

光合成における光防御反応

得津 隆太郎¹

¹基礎生物学研究所

〒444-0874 愛知県岡崎市明大寺町字西郷中 38

Protective responses of photosynthesis

Ryutaro Tokutsu¹

¹National Institute for Basic Biology, 38 Nishigo-Naka, Miyodaiji, Okazaki, Aichi, 444-0874, Japan

Keywords: Photoprotection, Non-Photochemical-Quenching (NPQ), Green algae

DOI: 10.24480/bsj-review.12a3.00196

1. はじめに

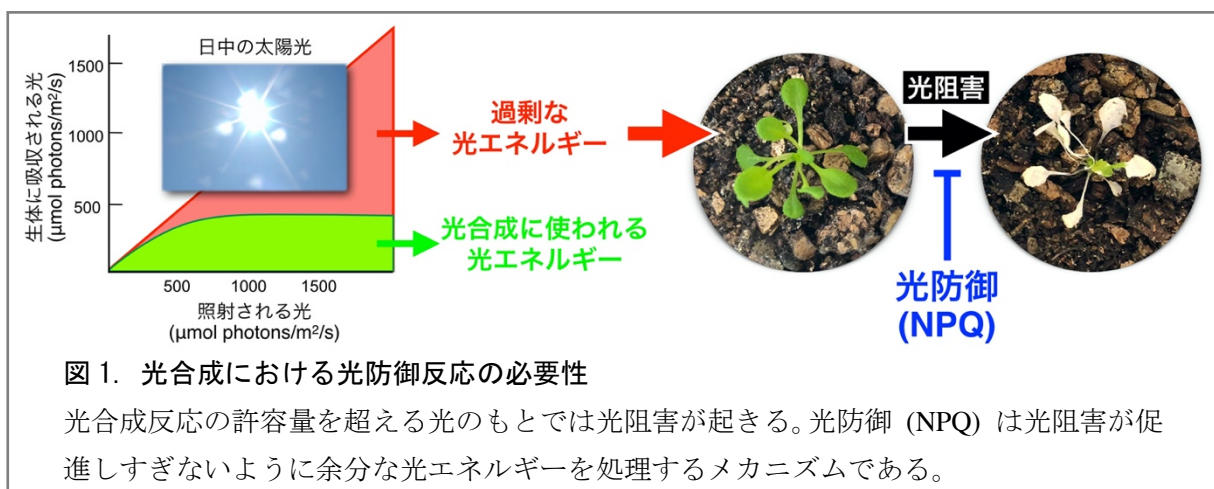
周知の事実として植物は光を利用して光合成反応を駆動している。しかし、自然界で植物が浴びている太陽光の全てが光合成に利用されているわけではない。実のところ、光合成反応にも律速があり、日中の太陽光はその律速を大きく超える光エネルギーを含んでいる。では、この過剰な光エネルギーは植物にとって問題ないのだろうか？ 否、強すぎる光は、光合成反応を過剰に駆動させることで様々な酸化ストレスを誘起し、光合成反応の基幹部ともいえる光化学系の失活・破壊を引き起こしてしまう。もしそうなれば、光合成依存的に成長する植物はその成長動態を支える生体エネルギーを作ることができなくなり、やがては枯死してしまうだろう。しかし、回りを見ればアスファルトを割って成長する道草や、刈っても刈っても伸びてくる庭の芝など、例を挙げればキリがないほど植物たちは旺盛に繁茂している。陸上の植物だけではなく、海や湖沼などでも赤潮、グリーンウォーター、水面を覆い尽くすほどの浮草を目にすることからも、彼らが太陽の光に屈しているようには見えない。それは、地球の光合成生物は光防御と呼ばれる強光適応メカニズムを備えており、光環境に応じて適切な光合成効率を維持しているためである。本稿では、筆者がこれまで研究材料としてきた単細胞緑藻を中心として光防御機構を紹介しつつ、今後の研究展望を考えたいと思う。

2. 光合成において光を捨てる

酸素発生型光合成は、おおよそ 28 億年前に誕生したと考えられている。その反応の根幹は、光エネルギーを利用した光化学反応であり、二つの光化学系複合体 (Photosystem [PS] I および PSII) で駆動される。光化学反応を開始するための光捕集過程では、光エネルギーを吸収したクロロフィル分子の励起がおき、クロロフィル結合型タンパク質内、タンパク質間を跨いだクロロフィル同士の励起エネルギー伝達が発生する。最終的には光化学系の反応中心に位置する特別なクロロフィル分子へとエネルギーが受け渡されることで、以降の光化学反応

