



|                  |                                                                                                   |
|------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Title            | 植物における光化学系I の光阻害とその防御機構                                                                           |
| Author(s)        | 桶川, 友季                                                                                            |
| Citation         | 低温科学, 83, 181-188                                                                                 |
| Issue Date       | 2025-03-29                                                                                        |
| DOI              | <a href="https://doi.org/10.14943/lowtemsci.83.181">https://doi.org/10.14943/lowtemsci.83.181</a> |
| Doc URL          | <a href="https://hdl.handle.net/2115/94807">https://hdl.handle.net/2115/94807</a>                 |
| Type             | departmental bulletin paper                                                                       |
| File Information | 17_p181-188_LT83.pdf                                                                              |



# 植物における光化学系Iの光阻害とその防御機構

桶川 友季<sup>1)</sup>

2024年12月1日受付, 2024年12月12日受理

植物は常に変動する環境にさらされる。例えば、植物が光合成能力を超える光にさらされた場合、吸収された光エネルギーは過剰となり、活性酸素種の生成を引き起こす。活性酸素種は光合成装置に損傷を与え、結果として植物の光合成能力の低下となる（光阻害）。植物はこのような光阻害を回避するために様々な戦略を持つ。光阻害の主要な場所は光化学系IIであることから、植物の光防御機構に関する研究もPSIIが中心であった。しかし近年になって、変動する光環境ではPSIIよりもPSIが顕著な光阻害を受けることが明らかにされ、PSIの光防御機構にも注目が集まっている。ここでは、PSIの光阻害とその防御機構について紹介する。

## Photoinhibition of photosystem I and its photoprotective mechanisms in plants

Yuki Okegawa<sup>1</sup>

Plants are exposed to constantly changing environments. When light exceeds the photosynthetic capacity of plants, the excess light energy absorbed causes the production of reactive oxygen species (ROS). ROS damages the photosynthetic apparatus, resulting in a decreased photosynthetic activity in plants (photoinhibition). Therefore, plants have various strategies to avoid photoinhibition in response to fluctuations in light intensity. Until recently, photosystem II was thought to be the primary site of photoinhibition, and studies on plant photoprotection mechanisms have focused on PSII. However, since it has been shown that PSI is more significantly photoinhibited than PSII under fluctuating light conditions, the photoprotection mechanism of PSI has also attracted attention. Here, we discuss the photoinhibition of PSI and its photoprotective mechanisms as revealed by recent studies.

キーワード：光化学系I, 光阻害, 光損傷, サイクリック電子伝達, チオレドキシン

Photosystem I, photoinhibition, photodamage, cyclic electron transport, thioredoxin

### 1. はじめに

光合成は、太陽の光エネルギーを化学エネルギーに変換する反応であり、チラコイド膜での一連の電子伝達反応とストロマでの炭素固定反応からなる。チラコイド反応では、

光化学系II (PSII) で水の分解反応で生じた電子が、シトクロム $b_6f$ 複合体と光化学系I (PSI) を通ってNADP<sup>+</sup>に伝達され、最終的に還元力であるNADPHが生成される。電子伝達反応はストロマからチラコイド内腔へのプロトン輸送と共役し、チラコイド膜の内外で形成されたプロトンの濃度

連絡先

桶川 友季

岡山大学・資源植物科学研究所

〒710-0046 岡山県倉敷市中央 2 丁目 20-1

Tel: 086-434-2341

Email: okegawa@okayama-u.ac.jp

1) 岡山大学・資源植物科学研究所

Institute of Plant Science and Resources, Okayama University,  
Kurashiki, Japan

勾配を利用してATPが合成される。炭素固定反応では、これらのNADPHとATPを使って二酸化炭素が有機物に変換される。このように、光合成には光が必要だが、植物の光合成能力を超える過剰な光は活性酸素種を発生させ、光合成装置に損傷を与えることによって植物の光合成能を低下させる(これを光阻害という)。動くことのできない植物は自然の生育環境では光強度の急激な変化にさらされる。そのため植物はこうした光の変動に対応した、光阻害を回避あるいは最小化する様々な仕組みを備えている。

