

Fotosynteettisten valohaaviantennien rakenteet

Biokemian
LuK-tutkielma

Laatija:
Aarni Järveläinen

18.2.2026
Turku

Kandidaatintutkielma

Oppiaine: Biokemia

Tekijä: Aarni Järveläinen

Otsikko: Fotosynteesisten valohaaviantennien rakenteet

Ohjaaja: FT Marjaana Rantala

Sivumäärä: 17 sivua

Päivämäärä: 18.2.2026

Useat endosymbioositapahtumat ovat kasvattaneet fotosynteesisten eliöiden monimuotoisuutta. Eräs eliöt jakava tekijä ovat valohaaviantennit, jotka tehostavat valon kaappaamista. Valohaaviantenneja on kahta hyvin erilaista tyyppiä. Syanobakteerien, glaukofyyttien ja punalevien fykobilisomit ovat suuria tylakoidikalvon ulkopuolisia valohaaviantenneja. Fykobilisomit koostuvat rengasmaisista fykobiliproteiinitrimeereista ja -heksameereista. Heksameerit puolestaan muodostavat lieriöitä, joista fykobilisomin ydin- ja sauvarakenteet koostuvat. Ytimen rakenne ja sauvojen määrä vaihtelevat lajien välillä. Joillain eliöillä on myös fykobiliproteiimirakenteita, jotka eivät muodosta fykobilisomeja. Valonkeruukompleksit ovat fykobilisomeista poiketen integraalisia kalvorakenteita. Niitä on kasveilla, viherlevillä ja punalevillä. Valonkeruukompleksi I on Fotosysteemi I:n valohaaviantenni. Valonkeruukompleksi I:n proteiinit muodostavat kahden, kolmen tai neljän proteiinin vöitä fotosysteemin viereen. Valonkeruukompleksi II on Fotosysteemi II:n yhteydessä oleva valohaaviantenni. Sen proteiinit ovat trimeerisiä LHCII-proteiineja ja yksittäisiä CP24-, CP26- ja CP28-proteiineja. Fykobilisomin korvautuminen siihen verrattuna täysin erilaisilla valonkeruukomplekseilla on erikoista. Syanobakteerien HLIP-proteiinit ovat mahdollisia LHC-proteiinien esimuotoja. Syytä vaihtumiseen ei vielä tiedetä.

Avainsanat: endosymbioosi, fykobiliproteiini, fykobilisomi, valohaaviantenni, valonkeruukompleksi (LHC)

1 Johdanto	4
1.1 Fotosynteesi ja endosymbioosit	4
1.2 Fotosysteemit ja valohaaviantennit	5
2 Fykobilisomin rakenne	7
2.1 Fykobilisomin rakenneyksiköt	7
2.2 Syanobakteerien ja punalevien fykobilisomit	9
2.3 Fykobiliproteiinit muualla kuin fykobilisomeissa	11
3 Integraalisten valonkeruukompleksien rakenteet	13
3.1 Valonkeruukompleksi I	13
3.2 Valonkeruukompleksi II	15
4 Valohaaviantennin vaihtuminen	18
4.1 Erot valohaaviantennien välillä	18
4.2 Valonkeruukompleksin kehitys	19
5 Yhteenveto	20
Kirjallisuus	21

1 Johdanto

1.1 Fotosynteesi ja endosymbioosit

Hapellinen fotosynteesi on alkanut maapallolla noin kolme miljardia vuotta sitten (Fournier ja muut 2021). Tuosta ajasta nykypäivään asti esitumaiset syanobakteerit ovat olleet tärkeä fotosynteettisten eliöiden ryhmä. Erityisesti merten syanobakteerit ovat maailmanlaajuisesti merkittäviä tuottajia (Flombaum ja muut 2013).

Aitotumaisten eliöiden fotosynteesi tapahtuu viherhiukkasessa eli kloroplastissa. Viherhiukkasen on jo pitkään uskottu syntyneen syanobakteerista endosymbioosissa (Sagan 1967). Fotosynteesikykyä syanobakteerilta saaneita aitotumaisia eliöitä kutsutaan primäärisesti endosymbioottisiksi (Yoon ja muut 2004). Primäärinen endosymbioosi on arvioitu tapahtuneen noin 1,5 miljardia vuotta sitten. Glaukofyytit, punalevät, viherlevät ja kasvit kuuluvat primäärisesti endosymbioottisiin eliöryhmiin.

Osa aitotumaisista fotosynteettisistä eliöistä on saanut fotosynteesikykyä toiselta aitotumaiselta sekundaarisessa endosymbioosissa (Uthamallian ja muut 2022; Yoon ja muut 2004). Punalevästä plastidinsa saaneita sekundaarisesti endosymbioottisia eliöryhmiä ovat ruskeat levät, nielulevät ja tarttumalevät (Yoon ja muut 2004). Verkkolevät, euglenofyytit ja *Lepidodinium*-suku ovat saaneet plastidinsa viherlevästä (Uthamallian ja muut 2022).

Syanobakteerien ja viherhiukkasten sisällä on tylakoidikalvostoiksi kutsuttuja kalvorakenteita. Tylakoidikalvosto on hapellisen fotosynteesin valoreaktioiden tapahtumapaikka. Kalvoston sisäpuolta kutsutaan luumeniksi. Viherhiukkasessa sisäkalvon ja tylakoidikalvoston välinen tila on strooma.

1.2 Fotosysteemit ja valohaaviantennit

Hapellisen fotosynteesin valoreaktioiden tärkeimmät katalyytit ovat kaksi fotosysteemiä, fotosysteemi I ja fotosysteemi II (Suga ja muut 2016). Fotosysteemit sijaitsevat tylakoidikalvostoilla (Andersson ja Anderson 1980). Ne saavat reaktioihin tarvittavan energian auringonvalosta (Suga ja muut 2016). Fotosysteemi II katalysoi reaktiota, jossa vesimolekyyli hajoaa hapeksi, protoneiksi ja elektroneiksi. Prosessissa syntyvät elektronit siirtyvät fotosysteemi I:lle joka siirtää ne edelleen eteenpäin mahdollistaen lopulta NADP⁺:n pelkistymisen NADPH:ksi.

Fotosysteemien rakenteet ovat konservoituneet eliöryhmien välillä. Fotosysteemi I:n ytimessä on eliöstä riippuen 9–10 kalvon läpäisevää proteiinialayksikköä (Jordan ja muut 2001; Pi ja muut 2018; Qin ja muut 2019; Yan ja muut 2021). Kasvilla (Yan ja muut 2021), viherlevällä (Qin ja muut 2019), punalevällä (Pi ja muut 2018) ja syanobakteerilla (Jordan ja muut 2001) kahdeksan alayksiköistä on samoja (PsaA, PsaB, PsaF, PsaI, PsaJ, PsaK, PsaL ja PsaM). PsaG ja PsaH esiintyvät vain kasvilla ja viherlevällä, PsaO vain punalevällä ja PsaX vain syanobakteerilla. Lisäksi kaikilla eliöryhmillä ydinkompleksissa on strooman puolella kolme kalvon ulkopuolista alayksikköä (PsaC, PsaD ja PsaE) Syanobakteerin fotosysteemi I:t muodostavat trimeerin (Jordan ja muut 2001). Aitotumaisilla fotosysteemi I on monomeerinen (Pi ja muut 2018; Qin ja muut 2019; Yan ja muut 2021).

Kasvin (Su ja muut 2017; Wei ja muut 2016), viherlevän (Shen ja muut 2019), punalevän (You ja muut 2023) ja syanobakteerin (Umena ja muut 2011) fotosysteemi II:n rakenteet ovat hyvin samankaltaiset. Niillä kaikilla yksi ydinkompleksi sisältää 17–19 integraalista alayksikköä, joista neljä (D1, D2, CP43 ja CP47) ovat suurempia ja loput pienempiä. Lisäksi ytimessä on yhdestä viiteen kalvon ulkopuolista proteiinialayksikköä.