が進む。

光化学反応のターンオーバーが間に合う程度の光エネルギー受容、励起エネルギー伝達であれば問題はないが、一つのクロロフィル分子が他のクロロフィル分子へと励起エネルギーを受け渡すよりも早くに光を受け取ると、クロロフィルは基底状態へと回帰することができずに過剰励起状態に陥ってしまう。過剰励起状態では、一重項酸素の発生を誘起し、クロロフィル分子が結合するタンパク質そのものを破壊しかねない。特に、光合成系の中でも脆いと言われる PSII は過剰な光のもとで破壊されやすく、修復が間に合わないレベルで壊されると光合成の反応系が崩壊し (通称 “光阻害” (Takahashi and Murata 2008)), 最終的には細胞死に繋がる。植物や藻類は、このようなクロロフィルの過剰励起を抑制するために、非光化学的消光 (Non-Photochemical Quenching, 通称 NPQ) と呼ばれる光防御機構 (図 1) を備えている (Horton, Ruban, and Walters 1996; Niyogi 1999)。



NPQの詳細な分子機構については2016年に寄稿した光合成研究(得津 2016)に譲り、ここではその大枠を記載するにとどめておく。NPQは、クロロフィルが過剰励起状態に陥った際(あるいは寸前)に、その励起エネルギーを何らかの形で安全な熱エネルギーへと変換するメカニズムとして知られている。このメカニズムにより、光合成生物は強すぎる光のもとでも余分な光エネルギーを処理し、必要な分だけ光エネルギーを利用して効率的な光合成反応を実現している。

3. NPQに関わる因子

NPQは光合成の生理活性を示す代表的パラメータの一つとして認識されている。現在までに、多くの植物学者がクロロフィル蛍光測定法を使ってラン藻や真核藻類、陸上の植物においてNPQを評価しており (Demmig-Adams and Adams 1992; El Bissati et al. 2000; Wilson et al. 2006; Peers et al. 2009; Bailleul et al. 2010; Alboresi et al. 2010), 光合成生物に普遍的な光環境適応メカニズムであることが分かっている。本項では、主に緑色系の真核光合成生物である緑藻と陸上植物のNPQに関わる因子を紹介する。

1990年代後半に入り、分子遺伝学の驚異的な発展に伴い、モデル植物 (*Arabidopsis thaliana*) を使ったランダム変異体スクリーニングが実施され (Niyogi, Grossman, and Bjorkman 1998), PsbS と呼ばれるチラコイド膜局在タンパク質を欠損した植物ではNPQが正常に駆動しない

ことが世界で初めて報告された (Li et al. 2000)。今日までに、PsbS の詳細な分子機能は未だ議論が尽くされていないものの、多くの先行研究により PsbS はチラコイド膜ルーメン側の酸性化を感知し、NPQ の活性化をサポートすると考えられている。

PsbS は緑色系の光合成生物に広く保存されており、単細胞緑藻やコケ植物にも保存されている (Alboresi et al. 2008; Bonente et al. 2008)。しかしこれらの生物種において PsbS は、維管束植物のそれよりも NPQ への寄与は小さいようである (Bonente et al. 2008; Tibiletti et al. 2016; Alboresi et al. 2010)。では、緑藻やコケ植物ではどのような因子が NPQ の活性化を担っているのだろうか？ 2009 年に緑藻クラミドモナスで (Peers et al. 2009)、2010 年にヒメツリガネゴケで (Alboresi et al. 2010) 相次いで発見されたのが、LHCSR と呼ばれる NPQ 因子である。LHCSR は PsbS と同様チラコイド膜局在タンパク質であり、緑藻には LHCSR1 と LHCSR3、ヒメツリガネゴケには LHCSR1 と LHCSR2 が存在する。ちなみに、ヒメツリガネゴケの LHCSR1 と緑藻の LHCSR1 は遺伝子・アミノ酸配列、分子機能等において関係性が高いわけではなく、あくまでヒメツリガネゴケの 2 つの LHCSR が LHCSR1 と LHCSR2、緑藻の 2 つの LHCSR が LHCSR1 と LHCSR3 と名づけられただけである (Alboresi et al. 2008)。読み進めていく上で混乱を招くかもしれないが、本稿においても光防御の研究分野で使われている表記を踏襲したいと思う。話を戻すと、緑藻ではいずれの LHCSR を欠損した場合でも NPQ の活性化に顕著な影響が出るのに対し (Peers et al. 2009; Allorent et al. 2016)、ヒメツリガネゴケでは LHCSR1 がより顕著に NPQ 活性化に影響することが報告されている (Alboresi et al. 2010)。