## 2. PSIの光阻害研究の歴史

光化学系の光阻害は1950年代に単離した葉緑体やチラコイド膜での光照射実験において報告された(Kok 1956)。PSIについてもチラコイド膜を使った実験で光阻害が起こることが明らかにされている(Jones and Kok 1966)。しかし、生葉でのPSI特異的な光阻害は、1994年にTerashimaらによって低温感受性植物であるキュウリ(*Cucumis sativus* L.)で発見されるまで報告が無く(Sonoike and Terashima 1994; Terashima et al. 1994)。PSIIに比べてPSIの光阻害に関する研究はあまり進んでいなかった。キュウリの葉を、10℃より低い温度に数時間さらすとPSIIよりもPSIに顕著な光阻害が見られた。また、PSI特異的な光阻害は酸素存在下(大気条件)でのみ見られたことから、PSIで発生した活性酸素種によって引き起こされることが示唆された(Terashima et al. 1994)。その後の研究で、PSIで発生したヒドロキシルラジカル( $\cdot\text{OH}$ )が、PSI複合体のサブユニットであるPsaBの分解を引き起こすことが明らかにされた(Sonoike et al. 1997)。一方で、低温でPSIが特異的に光阻害を受ける植物は限られており、多くの植物種では低温条件でPSIを光阻害から守る仕組みを持つと考えられている(Sonoike 2011)。特定の植物種で、また低温などの特定の条件でしかPSI光阻害が観察されなかったこともPSIの光阻害研究にあまり注目が集まらなかった理由なのかもしれない。低温条件でPSIを光阻害から守るメカニズムについてはまだあまりわかっていないが、最近、キュウリを使ってそのメカニズムを明らかにする試みがいくつか報告されている(Lv et al. 2022; Takeuchi et al. 2022; Wang et al. 2022)。キュウリの中でも品種によって低温に対する感受性は大きく異なる。Takeuchiらは、低温感受性・耐性を評価する方法としてPSIの光合成パラメーターを測定し、PSIの反応中心であるP700の酸化型の比率を示すY (ND)が低温耐性と相関があることを報告した(Takeuchi et al. 2022)。どのようなメカニズムで低温耐性を示す品種が高

いY (ND)を誘導するのか、今後のさらなる研究が期待される。また、近年では短時間の間に弱光と強光を繰り返し照射する変動光の利用や連続的なパルス光の照射により、シロイヌナズナ(*Arabidopsis thaliana*)を含む様々の植物でPSI光阻害を特異的に誘導する条件が見つけられており、PSI光阻害に関する研究が進んできている(Kono et al. 2017; Lempiäinen et al. 2022; Sejima et al. 2014)。

## 3. PSIIの光阻害

最近まで、光合成の光阻害は主にPSIIで生じると考えられてきた。これはPSIIが他の光合成装置に比べて光感受性が高く、強光下で容易に失活してしまうことが原因だと考えられている。PSIIのD1サブユニット(PsbA)は、弱光条件下でも常に分解と合成が繰り返される非常に代謝回転の速いタンパク質であるが、植物が過剰な光にさらされると、D1サブユニットの分解と合成のバランスが崩れ、結果としてPSIIの光阻害が起こる。損傷したD1サブユニットは分解され、新たに合成されたサブユニットと置き換わることで、機能的なPSII複合体の再集合が可能になる。この修復機構は「光化学系II修復サイクル」と呼ばれている。この修復機構では、FtsHと呼ばれる金属プロテアーゼがATPを分解して得られたエネルギーを使って損傷を受けたD1の分解することがわかっている(Kato and Sakamoto 2009)。また最近では、クラミドモナスの変異体を使った解析から、損傷したD1タンパク質がFtsHによって選択的に分解するメカニズムも明らかになってきた(Kato et al. 2023)。このようにPSIIの光阻害およびその修復機構に関する研究は精力的に行われてきており、その知見も蓄積している。PSIIの光阻害とその修復機構については摂南大学の加藤先生と岡山大学の坂本先生が別の記事で詳しく書かれているのでそちらを参照されたい。

## 4. PSIの光保護

その一方で、PSIの光阻害はPSIIと比べてあまり注目されてこなかった。これは植物がPSIを様々な環境ストレスから守る仕組みを備えており、そのためPSIの光阻害が見られる条件が限定的であるためと考えられる。例えば、PSIIの光阻害もまたPSIの光防御機構の一つとして働く。PSIIの光損傷によりPSII活性が低下することで過剰な電子がPSIに流れることを防ぎ、PSIを光阻害から守る。PSIIの光阻害が効率的なPSII修復サイクルによって速やかに回復する一方で、光損傷を受けたPSIの回復は非常にゆっくり