Fotosysteemien suorittaman valoenergian kaappaamisen ja siirtämisen kannalta olennaisia ovat fotosynteettiset pigmentit, jotka kykenevät absorboimaan fotoneja ja siirtämään energian toisille läheisille pigmenttimolekyyyleille. Fotosysteemeissä on pigmentteinä klorofylli a:ta ja karotenoideja (Pi ja muut 2018; Qin ja muut 2019; Shen ja muut 2019; Su ja muut 2017; Umena ja muut 2011; Wei ja muut 2016; Yan ja muut 2021). Pigmenttien lisäksi niissä on myös lipidejä ja muita fotosynteesin kannalta olennaisia kofaktoreita.

Fotosysteemien yhteydessä on auringonvalon kaappaamista tehostavia valohaaviantenneja (Pan ja muut 2018; Su ja muut 2017; Zheng ja muut 2021). Ne ovat pigmenttipitoisia proteiinikomplekseja, jotka lisäävät valoa absorboivaa pinta-alaa. Valohaaviantennin kaappaama valoenergia siirtyy fotosysteemille fotosynteesin käytettäväksi. Fotosynteettisten eliöiden valohaaviantennit jakautuvat kahteen hyvin erilaiseen tyyppiin. Etenkin syanobakteereille on ominainen suuri kalvon ulkopuolinen proteiinikompleksi fykobilisomi (Chang ja muut 2015; Domínguez-Martín ja muut 2022; Zheng ja muut 2021). Toisaalta esimerkiksi kasveilla valohaaviantennit ovat fotosysteemien tavoin kalvonsisäisiä valonkeruukomplekseja (engl. light harvesting complex, LHC) (Pan ja muut 2018; Su ja muut 2017; Suga ja muut 2016; Wei ja muut 2016).

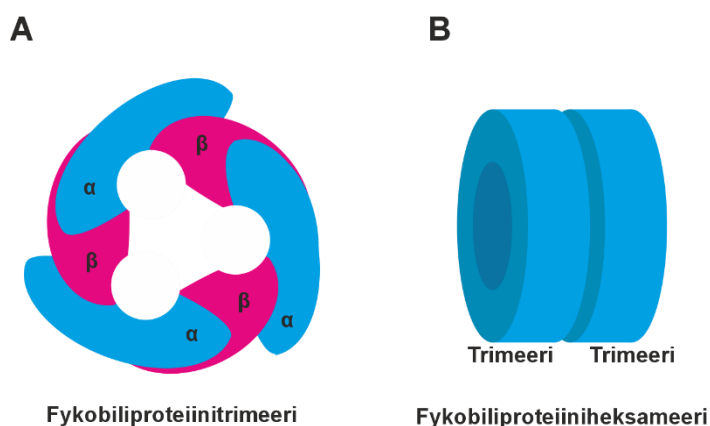
Tutkielmassa käsitellään fykobilisomin ja valonkeruukompleksin rakenteita yleisesti sekä esitellään joidenkin eliölajien valohaaviantennien kryoelektronimikroskopialla selvitettyjä rakenteita. Lisäksi esitetään kysymys: miksi valonkeruukompleksi on korvannut fykobilisomin monilla aitotumaisilla eliöillä?

2 Fykobilisomin rakenne

2.1 Fykobilisomin rakenneyksiköt

Fykobilisomit ovat syanobakteerien, punalevien ja glaukofyyttien valohaaviantenneja (Kawakami ja muut 2022). Ne voivat siirtää energiaa sekä fotosysteemi I:n, että fotosysteemi II:n reaktiokeskuksille (Chang ja muut 2015). Fykobilisomit ovat erittäin suuria vesiliukoisia proteiinikomplekseja. Esimerkiksi *Synechocystis* sp. PCC 6803 syanobakteerin fykobilisomin kooksi on selvitetty 6,2 megadaltonia ja *Griffithsia pacifica* -punalevän fykobilisomin kooksi 16,8 megadaltonia (Domínguez-Martín ja muut 2022; Zhang ja muut 2017).

Fykobilisomit koostuvat fykobiliproteiineista, jotka on jaettu fykoerytriiniin (engl. phycoerythrin, PE), fykosyaniiniin (engl. phycocyanin, PC) ja allofykosyaniiniin (engl. allophycocyanin, APC) (Zhang ja muut 2017). Fykobiliproteiinit sisältävät α - ja β -alayksikköjä, joiden muodostamaa heterodimeeriä kutsutaan $\alpha\beta$ -monomeeriksi (Schirmer ja muut 1986) (Kuva 1). Fykobiliproteiinin perusyksikkö on kolmesta $\alpha\beta$ -monomeeristä koostuva trimeeri. Trimeerirakenne muistuttaa onttoa rengasta. Kaksi $\alpha\beta$ -trimeeriä puolestaan muodostaa heksameerisen rakenteen, joista fykobilisomin suuremmat rakenteet koostuvat.



Kuva 1. **Fykobiliproteiinin alayksiköt.** **A**, Fykobiliproteiinitrimeerin rakenne, johon on merkitty kolmen monomeerin α - ja β -alayksiköt. Trimeeri on rengasmainen ja keskeltä ontto. **B**, Fykobiliproteiiniheksameeri, joka koostuu kahdesta trimeeristä. Kuvat perustuvat Zhangin ja muiden (2017) esittämiin rakenteisiin.

Fykobilisomin tärkeimmät suuremman tason rakenteet ovat ydin ja sauvat (Chang ja muut 2015; Domínguez-Martín ja muut 2022; Zhang ja muut 2017). Ydin koostuu vierekkäin ja päällekkäin pinoutuneista allofykosyaniinilieriöistä. Tavallisessa puolikielkkomaisessa ytimessä lieriöitä on kaksi, kolme tai viisi (Chang ja muut 2015). Sauvat koostuvat fykosyaniinista tai fykoerytriinistä. Ne ovat kiinnittyneinä ytimeen ulospäin osoittaen (Chang ja muut 2015; Domínguez-Martín ja muut 2022; Zhang ja muut 2017). Sauvojen koot ovat yleensä vaihtelevia (Zheng ja muut 2021). Esimerkiksi *Synechococcus* sp. PCC 7002 - ja *Anabaena* sp. PCC 7120 -syanobakteerien sauvojen $\alpha\beta$ -heksameerimäärien on havaittu vaihtelevan paljon. Suurimmillaan ne ovat jopa kuuden $\alpha\beta$ -heksameerin kokoisia.

Fykobiliproteiineihin on kovalenttisesti sitoutunut fykobiliineiksi kutsuttuja valoa kerääviä pigmenttejä (Zheng ja muut 2021). Rakenteeltaan fykobiliinit ovat avoketjuisia tetrapyrroleja. Kaikki tutkielmassa käsitellyt syanobakteerien fykobilisomit sisältävät vain fykosyanobiliiniä (Chang ja muut 2015; Domínguez-Martín ja muut 2022; Zheng ja muut 2021). *Griffithsia pacifica* -punalevän fykobilisomi sisältää lisäksi myös muita fykobiliineja, kuten fykoerytrobiliiniä ja fykourobiliiniä (Zhang ja muut 2017).

Fykobiliproteiinien lisäksi kompleksissa on linkkeriproteiineja (Zhang ja muut 2017). Linkkeriproteiinit ovat fykobilisomin rakenteen järjestäytymiseen osallistuvia proteiineja (Chang ja muut 2015). Ydin- ja sauvalinkkerit ovat fykobiliproteiinien sisällä niiden ontoissa keskusonkaloissa (Domínguez-Martín ja muut 2022; Zhang ja muut 2017; Zheng ja muut 2021). Sauva–ydinlinkkerit ja ydin–kalvolinkkerit puolestaan sijaitsevat rakenteiden välissä (Zheng ja muut 2021).