興味深いことに LHCSR は緑藻類、コケ植物に保存されている一方、維管束植物からは見つからない (Alboresi et al. 2008; Niyogi and Truong 2013)。緑藻とコケ植物が PsbS と LHCSR の両方を持っていることを考えると、進化的には現存する維管束植物の誕生以前に LHCSR が失われたのだと想像できる (図 2)。また、ラン藻は LHCSR も PsbS も有しておらず、全く異なる因子 (Orange Carotenoid Protein, OCP) が NPQ に寄与することがわかっている (Wilson et al. 2006; Wilson et al. 2007)。これらのことから、一次共生に伴う緑色系の真核光合成生物の誕生時点で PsbS および LHCSR を用いた NPQ 活性化機構の雛形が確立され、陸上への進出に伴い最終的に PsbS 依存の NPQ 活性化機構を発達させたのだと思われる。

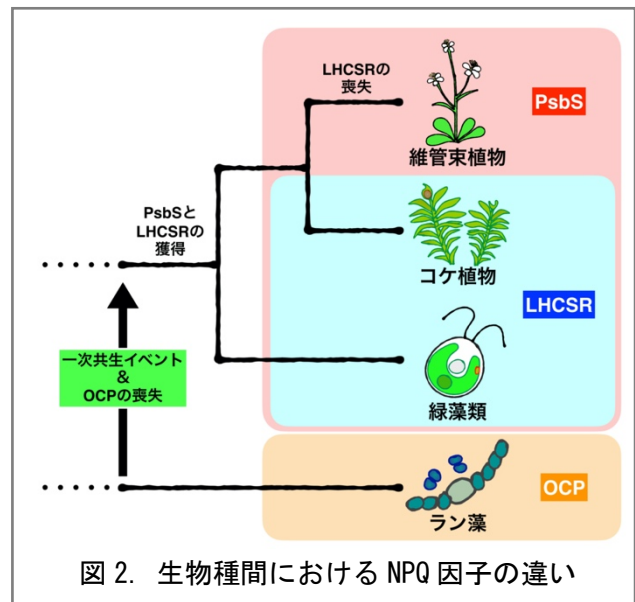


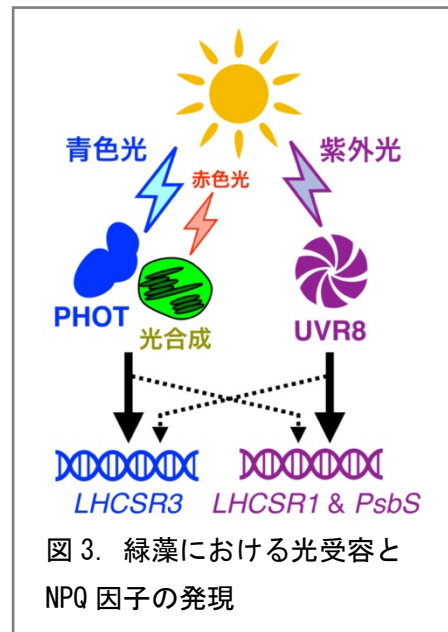
図 2. 生物種間における NPQ 因子の違い

4. 光の情報を利用した NPQ 因子の発現

前項に示したように、緑色系の光合成生物の NPQ を担う因子として、PsbS と LHCSR が存在する。本項では、(最終的に単細胞緑藻の特徴を紹介することになるが) これらの NPQ 因子の発現について紹介したい。

これまでの先行研究から、維管束植物やコケ植物における PsbS は“恒常的に”発現していることが分かっている (Li et al. 2000; Alboresi et al. 2010)。また、コケ植物の LHCSR も“恒常的に”発現している (Alboresi et al. 2010)。その一方で緑藻では PsbS も LHCSR も光によって誘導されることが分かっている (Allorent and Petroustos 2017)。

緑藻を弱い光の下で培養すると NPQ 因子は発現せず、これに伴って NPQ の活性化も起きない。しかし、ひとたび強光に晒すと NPQ 因子の転写活性が上昇し、結果として実験的に検出可能なレベルでタンパク質が蓄積する (Peers et al. 2009; Maruyama, Tokutsu, and Minagawa 2014)。このように強光によって発現誘導される緑藻の NPQ 因子であるが、近年になり「どのような強光 (光情報)」が関与しているのかが明らかになってきた。具体的には、LHCSR のうちのひとつ LHCSR3 は主に青色光による Phototropin 依存シグナル伝達と (赤色光でも促進される) 光合成依存のシグナル伝達がきっかけとなり発現誘導される (Petroustos et al. 2016)。一方の LHCSR1 や PsbS は可視光よりも主に紫外光に反応して発現誘導され、その細胞内シグナル伝達には紫外光受容体である UVR8 が寄与している (Allorent et al. 2016; Tokutsu et al. 2019b)。このように、いずれの NPQ 因子の発現も特定の光受容による細胞内シグナル伝達の活性化が鍵となっており (図 3)、葉緑体を含めた複数のオルガネラ境界を跨いだ細胞全体のネットワークを駆使した応答であることが予想された。