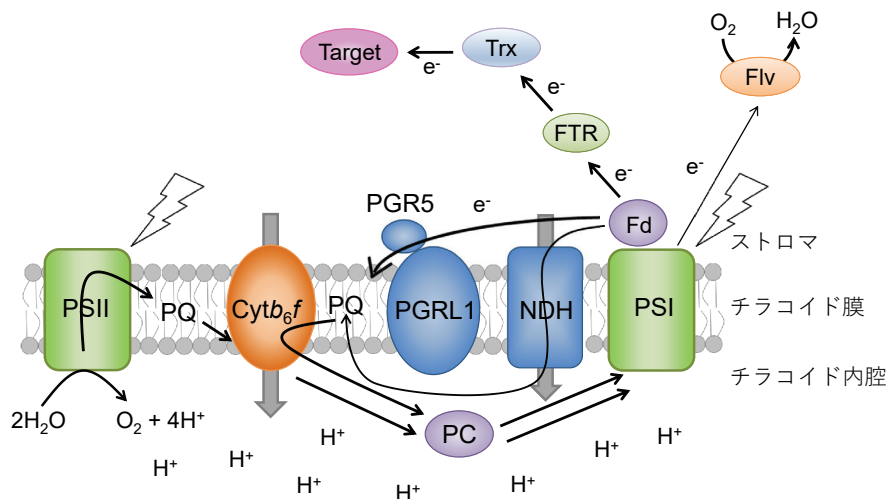


図1：PSI光防御に関わる電子伝達経路

PSIサイクリック電子伝達はFdからPQプールへと電子を戻すことによって、チラコイド内腔の酸性化に寄与する。また、PSI電子受容体側の酸化にも寄与する。TrxはFdを電子供与体として標的タンパク質の制御をおこなう。Trx xおよびTrx yがPSIの光保護に重要であることは分かっているがそのメカニズムは分かっていない。FlvはPSIを電子供与体として酸素を水に変換することによって、チラコイド内腔の酸性化に寄与するだけでなくPSIの酸化にも寄与する。Flvは被子植物では失われている。

であり、植物の成長に大きな影響を与える（Lempiäinen et al. 2022; Li et al. 2004; Zhang et al. 2011）。PSIの光防御機構のいくつかは光合成電子伝達と連動しており、チラコイド膜を介して形成されるプロトンの濃度勾配（チラコイド内腔の酸性化）によって制御されている。“photosynthetic control”と呼ばれるシトクロム $b_6f$ 複合体のダウンレギュレーションは、光合成の制御における基本的なメカニズムである（Tikhonov 2015）。シトクロム $b_6f$ 複合体がチラコイド内腔の酸性化を感知して自身の活性を低下させることによってPSIへの過剰な電子の流入を防ぐ（Stiehl and Witt 1969）。また、チラコイド内腔の酸性化は、PSIIアンテナによって吸収された過剰な光エネルギーの熱散逸の誘導にも寄与する（Li et al. 2002; Muller et al. 2001）。この過程は、クロロフィル蛍光の非光化学的消光（NPQ）としてモニターすることができる（Niyogi et al. 1998）。植物ではNPQは主にPSIIへの酸化ストレスを回避するための光保護機構であり、PSIの光保護への貢献は少ないと考えられている（Roach and Krieger-Liszkay 2012）。その一方で、緑藻クラミドモナスではLHCSR3によって誘導されるNPQが変動する光環境下でPSI光保護に寄与することが最近報告されており（Roach 2020）、植物でもNPQの変動光条件下におけるPSI光保護に対する貢献を再検討する必要があるかもしれない（Nosalewicz et al. 2022）。植物はまた、PSI反応中心のクロロフィルP700の酸化還元状態を調節すること

によって、PSIを保護するメカニズムも持つ。酸化型P700<sup>+</sup>は強光や乾燥などのストレス条件で蓄積し、PSIの還元型電子受容体を電荷再結合を介して酸化できるため、過剰な還元力の散逸に寄与する（Miyake 2020）。

## 5. PSIサイクリック電子伝達

上記の光防御機構の誘導にはPSIサイクリック電子伝達によるプロトンの濃度勾配の形成が重要であることがシロイヌナズナの変異株を使った解析から明らかにされた（Munekage et al. 2002; Suorsa et al. 2012; Yamamoto and Shikanai 2019; Chaux et al. 2015）。PSIサイクリック電子伝達は、約70年前にArnonらによってATPを合成する経路（サイクリック光リン酸化）として発見された（Arnon et al. 1954）。被子植物は部分的に重複して働く2つのサイクリック電子伝達経路を持つ（図1）。一つめはPROTON GRADIENT REGULATION 5（PGR5）タンパク質に依存した経路で、アンチマイシンAに感受性を示す（Munekage et al. 2002）。もう一つはNADH脱水素酵素様（NDH）複合体に依存した経路でアンチマイシンAに非感受性である（Hashimoto et al. 2003）。サイクリック電子伝達ではフェレドキシン（Fd）からプラストキノン（PQ）を介してシトクロム $b_6f$ 複合体、プラストシアニン（PC）、PSIへと電子が循環するため、NADPHの生成に関与することなく光防御機構

