tree Moth (*Cydalima perspectalis*) Oviposition—Insights from Electrophysiology and Behaviour. *Insects*, 11(8), 465.

Kecskeméti S., Szelényi M.O., **Erdei A.L.,** Geösel A., Fail J., Molnár B. P. (2020). Fungal volatiles as olfactory keys in the avoidance of female fungus gnat *Lycoriella ingenua* from *Agaricus bisporus* colonized compost. *Journal of Chemical Ecology* (in press)

**Erdei, A. L.,** Szelényi, M. O., Deutsch, F., Rikk, P., Köblös, G., Molnár, B. P., Kiss, B. (2019). A pettyesszárnyú muslica (*Drosophila suzukii*) és a *Hanseniaspora uvarum* élesztő mutualista kapcsolatának növényvédelmi vonatkozásai. *NÖVÉNYVÉDELEM*, 80(6), 253-260.

Molnár, B. P., **Erdei, A. L.,** Szelényi, M. O., Jósvai, J. K., Rikk, P., Vági, P. (2018). A pontuszi tűzmoly (*Duponchelia fovealis*) szexferomonjának meghatározása. *NÖVÉNYVÉDELEM*, 54(4), 141-148.