Kun valo virittää fykobiliinin fykobilisomin sauvassa, viritystila siirtyy fykobiliiniltä toiselle sauvasta ytimeen ja ytimen niin sanotulle pääte-emitterille (Domínguez-Martín ja muut 2022; Zheng ja muut 2021). Pääte-emitteriltä energia siirtyy fotosysteemi I:n tai II:n reaktiokeskukselle (Zheng ja muut 2021). Siirtyminen sauvasta ytimeen on pullonkaula *Synechocystis* 6803:n energiansiirrossa (Domínguez-Martín ja muut 2022). Viritystila voi joskus siirtyä myös sauvasta toiseen.

2.2 Syanobakteerien ja punalevien fykobilisomit

Synechocystis sp. PCC 6803 - ja *Synechococcus* sp. PCC 7002 -syanobakteerien fykobilisomien ytimet rakentuvat kolmesta kolmiomaisesti asettuneesta lieriöstä (Domínguez-Martín ja muut 2022; Zheng ja muut 2021). Lieriöistä kaksi on alempana ja kolmas on niiden päällä. *Synechococcus* 7002:lla kaikki ytimen lieriöt ovat neljän allofykosyaniinitrimeerin kokoisia. Molemmilla lajeilla ytimessä on 72 fykosyanobiliiniä.

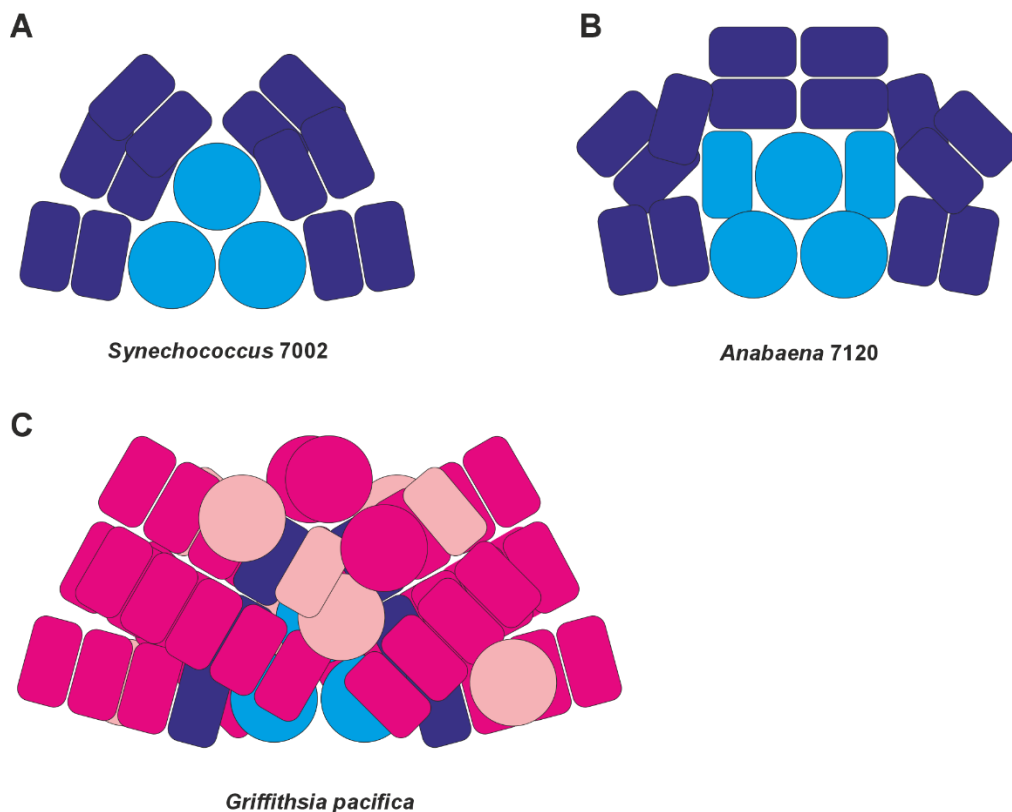
Sekä *Synechocystis* 6803:n että *Synechococcus* 7002:n fykobilisomissa on kuusi sauvaa (Domínguez-Martín ja muut 2022; Zheng ja muut 2021) (Kuva 2). Jokainen *Synechocystis* 6803:n sauva koostuu 40 proteiinalayksiköstä. *Synechococcus* 7002:n sauvoissa on yhteensä 216 fykosyanobiliiniä. *Synechococcus* 7002:n fykobilisomissa ydin- sauva- ja sauva-ydinlinkkereitä on kutakin kuusi (Zheng ja muut 2021). Domínguez-Martín tutkimusryhmineen (2022) on havainnut *Synechocystis* 6803:n sauva-ydinlinkkerien toimivan saranoina, jotka mahdollistavat kahden sauvan asennon muutoksen. Muutos mahdollistaa fykobilisomille kolme konformaatiota.

Anabaena sp. PCC 7120 -syanobakteerin fykobilisomin ytimessä on puolestaan viisi lieriötä (Chang ja muut 2015) (Kuva 2). Niistä kolme muodostaa *Synechocystis* 6803:n ja *Synechococcus* 7002:n ytimien kaltaisesti kolmiomaisen rakenteen. Neljäs ja viides lieriö sijaitsevat alalieriöiden päällä kohtisuoraan niihin nähden. Kolmiomaisesti asettuneet lieriöt ovat neljän allofykosyaniinitrimeerin kokoisia. Kaksi muuta ovat kooltaan vain kaksi allofykosyaniinitrimeeriä. *Anabaena* 7120:lla ytimessä on 96 fykosyanobiliiniä.

Anabaena 7120:n fykobilisomissa on kahdeksan sauvaa, joista kuusi koostui kahdesta fykosyaniiniheksameeristä ja kaksi yhdestä fykosyaniiniheksameeristä (Zheng ja muut 2021) (Kuva 2). *Anabaena* 7120:n sauvoissa on yhteensä 252 fykosyanobiliiniä. *Anabaena* 7120:lla ydinlinkkereitä on kuusi, sauvalinkkereitä kahdeksan ja sauva-ydinlinkkereitä kahdeksan.

Syanobakteerien lisäksi aiotumaisilla glaukofyyteillä ja punalevillä on fykobilisomeja (Watanabe ja muut 2012; Zhang ja muut 2017). *Cyanophora paradoxa* -glaukofyytin fykobilisomi koostuu syanobakteerien tavoin allofykosyaniinista ja fykosyaniinista (Watanabe ja muut 2012). *Cyanophora paradoxalla* linkkeriproteiinit muodostavat keskenään luurankomaisen rakenteen fykobilisomin sisälle. Glaukofyytin fykobilisomista ei ole kuitenkaan vielä selvitetty tarkkaa kryoelektronimikroskopiarakennetta.

Griffithsia pacifica -punalevän fykobilisomin ytimessä on kaksi alempaa ja yksi ylempi lieriö (Zhang ja muut 2017) (Kuva 2). Alemmissa lieriöissä on kolme allofykosyaniinitrimeeriä ja ylemmässä kaksi. Ytimen fykosyanobiliinejä on yhteensä 48. Sauvoja *Griffithsia pacifican* fykobilisomissa on 14. Niistä kaksi koostuu viidestä heksameerista, kahdeksan neljästä heksameerista ja neljä kahdesta heksameerista. Sauvat sisältävät sekä fykoerytriiniä, että fykosyaniinia. *Griffithsia pacificalla* on ytimen ja sauvojen lisäksi erillisiä fykoerytriinistä koostuvia $\alpha\beta$ -heksameereja, sekä α - ja β -alaysiköitä, jotka koostuvat yhteensä 144 fykoerytriinistä. Erilliset heksameerit ja alaysiköt antavat fykobilisomille laatikkomaisen muodon. *Griffithsia pacificalla* ydinlinkkereitä on neljä, sauvalinkkereitä 52, ja sauva–ydinlinkkereitä 16.