野生株  
*trx x trx y1y2*  
*crr2*  
*pgr5*



図2：変動光が植物の生育に与える影響

野生株, *Trx x*および*Trx y*の欠損変異 (*trx x y1y2*), NDHまたはPGR5依存のPSIサイクリック電子伝達の欠損変異株 (*crr2*および*pgr5*)を30  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の弱光を5分, 500  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の強光を1分繰り返し交互に照射する変動光条件で19日間生育させた. 文献 (Okegawa et al., 2023 *Plant Physiol*) より抜粋し, 一部改変.

の誘導に必要なプロトンの濃度勾配を形成 (チラコイド内腔の酸性化) することが出来る. シロイヌナズナなどのC3植物ではPGR5依存のサイクリック電子伝達が主経路である. この経路で働くPGR5は既知のドメインやモチーフを持たない低分子量のタンパク質で, 足場タンパク質であるPGR5-LIKE1 (PGRL1) を介してチラコイド膜に安定して局在する (図1). この経路を欠損するシロイヌナズナ*pgr5*変異株はphotosynthetic controlとNPQを誘導することが出来ず, 強光や変動光条件でPSIの電子受容体側が過還元状態となり, 結果としてPSI光阻害を示す (Munekage et al. 2002; Suorsa et al. 2012; Yamamoto and Shikanai 2019). さらに最近, PGR5依存の経路はP700を酸化しPSIを保護するために, PSIの受容体側にある電子のプールをPQプールに移動させるために必要であることが提唱された (Zhou et al. 2022). このように, PGR5依存の経路はPSIの電子供与体と電子受容体側の両方の制御に必要であると考えられている.

*pgr5*変異株はシロイヌナズナの一般的な生育条件では野生株と同様の成長を示すのに対し, 変動光条件や自然の光環境では生きることができない (Suorsa et al. 2012). この顕著な表現型を利用して*pgr5*のサブレッサー変異株が数多く単離されている (Penzler et al. 2024). 単離されたサブレッサー変異株には特徴があり, そのほとんどがPSII, シトクロム*b<sub>6</sub>f*複合体またはPCの欠損によりPSIへの電子の流入が減少しているか, NDH依存のPSIサイクリック電子伝達活性が上昇しているかであった. 結果として, サブレッサー変異株ではPSI電子供与体側の制御が回復し, PSI

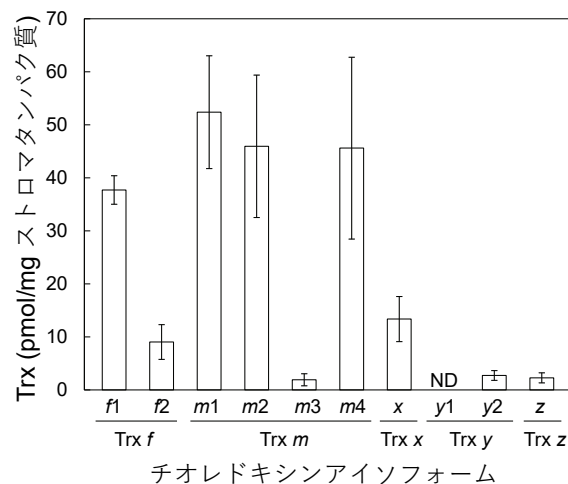


図3：葉緑体ストロマにおけるTrxアイソフォームの蓄積量

Trxアイソフォーム特異的な抗体を使って葉緑体ストロマでのそれぞれのTrxの蓄積量を定量した.  $n = 5$ . NDは検出不可を示している. 文献 (Okegawa and Motohashi 2015 *Plant J*) より抜粋し, 一部改変.

電子受容体側の過還元状態も部分的に回復していた. これらの結果からもPGR5依存の経路によるphotosynthetic controlの誘導と, PSI電子受容体側の制御がPSIの光防御に重要であることは明らかである.

一方で, サイクリック電子伝達のマイナーな経路であるNDH経路のPSI光保護に対する貢献はまだあまりわかっていない. しかし最近の研究から, NDH依存経路が変動する光条件で重要であることが明らかとなり, その防御メカニズムにも注目が集まっている (Kono and Terashima 2016; Yamori et al. 2016; Zhou et al. 2022). NDH経路のPSI光防御における役割も将来明らかになると期待される.