実際に、ごく最近筆者らはこれらの NPQ 因子の発現は、被子植物の花成タイミングを制御する CONSTANS や真核生物に保存される転写因子 Nuclear Transcription Factor Y からなる転写因子複合体にコントロールされていることを発見した (Tokutsu et al. 2019a)。これに加えて、光受容と転写因子複合体の活性化は E3 ユビキチンリガーゼ複合体によって負に制御されることを明らかにした (詳細は光合成研究への寄稿記事 (得津 2020) を参照していただければと思う)。詳細はさておき、このように一口に強光誘導性と言っても実際には青色光特異的であったり、強光でも可視光でもない弱い紫外光によって発現誘導される、という緑藻特有の興味深い光応答が浮き彫りになってきた。過剰な光から光合成系を保護するために必要な NPQ 因子の発現を、葉緑体のみならず細胞質の光受容体による光質の選別も併せて全身的に制御する様子は、単細胞の緑藻自身がまさに「メタオルガネラ」機能を体現しているとも言える。

ちなみに、なぜ緑藻の LHCSR だけが明確な光誘導性を持つのかは明らかでない。陸上の植物である維管束植物と比べて、水の中に生息する緑藻類は比較的強い光に晒されにくいという環境要因が関係しているのかもしれない。今後は陸上植物と緑藻の光応答について、細胞内シグナリングのみならず、それによって制御される表現型の共通性と特異性を調べていくことで、今日の緑色系の光合成生物の進化過程が紐解かれていくことを期待したい。

5. 光防御反応の活性化

光防御反応, つまり NPQ は地球の光合成生物に保存されている環境適応戦略でありながら, その詳細な分子機構には未だ謎が残されている (大まかに共通する NPQ 作用機序については, 筆者が寄稿した光合成研究 (得津 2016) を参照していただければと思う)。例えば, 維管束植物では PsbS が NPQ 活性化に重要な役割を担うことがわかっているが (Li et al. 2000; Li et al. 2004), PsbS そのものが NPQ 反応場であるのか, あるいは PsbS 以外の NPQ 反応場が存在するのか, その議論は未だ尽きていない。現在のところ, PsbS はチラコイドルーメン側の酸性化を感知し, チラコイド膜内の macro organization を変化させることで, 集光アンテナタンパク質 (LHCII) の凝集に伴う NPQ 反応を誘導するという説が唱えられている (Li et al. 2004; Kiss, Ruban, and Horton 2008; Kereiche et al. 2010; Goral et al. 2012)。ただし, どの LHCII が NPQ を担っているのかや, 実際に *in vivo* において PsbS が LHCII の凝集を引き起こすのか, LHCII の凝集が NPQ に必須なのか, 多くの点については直接的な観察報告はないため, 引き続きライブセルイメージング, *in vitro* におけるチラコイド膜再構成, 精製タンパク質の生物物理的特性の精査を通して, 維管束植物における「NPQ の実体」を捉えるような研究展開が期待される。

維管束植物の NPQ 研究と比べて, コケ植物の NPQ に関する研究の歴史は長くはないが, 最近では NPQ の実体を捉えた研究結果が報告されつつある。例えば, コケ植物の NPQ を担う LHCSR1 は, 維管束植物の PsbS とは違い, それ単体で NPQ 活性を持つことが報告されている (Kondo et al. 2019; Kondo et al. 2017)。これらの報告では, 光合成タンパク質に対する 1 分子分光測定・解析を駆使しており, (誰にでも簡単にできることではないが) 今後の *in vitro* 系 NPQ 評価法の指針となるのではないかと期待している。このように, コケ植物の NPQ に必須である LHCSR1 は, それ自身が NPQ 能を持つことが示唆されている。