Kuva 2. **Fykobilisomien fykobiliproteiinirakenteita.** Näkymä on sivulta tylakoidikalvon suuntaisesti. Ympyrät esittävät katsojaa kohti tai pois päin osoittavia lieriöitä. Suorakulmiot esittävät fykobiliproteiiniheksameereja. Allofykosyaniinista koostuvat ytimet on merkitty vaaleansinisellä. Sauvojen fykosyaniini on merkitty tummansinisellä ja fykoerytriini violetilla. Erilliset fykoerytriiniheksameerit on merkitty vaaleanpunaisella. **A**, *Synechococcus* 7002 -syanobakteerin fykobilisomin rakenne Zhengin ja muiden (2021) tulosten mukaisesti. **B**, *Anabaena* 7120 -syanobakteerin fykobilisomin rakenne Zhengin ja muiden (2021) tulosten mukaisesti. **C**, *Griffithsia pacifica* -punalevän fykobilisomin rakenne Zhangin ja muiden (2017) tulosten mukaisesti.

2.3 Fykobiliproteiinit muualla kuin fykobilisomeissa

Joiltakin eliöiltä kokonaiset fykobilisomit puuttuvat, mutta niillä on silti joitain fykobiliproteiinirakenteita (Miyashita ja muut 1997; Rathbone ja muut 2021). Nielulevät ovat saaneet plastidinsa punalevästä sekundaarisessa endosymbioosissa (Stiller ja muut 2014). Nielulevillä fykobilisomi on hävinnyt lukuun ottamatta yksittäisiä $\alpha\beta$ -fykobiliproteiineja. (Rathbone ja muut 2021) Proteiinin β -alaysikkö on kehittynyt punalevien fykoerytriinin β -alaysiköstä, mutta siihen sitoutuva α -alaysikkö on kehityshistorialtaan erillinen eikä ole peräisin fykobilisomin α -alaysiköstä. (Apt ja muut 1995; Rathbone ja muut 2021) Sen sijaan α -alaysikkö on kehittynyt punalevien β -alaysikköä sitovista rakenneproteiineista.

Acaryochloris marina on syanobakteeri, joka poikkeuksellisesti käyttää pääasiallisena fotosynteesinä pigmenttinään klorofylli d:tä (Miyashita ja muut 1997). Integraalisten valohaaviantennien lisäksi *Acaryochloris marinalla* on fykobiliproteiineja (Hu ja muut 1999). Proteiinit eivät muodosta fykobilisomeja, vaan ainostaan sauvoja, jotka ovat yhteydessä bakteerin fotosysteemi II:een. Sauvat koostuvat fykosyaniiniheksameereista ja heteroheksameereista, jotka sisältävät sekä fykosyaniinia, että allofykosyaniinia.

3 Integraalisten valonkeruukompleksien rakenteet

Valonkeruukompleksi (engl. Light harvesting complex, LHC) on fykobilisomin ohella toinen merkittävä valohaaviantennityyppi. Valonkeruukompleksit ovat tyypillisiä aiotumaisille. (Pi ja muut 2018; Qin ja muut 2015; Shen ja muut 2019; Su ja muut 2017, 2019; Wei ja muut 2016). Fykobiliproteiineista poiketen valonkeruukompleksin proteiinit (LHC-proteiinit) ovat integraalisia kalvoproteiineja. LHC-proteiineissa on kolme kalvon läpäisevää α -kierrettä. Fotosysteemi I:n ja fotosysteemi II:n yhteydessä olevat valonkeruukompleksit, valonkeruukompleksi I ja valonkeruukompleksi II, eroavat toisistaan proteiinien ja niiden järjestäytymisen osalta.

Toisin kuin fykobilisomeissa, mutta samoin kuin fotosysteemien ytimissä, valonkeruukompleksien pigmentit ovat klorofyllejä ja karotenoideja (Pi ja muut 2018; Qin ja muut 2019; Shen ja muut 2019; Su ja muut 2017; Wei ja muut 2016; Yan ja muut 2021). Klorofylli a:n lisäksi LHC-proteiineissa on klorofylli b:tä. Myös karotenoideja on useampaa eri tyyppiä. Pigmenttien lisäksi LHC-proteiineissa on kofaktoreina lipidejä.

3.1 Valonkeruukompleksi I

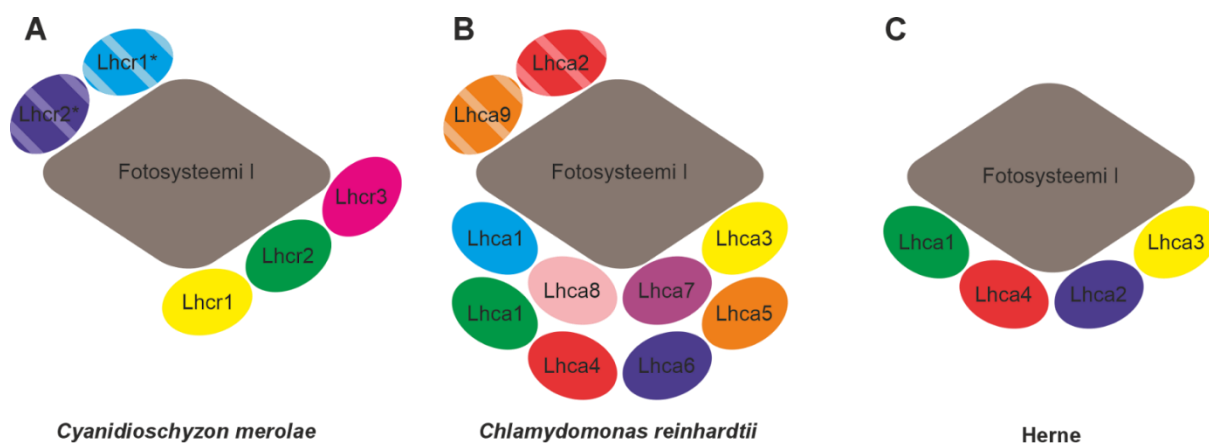
Valonkeruukompleksi I (engl. Light harvesting complex I, LHCI) on fotosysteemi I:n yhteydessä oleva valohaaviantenni kasveilla (Qin ja muut 2015), viherlevillä (Su ja muut 2019) ja punalevillä (Pi ja muut 2018). Kasveilla ja viherlevillä valonkeruukompleksi I:n proteiineja kutsutaan Lhca-proteiineiksi (Qin ja muut 2015; Su ja muut 2019). Punalevillä proteiineista puolestaan käytetään nimitystä Lhcr (Pi ja muut 2018). Lhcr-proteiinien rakenteissa on joitakin eroja verrattuna Lhca-proteiinien rakenteisiin. Lhca- tai Lhcr-proteiinialayksiköt asettuvat vöiksi fotosysteemi I:n ytimen läheisyyteen yhdelle tai kahdelle puolelle (Pi ja muut 2018; Qin ja muut 2015; Su ja muut 2019).