## 6. チオレドキシン(Trx)システム

PSIサイクリック電子伝達経路に加えて, 最近私たちは酸化還元タンパク質であるチオレドキシン (Trx) がPSIの光防御に寄与することを発見した (Okegawa et al. 2023). Trxはあらゆる生物に普遍的に存在し, 活性中心に保存された一对のシステイン残基を持つ低分子量の酸化還元タンパク質である. 葉緑体に局在するTrxは光合成電子伝達に依存してFd, Fd-Trx還元酵素 (FTR) を介して還元され, 標的タンパク質のジスルフィド結合 (S-S結合) を還元することによって, そのタンパク質の活性を調節する (Schurmann and Buchanan 2008). シロイヌナズナの葉緑体ストロマには5グループ10種類のTrxアイソフォームが存在する (Trx f1, f2, m1, m2, m3, m4, x, y1, y2, z)

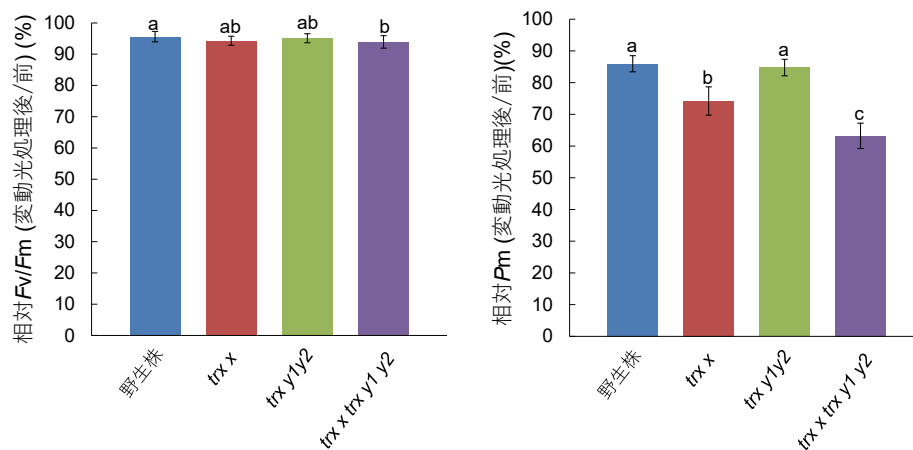


図4：変動光が光化学系の活性に与える影響(PSIIとPSIの光阻害)

PSIIの最大量子収率 ( $F_v/F_m$ ) とPSIの活性 ( $P_m$ ) を変動光処理前後で比較した。  $n = 12-18$ 。異なる文字は統計的有意差があることを示している (Tukey-Kramer test,  $P < 0.05$ )。文献 (Okegawa et al., 2023 *Plant Physiol*) より抜粋し、一部改変。

(Okegawa and Motohashi 2015)。葉緑体での蓄積量が多い  $Trx f$  および  $Trx m$  はATP合成酵素やカルビン・ベンソン回路の酵素など、光合成反応で働く多くの酵素を光依存的に活性化することによって効率的に光合成を誘導する (図3: Geigenberger et al. 2017)。一方で、蓄積量が少ない  $Trx x$  および  $Trx y$  については生化学的解析から抗酸化機能を持つと考えられていたが、*in vivo*での生理的な役割はあまりわかっていなかった (Collin et al. 2003; Collin et al. 2004)。実際、これらの欠損変異株を強光などのストレス条件にさらしても顕著な表現型は見られなかった。しかし、これらの変異株を変動光条件で生育させると生育阻害を示すことがわかった (図2)。 $Trx x$  の欠損変異株 (*trx x*) を  $30 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  の弱光を5分と  $500 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  の強光を1分繰り返して交互に照射する変動光条件で育てた場合、生重量は野生株の73%まで減少していた。一方で、 $Trx y$  の欠損変異株 (*trx y1y2*) と野生株の生重量に違いは見られなかったが、 $Trx x$  と  $Trx y$  の両方を欠損した *trx x trx y1y2* 三重変異株は、*trx x* 変異株よりも生重量がさらに減少していた (野生株の36%)。変動する光環境下でこれらの変異株の光合成パラメーターを調べるとPSIの電子受容体側が過還元となり、変動光処理後、PSIの活性が野生株に比べて顕著に減少することがわかった (図4)。また、活性低下はPSI特異的に見られた。これまでのところ、 $Trx$  によるPSI光保護の制御機構については分かっていないが、今後解明していきたいと考えている。