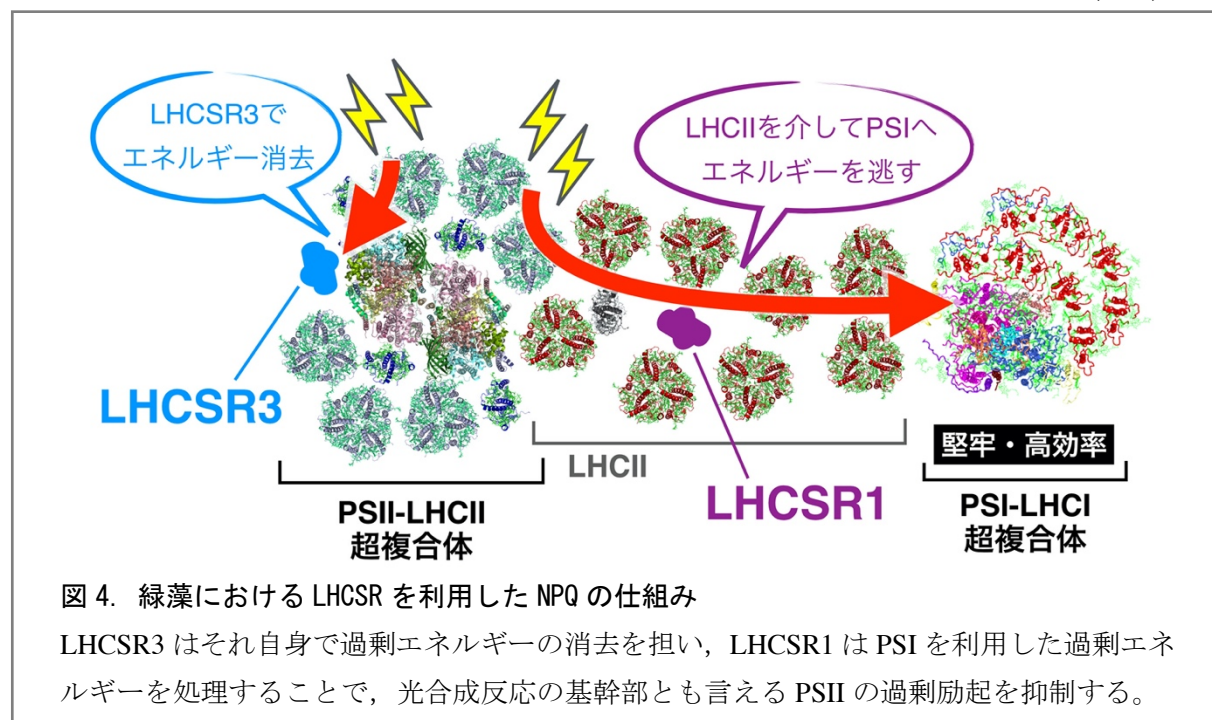
では, 緑藻の LHCSR はどうだろうか? LHCSR3 を *in vitro* 再構成し, その分子機能を解析した先行研究がある。これらの先行研究では, *in vitro* においてクロロフィルを含む複数の色素分子を大腸菌に発現させた LHCSR3 と再構成することで, LHCSR3 単体が NPQ を駆動し得ることを報告している (Bonente et al. 2011; de la Cruz Valbuena et al. 2019)。ごく最近, コケ植物の LHCSR1 を調べた時と同様の実験系を利用し, 大腸菌で発現した緑藻の LHCSR3 に関する NPQ 評価について, プレプリント報告されている (Troiano et al. 2020)。いずれの報告においても, LHCSR3 はそれ自身が NPQ 反応場として機能することを示唆している。

これらの先行報告に加えて, 2013 年に筆者らはチラコイド膜における LHCSR3 の局在, 分子機能解析を行った (Tokutsu and Minagawa 2013)。その結果, LHCSR3 は光化学系の中でも PSII に結合し, PSII-LHCSR3 超分子複合体を形成することで NPQ を駆動することを見出した。筆者らが精製した PSII-LHCSR3 超分子複合体内において, LHCSR3 がどのように NPQ に寄与するのかいまだはっきりとしていないものの, Bonente らによる報告 (Bonente et al. 2011) と併せて考えると, PSII-LHCSR3 超分子複合体内においても過剰な励起エネルギーが LHCSR3 へと伝達されることで安全に消光されているものと予想できる。昨今の構造生物学的解析手法の著しい発展を考えると, 今後は PSII-LHCSR3 超分子複合体の構造知見の蓄積が進み, LHCSR3 依存的な NPQ 分子機構の完全理解が期待される。

ところで、緑藻は紫外光の受容によって PsbS と LHCSR1 を、そして青色光の受容によって LHCSR3 を発現させて NPQ を活性化させるが、なぜ異なる色の光を利用する必要があるのだろうか？ いずれの NPQ 因子も、クロロフィル蛍光測定で観察可能なアウトプットである NPQ 現象に貢献することは間違いない。この謎の一端を説明できそうな研究報告がある。(何を隠そう筆者が所属する研究グループの成果であるが) LHCSR1 と LHCSR3 の分子機能は、どうやら異なるようだ。

筆者らは、LHCSR3 が PSII に結合することを見出した後、LHCSR1 についても同様の解析を行った。その結果、LHCSR1 はいずれの光化学系にも強固に結合しておらず、LHCSR1 を核とした NPQ の実体を捉えることは出来なかった。そこで筆者らは、光合成非依存的に培養可能な緑藻の利点を活かし、PSI および PSII をそれぞれ、あるいは両方欠損させた変異体を用いて LHCSR1 依存的な NPQ を評価した (Kosuge et al. 2018)。すると驚くことに、PSI を持たない変異株では、野生株や PSII のみを欠損した変異株と比べて、顕著に NPQ 活性が低下していることが明らかになった。これは「LHCSR1 依存の NPQ は PSI を足場として発生している」ことを示唆している。