Punalevillä valonkeruukompleksi I on fotosysteemi I:n pääasiallinen valohaaviantenni (J. Wang ja muut 2021). Cyanidioschyzon *merolae* -punalevän valonkeruukompleksi I:llä on kaksi eri muotoa (Pi ja muut 2018) (Kuva 3). Toisessa muodossa fotosysteemi I:n ytimeen on kiinnittyneenä Lhcr1-, Lhcr2- ja Lhcr3-proteiineista muodostuva vyö. Energia siirtyy vyöstä ytimen PsaA-, PsaJ- ja PsaK-alayksiköihin. Vaihtoehtoisessa muodossa kompleksissa on kolmen proteiinin lisäksi proteiinit Lhcr1* ja Lhcr2*. Ne sijaitsevat vastakkaisella puolella fotosysteemi I:n ydintä ja energia niistä siirtyy ytimen PsaB-alayksikköön. Jokaisessa *C. merolaen* Lhcr-proteiinissa on 11–13 klorofylli a:ta ja viisi zeaksantiinikarotenoidia.

Chlamydomonas reinhardtii -viherlevän valonkeruukompleksi I:llä on yleisempi kahdeksan proteiinin muoto ja harvalukuisempi kymmenen proteiinin muoto (Su ja muut 2019) (Kuva 3). Kummallakin rakenteella kahdeksan valohaaviproteiinia muodostaa fotosysteemi I:n yhdelle puolelle kaksi neljän proteiinin vyötä. Sisemmän vyön rakenne on Lhca3–Lhca7–Lhca8–Lhca1 ja ulomman vyön rakenne on Lhca5–Lhca6–Lhca4–Lhca1. Energia siirtyy vöistä ytimen PsaA-, PsaB-, PsaF- ja PsaJ-alayksiköihin. Harvalukuisemmassa muodossa on *C. merolaen* rakenteen kaltaisesti kaksi fotosysteemi I:n toiselle puolelle kiinnittynyttä proteiinia. Toisen puolen proteiinit ovat nimeltään Lhca2 ja Lhca9.

Chlamydomonas reinhardtii jokaiseen Lhca-proteiiniin on sitoutunut 14–17 klorofylliä ja 3–5 karotenoidia. Pigmenttien lisäksi Lhca-proteiineissa on 1–2 fosfatidyyliglyserolia ja 0–2 monogalaktosyyliidiasyyliiglyserolia.

Herneen (*Pisum sativum*) valonkeruukompleksi I koostuu neljästä Lhca-proteiinista (Qin ja muut 2015) (Kuva 3). Proteiinit muodostavat kaksi heterodimeeriä Lhca1–Lhca4 ja Lhca2–Lhca3. Dimeerit puolestaan yhdistyvät keskenään heterodimeeriksi. Energia siirtyy proteiineista ytimen PsaA-, PsaB-, PsaF- ja PsaJ-alayksiköihin. Maissilla (*Zea mays*) LHCI-rakenne on hyvin samankaltainen (Pan ja muut 2018). Myös *Physcomitrella patens* -sammaleella on neljän Lhca-proteiinin rakenne, mutta proteiinit ovat Lhca1, Lhca5, Lhca2, ja Lhca3 (Yan ja muut 2021). Herneen neljässä Lhca-proteiinissa on yhteensä 57 klorofylliä ja 13 karotenoidia (Qin ja muut 2015). Lhca1:ssä, Lhca2:ssa ja Lhca3:ssa on kussakin yksi fosfatidyyliglyseroli. Lhca4:ssä on kaksi monogalaktosyyliidiasyyliiglyserolia.



Kuva 3. **Fotosysteemi I – valonkeruukompleksi I -superkompleksien rakenteita.** Näkymä on tylakoidikalvoa kohti strooman puolelta. Fotosysteemi I:n ydin on esitetty yksinkertaisesti. Kaikki valonkeruukompleksi I:n proteiinit on esitetty erikseen. **A,** *Cyanidioschyzon merolae* -punalevän valonkeruukompleksi I:n rakenne Pin ja muiden (2018) tulosten mukaisesti. Lhcr1* ja Lhcr2* esiintyvät vain osassa rakenteista. **B,** *Chlamydomonas reinhardtii* -vihherlevän valonkeruukompleksi I:n rakenne Sun ja muiden (2019) tulosten mukaisesti. Lhca9 ja Lhca2 esiintyvät vain osassa rakenteista. **C,** Herneen valonkeruukompleksi I:n rakenne Qin ja muiden (2015) tulosten mukaisesti.

3.2 Valonkeruukompleksi II

Valonkeruukompleksi II (engl. Light harvesting complex II, LHCII) on kasvien (Su ja muut 2017; Wei ja muut 2016) ja viherlevien (Shen ja muut 2019) fotosysteemi II:n valohaaviantenni. Valonkeruukompleksi II:n rakenteet voivat joskus esiintyä myös fotosysteemi I:n yhteydessä (Pan ja muut 2018). Valonkeruukompleksi II koostuu trimeerisistä proteiineista, joita kutsutaan LHCII-proteiineiksi, ja monomeerisistä proteiineista, joihin kuuluvat CP24, CP26 ja CP29 (Shen ja muut 2019; Su ja muut 2017; Wei ja muut 2016). LHCII-trimeerit voivat olla sitoutuneina fotosysteemi II:n ytimeen vahvasti, keskivahvasti tai heikosti. Fotosysteemi II ja valonkeruukompleksi II muodostavat homodimeerisen superkompleksin jonka kumpikin puoli sisältää fotosysteemin ytimen ja valonkeruukompleksi II -rakenteet.

Wein ja muiden (2016) selvittämässä pinaatin (*Spinacia oleracea*)

fotosysteemi II – valonkeruukompleksi II -superkompleksin rakenteessa kumpikin monomeeri sisältää fotosysteemi II:n ydinkompleksin lisäksi yhden vahvasti sitoutuneen LHCII-trimeerin sekä CP26- ja CP29-proteiinit (Wei ja muut 2016) (Kuva 4). LHCII-trimeeri ja CP26 ovat kiinnittyneet ytimen CP43-proteiinin lähelle. CP29 on kiinnittynyt CP47-proteiiniin ytimen toiselle puolelle. Pinaatilla on myös keskivahvasti sitoutuneita LHCII-trimeerejä, vaikka niitä ei näy Wein ja muiden (2016) selvittämässä rakenteessa (Boekema ja muut 1998).