## 7. PSI型Flavodiironタンパク質(Flv)との関係

シアノバクテリア、緑藻類、コケ類では、PSI型Flavodiironタンパク質 (Flv) が主に変動する光条件下でPSIを光阻害から守ることが知られている (Alboresi et al. 2019)。Flvは2つの非ヘム鉄をもつ2鉄センターとフラビンモノヌクレオチド (FMN) を結合するタンパク質で、PSIの電子受容体側で電子を受け取り、酸素を水に還元すると考えられている (図1)。ヒメツリガネゴケ (*Physcomitrium patens*) の *flv* ノックアウト変異株は変動光条件下で成長阻害とPSIの光阻害を示す (Gerotto et al. 2016)。一方、被子植物では、進化の過程でFlvが失われている (Alboresi et al. 2019)。ヒメツリガネゴケから単離された *Flv* 遺伝子をシロイヌナズナの *pgr5* 変異株に導入すると、PSIの光保護機能が部分的に回復した (Yamamoto et al. 2016)。これらの結果は、被子植物がPSIから効率的に電子を受け取る他のメカニズムを進化させてきたことを示唆している (Alboresi et al. 2019)。Flvは光照射後の最初の数秒間、PSIの下流で主要な電子受容体として機能することがわかっている (Gerotto et al. 2016)。 $Trx x$  と  $Trx y$  はFTRからより効率的に電子を受け取り (Yoshida and Hisabori 2017)、他の  $Trx$  よりも高いインスリン還元活性を示す (Okegawa and Motohashi 2020)。その生化学的特異性を考えると、 $Trx x$  と  $Trx y$  は、弱光から強光への急激な光強度の変化の際、主要な電子受容体として働くのかもしれない。さらなる解析により、Flvの欠損を補うために被子植物が進化の過程で獲得した

光防御のメカニズムが明らかになるかもしれない。

## 8. おわりに

PSI光阻害の研究は、PSI光阻害が生葉ではなかなか確認できなかったこと、PSI特異的な光阻害を示す植物種に限られていたことからPSIIの光阻害研究に遅れをとっている。しかし、最初の方でも少し触れたが、特定の光照射条件を使うことによって、例えばモデル植物であるシロイヌナズナの野生株でもPSI光阻害の研究が可能となった。また、*pgr5*変異株の出現によってPSI光阻害の研究はその重要性が認められ、近年飛躍的に進んだと言える。さらに最近、TiwariらによってPSI光損傷が野生株においても一定の強光条件で起こるという興味深い報告もされた (Tiwari et al. 2024)。これまで、PSIの光阻害はストレス処理後に光酸化可能なPSI反応中心P700の全量 ( $P_m$ ) (Klughammer and Schreiber 1994) で評価する方法が一般的だった。彼らは $P_m$ の測定に加え、PSIの電子受容体である鉄硫黄クラスター、 $F_X$ と $F_{A/B}$ の損傷も調べた。P700からFdへの電子伝達は、フィロキノン、 $F_X$ 、 $F_{A/B}$ を介して起こる。野生株に強光処理した場合、 $P_m$ の低下や $F_X$ の損傷は観察されなかったが、 $F_{A/B}$ の損傷が起こっていることが明らかになった。 $F_{A/B}$ の損傷はリニア電子伝達や二酸化炭素の固定速度にも影響を与えないためこれまで明らかになっていなかったと考えられる。一方、同じ強光処理条件でも*pgr5*変異株では $P_m$ の低下、 $F_X$ と $F_{A/B}$ の損傷の全てが観察された。これらの研究から、PSIの光阻害には段階があることがわかった。 $F_{A/B}$ の損傷はチラコイド膜を単離して電子常磁性共鳴 (EPR) 分光により測定する必要がある (Tiwari et al. 2024) ため、 $P_m$ 測定に比べるとかなり測定のハードルが高いが、 $F_{A/B}$ の損傷の条件が分かれば、今後、 $F_{A/B}$ だけが損傷した植物を解析することでPSIの光防御機構とPSIではまだわかっていない修復機構が明らかになると期待される。

## 謝辞

本記事の執筆の機会を与えてくださった北海道大学の田中亮一先生および高林厚史先生に御礼申し上げます。また、本稿をまとめるにあたってご助言をいただいた岡山大学の坂本亘先生、京都大学の鹿内利治先生に深く感謝申し上げます。本稿で紹介した研究の一部 (第6章) は、科研費 (21K06219, 23H04961) の助成を受けて実施されたものです。