この一連の研究の中で、筆者らが LHCSR1 を内包する単離チラコイド膜を用いて NPQ 活性化条件下で時間分解クロロフィル蛍光解析を行ったところ、PSII の集光アンテナ (LHCII) から PSI へとエネルギー伝達が促進されていることを見出した。この現象は、LHCSR1 を欠損した変異株のチラコイド膜では観察されなかったことから、LHCSR1 特異的な NPQ 機構であることが浮き彫りとなった。PSI が必要であること、PSII の集光アンテナから PSI へと励起エネルギー移動が起きること、PSI は PSII よりもエネルギー変換効率が良く堅牢な光化学系複合体であること (Krieger-Liszky 2005; Savikhin 2006; Croce and van Amerongen 2013)、この3点を考慮すると「LHCSR1 は LHCII で生じた励起エネルギーをあえて堅牢な PSI へと受け渡し、脆弱な PSII におけるクロロフィルの過剰励起を抑制する」と結論づけるに至った (図 4)。



6. 終わりに

本稿で述べたように維管束植物、コケ植物、そして緑藻といった緑色系統の光合成生物は、LHCSR や PsbS を利用した NPQ 機構を備えているが、NPQ の仕組み自体は異なっており、その仕組みも完全には解明されていない。特に、上述した生物種全てに保存されている PsbS の分子機能は未だ謎に包まれており、その機能に関する議論の完全決着が今後の課題であろう。一方で LHCSR に関しても、コケ植物の LHCSR と緑藻の LHCSR (この中でも LHCSR1 と LHCSR3 も) の分子機能は異なっており、一つ一つの分子の機能多様性に驚かされる。これらに加えて、最近の NPQ 研究の動向は、光化学系 II 周辺のみならず光化学系 I のエネルギー変換効率の高さを利用した NPQ 機構も着目されつつある (Ballottari et al. 2014; Pinnola et al. 2015; Tian et al. 2017; Girolomoni et al. 2019)。また、現在のところ NPQ 因子の発現に関する細胞内シグナル伝達、つまり「NPQ に関するメタオルガネラネットワーク」の研究は単細胞緑藻で進み始めたばかりであり、コケ植物や維管束植物についての知見は極めて限定的である。このように、一言で NPQ と言ってもその作用機序や活性化に至る細胞内シグナル伝達機構は様々かつ未開拓であり、現時点で地球に溢れる多様な光合成生物における「普遍的」あるいは「特異的」な光防御反応を見出すことは非常に困難であろう。しかし、逆に言えば「博物学的観点からはまだまだ手付かずの材料 (生物) が多い」とも考えることができる。今後、この研究分野が「既知の NPQ 機構を利用した応用技術の開発」に重点を置くのか、「博物学的な NPQ 機構の知見の拡張」に重きを置くのか、そしてそこから切り拓かれる植物学の未来がどのように展開していくのか、その行く末を見守りたいと思う。

引用文献

- Alboresi, A., S. Caffarri, F. Nogue, R. Bassi, and T. Morosinotto. 2008. In *silico* and biochemical analysis of *Physcomitrella patens* photosynthetic antenna: identification of subunits which evolved upon land adaptation, *PLoS One*, 3: e2033
- Alboresi, A., C. Gerotto, G. M. Giacometti, R. Bassi, and T. Morosinotto. 2010. *Physcomitrella patens* mutants affected on heat dissipation clarify the evolution of photoprotection mechanisms upon land colonization, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 107: 11128-11133
- Allorent, G., L. Lefebvre-Legendre, R. Chappuis, M. Kuntz, T. B. Truong, K. K. Niyogi, R. Ulm, and M. Goldschmidt-Clermont. 2016. UV-B photoreceptor-mediated protection of the photosynthetic machinery in *Chlamydomonas reinhardtii*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 113: 14864-14869
- Allorent, G., and D. Petroutsos. 2017. Photoreceptor-dependent regulation of photoprotection, *Curr. Opin. Plant Biol.*, 37: 102-108
- Bailleul, B., A. Rogato, A. de Martino, S. Coesel, P. Cardol, C. Bowler, A. Falciatore, and G. Finazzi. 2010. An atypical member of the light-harvesting complex stress-related protein family modulates diatom responses to light, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 107: 18214-18219
- Ballottari, M., M. J. Alcocer, C. D'Andrea, D. Viola, T. K. Ahn, A. Petrozza, D. Polli, G. R. Fleming, G. Cerullo, and R. Bassi. 2014. Regulation of photosystem I light harvesting by zeaxanthin, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 111: E2431-2438
- Bonente, G., M. Ballottari, T. B. Truong, T. Morosinotto, T. K. Ahn, G. R. Fleming, K. K. Niyogi, and