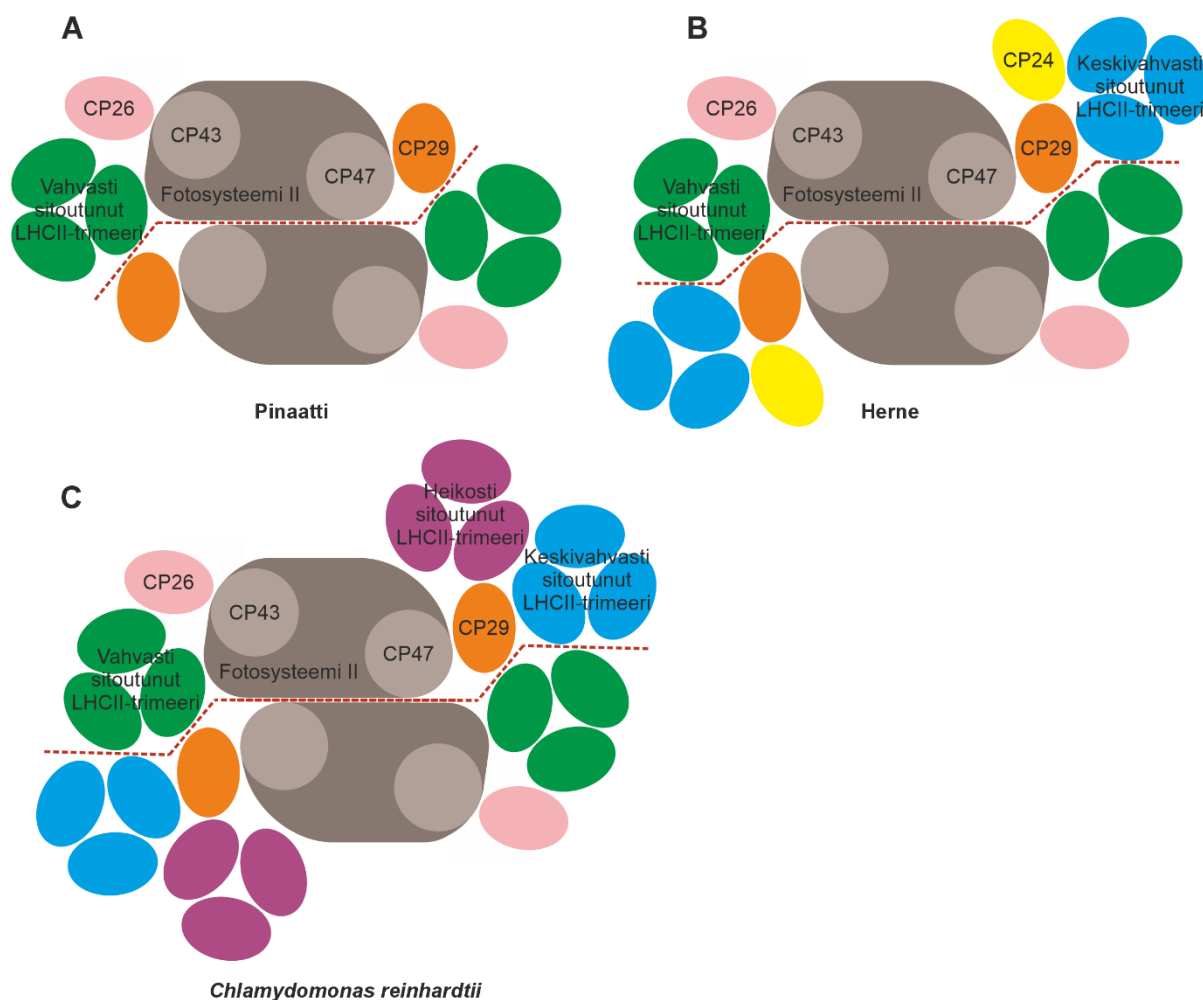
Herneen fotosysteemi II – valonkeruukompleksi II -superkompleksin kummassakin monomeerissä on yksi vahvasti ja yksi keskivahvasti sitoutunut LHCII-trimeeri, CP24, CP26 ja CP29 (Su ja muut 2017) (Kuva 4). Pinaatin rakenteen kaltaisesti vahvasti sitoutunut LHCII-trimeeri ja CP26 ovat vierekkäin lähellä ytimen CP43:a. Keskivahvasti sitoutunut LHCII-trimeeri, CP24 ja CP28 sijaitsevat ytimen vastakkaisella puolella CP47:n lähellä.

Chlamydomonas reinhardtii -viherlevän

fotosysteemi II – valonkeruukompleksi II -monomeeri sisältää vahvasti, keskivahvasti ja heikosti sitoutuneen LHCII-trimeerin (Shen ja muut 2019) (Kuva 4). Myös *C. reinhardtii*lla vahvasti sitoutunut LHCII-trimeeri ja CP26 ovat CP43:n puolella ydintä ja keskivahvasti sitoutunut LHCII-trimeeri ja CP29 CP47:n puolella. Heikosti sitoutunut LHCII-trimeeri sijaitsee CP29:n vieressä samassa kohdassa, jossa herneellä on CP24 (Shen ja muut 2019; Su ja muut 2017).

Pinaatin, herneen ja *C. reinhardtii*n valonkeruukompleksi II:n proteiinien kofaktorisisällöt ovat hyvin samanlaiset (Shen ja muut 2019; Su ja muut 2017; Wei ja muut 2016). Lajien kaikissa LHCII-trimeereissä on pigmentteinä 24 klorofylli a:ta, 18 klorofylli b:tä ja 12 karotenoidia, joista kuusi on luteiineja, kolme violaksantiineja ja kolme neoksantiineja. Lisäksi trimeereissä on kolme fosfatidyyliglyserolilipidiä.

Kaikkien lajien CP26 sisältää yhdeksän klorofylli a:ta, neljä klorofylli b:tä, kaksi luteiinia, yhden neoksantiinin ja yhden fosfatidyyloglyserolin. Pinaatin ja *C. reinhardtii* CP29:ssä on kymmenen klorofylli a:ta, kolme klorofylli b:tä ja yksi luteiini, violaksantiini, neoksantiini ja fosfatidyyloglyseroli (Shen ja muut 2019; Su ja muut 2017; Wei ja muut 2016). Herneen CP29:ssä ainoana erona on neljä klorofylli b:tä kolmen sijaan (Su ja muut 2017). Herneen CP24:ssä on kuusi klorofylli a:ta, viisi klorofylli b:tä ja yksi luteiini, violaksantiini, beetakaroteeni ja fosfatidyyloglyseroli.



Kuva 4. **Fotosysteemi II – valonkeruukompleksi II -superkompleksien rakenteita.** Näkymä on tylakoidikalvoa kohti strooman puolelta. Fotosysteemi II:n ytimestä vain CP43 ja CP47 on esitetty erikseen. LHCII-trimeerit ja yksittäiset valohaaviproteiinit on esitetty erikseen. Katkoviiva jakaa dimeerin puoliskot toisistaan. **A,** Pinaatin valonkeruukompleksi II:n rakenne Wein ja muiden (2016) tulosten mukaisesti. **B,** Herneen valonkeruukompleksi II:n rakenne Sun ja muiden (2017) tulosten mukaisesti. **C,** *Chlamydomonas reinhardtii* -viherlevän valonkeruukompleksi II:n rakenne Shenin ja muiden (2019) tulosten mukaisesti.

4 Valohaaviantennin vaihtuminen

Kasveilla ja viherlevillä ei siis ole fykobilisomeja, eikä syanobakteereilla vastaavasti valonkeruukomplekseja. Erikoista tästä tekee aitotumaisten eliöiden kloroplastin endosymbioottinen alkuperä (Sagan 1967). Kloroplastin syanobakteeriesi-isän fykobilisomi on säilynyt glaukofyyteillä ja punalevillä, mutta viherleviltä ja kasveilta se on hävinnyt (Shen ja muut 2019; Watanabe ja muut 2012; Wei ja muut 2016; Zhang ja muut 2017). Punalevät ovat muutoksen välimuoto siten, että niillä on sekä fykobilisomi, että integraalinen valonkeruukompleksi (Zhang ja muut 2017). *Acaryochloris marina* -syanobakteeri ja sekundaarisesti endosymbioottiset nielulevät osoittavat myös, että fykobilisomin rakenteen katoaminen on tapahtunut useammin kuin kerran (Hu ja muut 1999; Rathbone ja muut 2021).

Koska syanobakteerit pärjäävät edelleen hyvin pelkillä fykobilisomeilla, miksi aitotumaisten fotosynteettisten eliöiden esi-isien olisi tarvinnut vaihtaa toiseen valohaaviin? Tästä syntyy kaksi kysymystä: Onko valonkeruukompleksilla ollut jokin etu fykobilisomiin verrattuna ja miten valonkeruukompleksi on kehittynyt?