## 参考文献

- Alboresi, A., Storti, M. and Morosinotto, T. (2019) Balancing protection and efficiency in the regulation of photosynthetic electron transport across plant evolution. *New Phytol* 221: 105-109.
- Arnon, D.I., Allen, M.B. and Whatley, F.R. (1954) Photosynthesis by isolated chloroplasts. *Nature* 174: 394-396.
- Chaux, F., Peltier, G. and Johnson, X. (2015) A security network in PSI photoprotection: regulation of photosynthetic control, NPQ and O<sub>2</sub> photoreduction by cyclic electron flow. *Frontiers in Plant Science* 6.
- Collin, V., Issakidis-Bourguet, E., Marchand, C., Hirasawa, M., Lancelin, J.M., Knaff, D.B., et al. (2003) The Arabidopsis plastidial thioredoxins: new functions and new insights into specificity. *J Biol Chem* 278: 23747-23752.
- Collin, V., Lamkemeyer, P., Miginiac-Maslow, M., Hirasawa, M., Knaff, D.B., Dietz, K.J., et al. (2004) Characterization of plastidial thioredoxins from Arabidopsis belonging to the new y-type. *Plant Physiol* 136: 4088-4095.
- Geigenberger, P., Thormahlen, I., Daloso, D.M. and Fernie, A.R. (2017) The Unprecedented Versatility of the Plant Thioredoxin System. *Trends Plant Sci* 22: 249-262.
- Gerotto, C., Alboresi, A., Meneghesso, A., Jokel, M., Suorsa, M., Aro, E.M., et al. (2016) Flavodiiron proteins act as safety valve for electrons in *Physcomitrella patens*. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113: 12322-12327.
- Hashimoto, M., Endo, T., Peltier, G., Tasaka, M. and Shikanai, T. (2003) A nucleus-encoded factor, CRR2, is essential for the expression of chloroplast *ndhB* in Arabidopsis. *Plant J* 36: 541-549.
- Jones, L.W. and Kok, B. (1966) Photoinhibition of Chloroplast Reactions. II. Multiple Effects. *Plant Physiol* 41: 1044-1049.
- Kato, Y., Kuroda, H., Ozawa, S.-I., Saito, K., Dogra, V., Scholz, M., et al. (2023) Characterization of tryptophan oxidation affecting D1 degradation by FtsH in the photosystem II quality control of chloroplasts. *eLife* 12: RP88822.
- Kato, Y. and Sakamoto, W. (2009) Protein Quality Control in Chloroplasts: A Current Model of D1 Protein Degradation in the Photosystem II Repair Cycle. *The Journal of Biochemistry* 146: 463-469.
- Klughammer, C. and Schreiber, U. (1994) An Improved Method, Using Saturating Light-Pulses, for the Determination of Photosystem-I Quantum Yield Via P700+-Absorbency