- R. Bassi. 2011. Analysis of LhcSR3, a protein essential for feedback de-excitation in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*, *PLoS Biol.*, 9: e1000577
- Bonente, G., F. Passarini, S. Cazzaniga, C. Mancone, M. C. Buia, M. Tripodi, R. Bassi, and S. Caffarri. 2008. The occurrence of the *psbS* gene product in *Chlamydomonas reinhardtii* and in other photosynthetic organisms and its correlation with energy quenching, *Photochem. Photobiol.*, 84: 1359-1370
- Croce, R., and H. van Amerongen. 2013. Light-harvesting in photosystem I, *Photosynth. Res.*, 116: 153-166
- de la Cruz Valbuena, Gabriel, Franco V. A. Camargo, Rocio Borrego-Varillas, Federico Perozeni, Cosimo D'Andrea, Matteo Ballottari, and Giulio Cerullo. 2019. Molecular Mechanisms of Nonphotochemical Quenching in the LHCSR3 Protein of *Chlamydomonas reinhardtii*, *J. Phys. Chem. Lett.*, 10: 2500-2505
- Demmig-Adams, B., and W. W. Adams, 3rd. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 43: 599-626
- El Bissati, K., E. Delphin, N. Murata, A. Etienne, and D. Kirilovsky. 2000. Photosystem II fluorescence quenching in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803: involvement of two different mechanisms, *Biochim. Biophys. Acta.*, 1457: 229-242
- Girolomoni, L., S. Cazzaniga, A. Pinnola, F. Perozeni, M. Ballottari, and R. Bassi. 2019. LHCSR3 is a nonphotochemical quencher of both photosystems in *Chlamydomonas reinhardtii*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 116: 4212-4217
- Goral, T. K., M. P. Johnson, C. D. Duffy, A. P. Brain, A. V. Ruban, and C. W. Mullineaux. 2012. Light-harvesting antenna composition controls the macrostructure and dynamics of thylakoid membranes in *Arabidopsis*, *Plant J.*, 69: 289-301
- Horton, P., A. V. Ruban, and R. G. Walters. 1996. Regulation of light harvesting in green plants, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 47: 655-684
- Kereiche, S., A. Z. Kiss, R. Kouřil, E. J. Boekema, and P. Horton. 2010. The PsbS protein controls the macro-organisation of photosystem II complexes in the grana membranes of higher plant chloroplasts, *FEBS Lett.*, 584: 759-764
- Kiss, A. Z., A. V. Ruban, and P. Horton. 2008. The PsbS protein controls the organization of the photosystem II antenna in higher plant thylakoid membranes, *J. Biol. Chem.*, 283: 3972-3978
- Kondo, T., A. Pinnola, W. J. Chen, L. Dall'Osto, R. Bassi, and G. S. Schlau-Cohen. 2017. Single-molecule spectroscopy of LHCSR1 protein dynamics identifies two distinct states responsible for multi-timescale photosynthetic photoprotection, *Nat. Chem.*, 9: 772-778
- Kondo, Toru, Jesse B. Gordon, Alberta Pinnola, Luca Dall'Osto, Roberto Bassi, and Gabriela S. Schlau-Cohen. 2019. Microsecond and millisecond dynamics in the photosynthetic protein LHCSR1 observed by single-molecule correlation spectroscopy, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 116: 11247
- Kosuge, K., R. Tokutsu, E. Kim, S. Akimoto, M. Yokono, Y. Ueno, and J. Minagawa. 2018. LHCSR1-dependent fluorescence quenching is mediated by excitation energy transfer from LHCII to photosystem I in *Chlamydomonas reinhardtii*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 115: 3722-3727