4.1 Erot valohaaviantennien välillä

Yksi ero antennien välillä on niiden pigmenttikoostumus (Pi ja muut 2018; Su ja muut 2017; Zheng ja muut 2021). Fykobilisomin fykoerytriinin absorptiohuippu on 565 nm, fykosyaniinin absorptiohuippu on 620 nm ja allofykosyaniinin absorptiohuippu on 650 nm (L. Wang ja muut 2014). Fykobilisomit ovat siis tehokkaimpia keltaisen ja punaisen valon hyödyntämisessä. Valonkeruukompleksit taas absorboivat erityisesti punaista ja sinistä valoa (Gundlach ja muut 2009; Le Quiniou ja muut 2015). Vihreän valon alueella noin 500 nm ja 600 nm välillä valonkeruukompleksien absorptiotehokkuus on huono. Eliöiden elinympäristön valon spektrillä on ehkä voinut olla jotain vaikutusta valohaaviantenneissa tapahtuneisiin muutoksiin.

Molemmilla valohaaviantennityypeillä esiintyy niin sanottua ei-fotokemiallista sammutusta (Domínguez-Martín ja muut 2022; Sapeta ja muut 2023; Wientjes ja muut 2013).

Ei-fotokemiallinen sammutus suojaa fotosynteesisiä eliöitä valolta esimerkiksi liian kirkkaissa tai kuivissa olosuhteissa. Kasveilla ei-fotokemiallinen sammutus tapahtuu esimerkiksi zeaksantiinikarotenoidin määrän kasvattamisella (Haupt ja Glowacka 2024; Sapeta ja muut 2023). Kasvit voivat myös säädellä valonkeruukompleksi II:n kokoa valon määrän mukaan (Wientjes ja muut 2013).

Myös syanobakteereilla on ei-fotokemiallista sammutusta (Domínguez-Martín ja muut 2022). Fykobilisomilla siihen osallistuu oranssi karotenoidiproteiini (engl. Orange carotenoid protein, OCP) (Wilson ja muut 2006). Oranssin karotenoidiproteiinin puuttuessa *Synechocystis* 6803:lla ei tapahtunut ollenkaan ei-fotokemiallista sammutusta kirkkaassa valossa. Oranssi karotenoidiproteiini toimii myös kirkkaan valon havaitsijana (Wilson ja muut 2008). Valo saa proteiinin muuttumaan oranssista muodosta valolta suojaamisen kannalta olennaiseen punaiseen muotoon.

Synechocystis 6803:n fykobilisomin ytimeistä on löydetty neljä oranssin karotenoidiproteiinin punaisen muodon sitoutumiskohtaa (Domínguez-Martín ja muut 2022). Kaksi sitoutumiskohdista on ylemmässä lieriössä ja yksi kummassakin alemmassa lieriössä. Zhengin tutkimusryhmineen (2021) selvittämässä *Synechococcus* 7002:n fykobilisomissa on samat sitoutumiskohdat (Domínguez-Martín ja muut 2022).

4.2 Valonkeruukompleksin kehitys

Syanobakteerien pienten HLIP-proteiinien (high light inducible protein) on havaittu muistuttavan rakenteeltaan kasvien LHC-proteiineja (Dolganov ja muut 1995).

HLIP-proteiineissa on yksi kalvon läpäisevä α -kierre, joka on samankaltainen LHC-proteiinien ensimmäisen ja kolmannen α -kierteen kanssa. Rakenteiden samankaltaisuus voi tarkoittaa sitä, että HLIP-proteiinit ovat kasvien valohaaviproteiinien esimuotoja.

LHC-proteiinien kolme kalvon läpäisevää α -kierrettä ovat voineet syntyä HLIP-proteiinien α -kierteistä DNA:n monistumisen seurauksena. HLIP-proteiinien kaltaiset proteiinit ovat ehkä menneisyydessä vähitellen korvanneet fykobilisomin valohaaviantennin tehtävässä.

5 Yhteenveto

Fotosynteettiset eliöt ovat ratkaisseet valon keräämiseen liittyvät haasteet hyvin erilaisilla tavoilla. Syanobakteerien, glaukofyyttien ja punalevien fykobilisomit ovat tylakoidikalvon ulkopuolella (Zhang ja muut 2017; Zheng ja muut 2021). Niiden proteiinit ja pigmentit ovat täysin erilaisia fotosysteemin rakenteeseen verrattuna. Toisaalta aitotumaisille tyypilliset valonkeruukompleksit ovat sekä proteiini- että pigmenttikoostumuksensa osalta lähempänä fotosysteemien koostumusta (Su ja muut 2017, 2019; Suga ja muut 2016).

Fykobilisomien korvautuminen integraalisilla valohaaviantenneilla on ollut dramaattinen muutos. On kuitenkin vielä epäselvää, mitä etua tästä on ollut muutoksen läpikäyneille eliöille. Mysteerin selvittämiseksi on sekä tutkittava muutoksen ajanjakson olosuhteita että selvitettävä mitkä valohaaviantennin ominaisuudet tarkalleen ovat tärkeimpiä fotosynteettiselle eliölle. Näiden kysymysten vastausten tuoma ymmärrys voi antaa meille uusia mahdollisuuksia tehostaa fotosynteesin toimintaa.

Kirjallisuus

- Andersson, B. & Anderson, J. M. (1980) Lateral heterogeneity in the distribution of chlorophyll-protein complexes of the thylakoid membranes of spinach chloroplasts. *Biochim Biophys Acta BBA - Bioenerg* 593:427–440.
- Apt, K. E., Collier, J. L. & Grossman, A. R. (1995) Evolution of the Phycobiliproteins. *J Mol Biol* 248:79–96.
- Boekema, E. J., Van Roon, H. & Dekker, J. P. (1998) Specific association of photosystem II and light-harvesting complex II in partially solubilized photosystem II membranes. *FEBS Lett* 424:95–99.
- Chang, L., Liu, X., Li, Y., Liu, C.-C., Yang, F., Zhao, J. & Sui, S.-F. (2015) Structural organization of an intact phycobilisome and its association with photosystem II. *Cell Res* 25:726–737.
- Dolganov, N. A., Bhaya, D. & Grossman, A. R. (1995) Cyanobacterial protein with similarity to the chlorophyll a/b binding proteins of higher plants: Evolution and regulation. *Proc Natl Acad Sci* 92:636–640.
- Domínguez-Martín, M. A., Sauer, P. V., Kirst, H., Sutter, M., Bina, D., Greber, B. J., ... Kerfeld, C. A. (2022) Structures of a phycobilisome in light-harvesting and photoprotected states. *Nature* 609:835–845.
- Flombaum, P., Gallegos, J. L., Gordillo, R. A., Rincón, J., Zabala, L. L., Jiao, N., ... Martiny, A. C. (2013) Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Proc Natl Acad Sci* 110:9824–9829.
- Fournier, G. P., Moore, K. R., Rangel, L. T., Payette, J. G., Momper, L. & Bosak, T. (2021) The Archean origin of oxygenic photosynthesis and extant cyanobacterial lineages. *Proc R Soc B Biol Sci* 288:20210675.
- Gundlach, K., Werwie, M., Wiegand, S. & Paulsen, H. (2009) Filling the “green gap” of the major light-harvesting chlorophyll a/b complex by covalent attachment of Rhodamine Red. *Biochim Biophys Acta BBA - Bioenerg* 1787:1499–1504.
- Haupt, J. & Glowacka, K. (2024) Chilling- and dark-regulated photoprotection in *Miscanthus*, an economically important C4 grass. *Commun Biol* 7:1660.
- Hu, Q., Marquardt, J., Iwasaki, I., Miyashita, H., Kurano, N., Mörschel, E. & Miyachi, S. (1999) Molecular structure, localization and function of biliproteins in the chlorophyll