- Krieger-Liszkay, A. 2005. Singlet oxygen production in photosynthesis, *J. Exp. Bot.*, 56: 337-346
- Li, X. P., O. Bjorkman, C. Shih, A. R. Grossman, M. Rosenquist, S. Jansson, and K. K. Niyogi. 2000. A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting, *Nature*, 403: 391-395
- Li, X. P., A. M. Gilmore, S. Caffarri, R. Bassi, T. Golan, D. Kramer, and K. K. Niyogi. 2004. Regulation of photosynthetic light harvesting involves intrathylakoid lumen pH sensing by the PsbS protein, *J. Biol. Chem.*, 279: 22866-22874
- Maruyama, S., R. Tokutsu, and J. Minagawa. 2014. Transcriptional regulation of the stress-responsive light harvesting complex genes in *Chlamydomonas reinhardtii*, *Plant Cell Physiol.*, 55: 1304-1310
- Niyogi, K. K. 1999. Photoprotection revisited: Genetic and molecular approaches, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 50: 333-359
- Niyogi, K. K., A. R. Grossman, and O. Bjorkman. 1998. Arabidopsis mutants define a central role for the xanthophyll cycle in the regulation of photosynthetic energy conversion, *Plant Cell*, 10: 1121-1134
- Niyogi, K. K., and T. B. Truong. 2013. Evolution of flexible non-photochemical quenching mechanisms that regulate light harvesting in oxygenic photosynthesis, *Curr. Opin. Plant Biol.*, 16: 307-314
- Peers, G., T. B. Truong, E. Ostendorf, A. Busch, D. Elrad, A. R. Grossman, M. Hippler, and K. K. Niyogi. 2009. An ancient light-harvesting protein is critical for the regulation of algal photosynthesis, *Nature*, 462: 518-521
- Petroutsos, D., R. Tokutsu, S. Maruyama, S. Flori, A. Greiner, L. Magneschi, L. Cusant, T. Kottke, M. Mittag, P. Hegemann, G. Finazzi, and J. Minagawa. 2016. A blue-light photoreceptor mediates the feedback regulation of photosynthesis, *Nature*, 537: 563-566
- Pinnola, A., S. Cazzaniga, A. Alboresi, R. Nevo, S. Levin-Zaidman, Z. Reich, and R. Bassi. 2015. Light-Harvesting Complex Stress-Related Proteins Catalyze Excess Energy Dissipation in Both Photosystems of *Physcomitrella patens*, *Plant Cell*, 27: 3213-3227
- Savikhin, A. 2006. Ultrafast optical spectroscopy of photosystem I, *Photosystem I: The Light-Driven Plastocyanin: Ferredoxin Oxidoreductase*, 24: 155-175
- Takahashi, S., and N. Murata. 2008. How do environmental stresses accelerate photoinhibition?, *Trends Plant Sci.*, 13: 178-182
- Tian, L., P. Xu, V. U. Chukhutsina, A. R. Holzwarth, and R. Croce. 2017. Zeaxanthin-dependent nonphotochemical quenching does not occur in photosystem I in the higher plant *Arabidopsis thaliana*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 114: 4828-4832
- Tibiletti, T., P. Auroy, G. Peltier, and S. Caffarri. 2016. *Chlamydomonas reinhardtii* PsbS protein is functional and accumulates rapidly and transiently under high light, *Plant Physiol.*, 171: 2717-2730
- 得津隆太郎. 2016. 光合成における強光順化メカニズム研究の新展開, *光合成研究*, 第 26 巻, 第 1 号 (通巻 75 号) : 36-42
- 得津隆太郎. 2020. 光合成の防御反応における細胞内シグナル伝達, *光合成研究*, 第 30 巻, 第 2 号 (通巻 88 号) : 73-83
- Tokutsu, R., K. Fujimura-Kamada, T. Matsuo, T. Yamasaki, and J. Minagawa. 2019a. The CONSTANS flowering complex controls the protective response of photosynthesis in the green alga

Chlamydomonas, *Nat. Commun.*, 10

- Tokutsu, R., K. Fujimura-Kamada, T. Yamasaki, T. Matsuo, and J. Minagawa. 2019b. Isolation of photoprotective signal transduction mutants by systematic bioluminescence screening in *Chlamydomonas reinhardtii*, *Sci. Rep.*, 9
- Tokutsu, R., and J. Minagawa. 2013. Energy-dissipative supercomplex of photosystem II associated with LHCSR3 in *Chlamydomonas reinhardtii*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 110: 10016-10021
- Troiano, Julianne M., Federico Perozeni, Raymundo Moya, Luca Zuliani, Kwangryul Baek, EonSeon Jin, Stefano Cazzaniga, Matteo Ballottari, and Gabriela S. Schlau-Cohen. 2020. Identification of parallel pH- and zeaxanthin-dependent quenching of excess energy in LHCSR3 in *Chlamydomonas reinhardtii*, *bioRxiv*: 2020.2007.2010.197483
- Wilson, A., G. Ajlani, J. M. Verbavatz, I. Vass, C. A. Kerfeld, and D. Kirilovsky. 2006. A soluble carotenoid protein involved in phycobilisome-related energy dissipation in cyanobacteria, *Plant Cell*, 18: 992-1007
- Wilson, A., C. Boulay, A. Wilde, C. A. Kerfeld, and D. Kirilovsky. 2007. Light-induced energy dissipation in iron-starved cyanobacteria: roles of OCP and IsiA proteins, *Plant Cell*, 19: 656-672