- a/d containing oxygenic photosynthetic prokaryote *Acaryochloris marina*. *Biochim Biophys Acta BBA - Bioenerg* 1412:250–261.
- Jordan, P., Fromme, P., Witt, H. T., Klukas, O., Saenger, W. & Krauß, N. (2001) Three-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. *Nature* 411:909–917.
- Kawakami, K., Hamaguchi, T., Hirose, Y., Kosumi, D., Miyata, M., Kamiya, N. & Yonekura, K. (2022) Core and rod structures of a thermophilic cyanobacterial light-harvesting phycobilisome. *Nat Commun* 13:3389.
- Le Quiniou, C., Tian, L., Drop, B., Wientjes, E., Van Stokkum, I. H. M., Van Oort, B. & Croce, R. (2015) PSI-LHCI of *Chlamydomonas reinhardtii*: Increasing the absorption cross section without losing efficiency. *Biochim Biophys Acta BBA - Bioenerg* 1847:458–467.
- Miyashita, H., Adachi, K., Kurano, N., Ikemot, H., Chihara, M. & Miyach, S. (1997) Pigment Composition of a Novel Oxygenic Photosynthetic Prokaryote Containing Chlorophyll d as the Major Chlorophyll. *Plant Cell Physiol* 38:274–281.
- Pan, X., Ma, J., Su, X., Cao, P., Chang, W., Liu, Z., ... Li, M. (2018) Structure of the maize photosystem I supercomplex with light-harvesting complexes I and II. *Science* 360:1109–1113.
- Pi, X., Tian, L., Dai, H.-E., Qin, X., Cheng, L., Kuang, T., ... Shen, J.-R. (2018) Unique organization of photosystem I–light-harvesting supercomplex revealed by cryo-EM from a red alga. *Proc Natl Acad Sci* 115:4423–4428.
- Qin, X., Pi, X., Wang, W., Han, G., Zhu, L., Liu, M., ... Sui, S.-F. (2019) Structure of a green algal photosystem I in complex with a large number of light-harvesting complex I subunits. *Nat Plants* 5:263–272.
- Qin, X., Suga, M., Kuang, T. & Shen, J.-R. (2015) Structural basis for energy transfer pathways in the plant PSI-LHCI supercomplex. *Science* 348:989–995.
- Rathbone, H. W., Michie, K. A., Landsberg, M. J., Green, B. R. & Curmi, P. M. G. (2021) Scaffolding proteins guide the evolution of algal light harvesting antennas. *Nat Commun* 12:1890.
- Sagan, L. (1967) On the Origin of Mitosing Cells. *J Theor Biol* 14:225–274.
- Sapeta, H., Yokono, M., Takabayashi, A., Ueno, Y., Cordeiro, A. M., Hara, T., ... Tanaka, R. (2023) Reversible down-regulation of photosystems I and II leads to fast photosynthesis recovery after long-term drought in *Jatropha curcas*. *J Exp Bot* 74:336–351.

- Schirmer, T., Huber, R., Schneider, M., Bode, W., Miller, M. & Hackert, M. L. (1986) Crystal structure analysis and refinement at 2.5 Å of hexameric C-phycoyanin from the cyanobacterium *Agmenellum quadruplicatum*. *J Mol Biol* 188:651–676.
- Shen, L., Huang, Z., Chang, S., Wang, W., Wang, J., Kuang, T., ... Zhang, X. (2019) Structure of a C2 S2 M2 N2 -type PSII–LHCII supercomplex from the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc Natl Acad Sci* 116:21246–21255.
- Stiller, J. W., Schreiber, J., Yue, J., Guo, H., Ding, Q. & Huang, J. (2014) The evolution of photosynthesis in chromist algae through serial endosymbioses. *Nat Commun* 5:5764.
- Su, X., Ma, J., Pan, X., Zhao, X., Chang, W., Liu, Z., ... Li, M. (2019) Antenna arrangement and energy transfer pathways of a green algal photosystem-I–LHCI supercomplex. *Nat Plants* 5:273–281.
- Su, X., Ma, J., Wei, X., Cao, P., Zhu, D., Chang, W., ... Li, M. (2017) Structure and assembly mechanism of plant C2 S2 M2 -type PSII-LHCII supercomplex. *Science* 357:815–820.
- Suga, M., Qin, X., Kuang, T. & Shen, J.-R. (2016) Structure and energy transfer pathways of the plant photosystem I-LHCI supercomplex. *Curr Opin Struct Biol* 39:46–53.
- Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J.-R. & Kamiya, N. (2011) Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. *Nature* 473:55–60.
- Uthanumallian, K., Iha, C., Repetti, S. I., Chan, C. X., Bhattacharya, D., Duchene, S. & Verbruggen, H. (2022) Tightly Constrained Genome Reduction and Relaxation of Purifying Selection during Secondary Plastid Endosymbiosis. *Mol Biol Evol* 39:msab295.
- Wang, J., Yu, L., Wang, W., Yan, Q., Kuang, T., Qin, X. & Shen, J. (2021) Structure of plant photosystem I–light harvesting complex I supercomplex at 2.4 Å resolution. *J Integr Plant Biol* 63:1367–1381.
- Wang, L., Qu, Y., Fu, X., Zhao, M., Wang, S. & Sun, L. (2014) Isolation, Purification and Properties of an R-Phycocyanin from the Phycobilisomes of a Marine Red Macroalga *Polysiphonia urceolata*. *PLoS ONE* 9:e87833.
- Watanabe, M., Sato, M., Kondo, K., Narikawa, R. & Ikeuchi, M. (2012) Phycobilisome model with novel skeleton-like structures in a glaucocystophyte *Cyanophora paradoxa*. *Biochim Biophys Acta BBA - Bioenerg* 1817:1428–1435.
- Wei, X., Su, X., Cao, P., Liu, X., Chang, W., Li, M., ... Liu, Z. (2016) Structure of spinach photosystem II–LHCII supercomplex at 3.2 Å resolution. *Nature* 534:69–74.

- Wientjes, E., Van Amerongen, H. & Croce, R. (2013) Quantum Yield of Charge Separation in Photosystem II: Functional Effect of Changes in the Antenna Size upon Light Acclimation. *J Phys Chem B* 117:11200–11208.
- Wilson, A., Ajlani, G., Verbavatz, J.-M., Vass, I., Kerfeld, C. A. & Kirilovsky, D. (2006) A Soluble Carotenoid Protein Involved in Phycobilisome-Related Energy Dissipation in Cyanobacteria. *Plant Cell* 18:992–1007.
- Wilson, A., Punginelli, C., Gall, A., Bonetti, C., Alexandre, M., Routaboul, J.-M., ... Kirilovsky, D. (2008) A photoactive carotenoid protein acting as light intensity sensor. *Proc Natl Acad Sci* 105:12075–12080.
- Yan, Q., Zhao, L., Wang, W., Pi, X., Han, G., Wang, J., ... Shen, J.-R. (2021) Antenna arrangement and energy-transfer pathways of PSI–LHCI from the moss *Physcomitrella patens*. *Cell Discov* 7:10.
- Yoon, H. S., Hackett, J. D., Ciniglia, C., Pinto, G. & Bhattacharya, D. (2004) A Molecular Timeline for the Origin of Photosynthetic Eukaryotes. *Mol Biol Evol* 21:809–818.
- You, X., Zhang, X., Cheng, J., Xiao, Y., Ma, J., Sun, S., ... Sui, S.-F. (2023) In situ structure of the red algal phycobilisome–PSII–PSI–LHC megacomplex. *Nature* 616:199–206.
- Zhang, J., Ma, J., Liu, D., Qin, S., Sun, S., Zhao, J. & Sui, S.-F. (2017) Structure of phycobilisome from the red alga *Griffithsia pacifica*. *Nature* 551:57–63.
- Zheng, L., Zheng, Z., Li, X., Wang, G., Zhang, K., Wei, P., ... Gao, N. (2021) Structural insight into the mechanism of energy transfer in cyanobacterial phycobilisomes. *Nat Commun* 12:5497.