- Changes at 830 Nm. *Planta* 192: 261-268.
- Kok, B. (1956) On the inhibition of photosynthesis by intense light. *Biochimica et Biophysica Acta* 21: 234-244.
- Kono, M. and Terashima, I. (2016) Elucidation of Photoprotective Mechanisms of PSI Against Fluctuating Light photoinhibition. *Plant and Cell Physiology* 57: 1405-1414.
- Kono, M., Yamori, W., Suzuki, Y. and Terashima, I. (2017) Photoprotection of PSI by Far-Red Light Against the Fluctuating Light-Induced Photoinhibition in *Arabidopsis thaliana* and Field-Grown Plants. *Plant and Cell Physiology* 58: 35-45.
- Lempiäinen, T., Rintamäki, E., Aro, E.-M. and Tikkanen, M. (2022) Plants acclimate to Photosystem I photoinhibition by readjusting the photosynthetic machinery. *Plant, Cell & Environment* 45: 2954-2971.
- Li, X.-G., Duan, W., Meng, Q.-W., Zou, Q. and Zhao, S.-J. (2004) The Function of Chloroplastic NAD(P)H Dehydrogenase in Tobacco during Chilling Stress under Low Irradiance. *Plant and Cell Physiology* 45: 103-108.
- Li, X.P., Muller-Moule, P., Gilmore, A.M. and Niyogi, K.K. (2002) PsbS-dependent enhancement of feedback de-excitation protects photosystem II from photoinhibition. *Proc Natl Acad Sci USA* 99: 15222-15227.
- Lv, C., Li, F., Ai, X. and Bi, H. (2022) H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> participates in ABA regulation of grafting-induced chilling tolerance in cucumber. *Plant Cell Reports* 41: 1115-1130.
- Miyake, C. (2020) Molecular Mechanism of Oxidation of P700 and Suppression of ROS Production in Photosystem I in Response to Electron-Sink Limitations in C<sub>3</sub> Plants. *Antioxidants* 9: 230.
- Muller, P., Li, X.P. and Niyogi, K.K. (2001) Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiol* 125: 1558-1566.
- Munekage, Y., Hojo, M., Meurer, J., Endo, T., Tasaka, M. and Shikanai, T. (2002) PGR5 is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in *Arabidopsis*. *Cell* 110: 361-371.
- Niyogi, K.K., Grossman, A.R. and Bjorkman, O. (1998) *Arabidopsis* mutants define a central role for the xanthophyll cycle in the regulation of photosynthetic energy conversion. *Plant Cell* 10: 1121-1134.
- Nosalewicz, A., Okoń, K. and Skorupka, M. (2022) Non-Photochemical Quenching under Drought and Fluctuating Light. *International Journal of Molecular Sciences* 23: 5182.
- Okegawa, Y. and Motohashi, K. (2015) Chloroplastic thioredoxin m functions as a major regulator of Calvin cycle enzymes during photosynthesis in vivo. *Plant J* 84: 900-913.
- Okegawa, Y. and Motohashi, K. (2020) M-Type Thioredoxins Regulate the PGR5/PGRL1-Dependent Pathway by Forming a Disulfide-Linked Complex with PGRL1. *Plant Cell* 32: 3866-3883.
- Okegawa, Y., Sato, N., Nakakura, R., Murai, R., Sakamoto, W. and Motohashi, K. (2023) x- and y-type thioredoxins maintain redox homeostasis on photosystem I acceptor side under fluctuating light. *Plant Physiol* 193: 2498-2512.
- Penzler, J.-F., Naranjo, B., Walz, S., Marino, G., Kleine, T. and Leister, D. (2024) A pgr5 suppressor screen uncovers two distinct suppression mechanisms and links cytochrome b6f complex stability to PGR5. *The Plant Cell* 36: 4245-4266.
- Roach, T. (2020) LHCSR3-Type NPQ Prevents Photoinhibition and Slowed Growth under Fluctuating Light in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plants* 9: 1604.
- Roach, T. and Krieger-Liszkay, A. (2012) The role of the PsbS protein in the protection of photosystems I and II against high light in *Arabidopsis thaliana*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 1817: 2158-2165.
- Schurmann, P. and Buchanan, B.B. (2008) The ferredoxin/thioredoxin system of oxygenic photosynthesis. *Antioxid Redox Signal* 10: 1235-1274.
- Sejima, T., Takagi, D., Fukayama, H., Makino, A. and Miyake, C. (2014) Repetitive Short-Pulse Light Mainly Inactivates Photosystem I in Sunflower Leaves. *Plant and Cell Physiology* 55: 1184-1193.
- Sonoike, K. (2011) Photoinhibition of photosystem I. *Physiologia Plantarum* 142: 56-64.
- Sonoike, K., Kamo, M., Hihara, Y., Hiyama, T. and Enami, I. (1997) The mechanism of the degradation of psaB gene product, one of the photosynthetic reaction center subunits of Photosystem I, upon photoinhibition. *Photosynthesis Research* 53: 55-63.
- Sonoike, K. and Terashima, I. (1994) Mechanism of Photosystem-I Photoinhibition in Leaves of *Cucumis-Sativus* L. *Planta* 194: 287-293.
- Stiehl, H.H. and Witt, H.T. (1969) Quantitative treatment of the function of plastoquinone in photosynthesis. *Z Naturforsch B* 24: 1588-1598.
- Suorsa, M., Jarvi, S., Grieco, M., Nurmi, M., Pietrzykowska, M., Rantala, M., et al. (2012) PROTON GRADIENT

- REGULATION5 is essential for proper acclimation of Arabidopsis photosystem I to naturally and artificially fluctuating light conditions. *Plant Cell* 24: 2934-2948.
- Takeuchi, K., Che, Y., Nakano, T., Miyake, C. and Ifuku, K. (2022) The ability of P700 oxidation in photosystem I reflects chilling stress tolerance in cucumber. *J Plant Res* 135: 681-692.
- Terashima, I., Funayama, S. and Sonoike, K. (1994) The Site of Photoinhibition in Leaves of Cucumis-Sativus L at Low-Temperatures Is Photosystem-I, Not Photosystem-Ii. *Planta* 193: 300-306.
- Tikhonov, A.N. (2015) Induction events and short-term regulation of electron transport in chloroplasts: an overview. *Photosynth Res* 125: 65-94.
- Tiwari, A., Mamedov, F., Fitzpatrick, D., Gunell, S., Tikkanen, M. and Aro, E.M. (2024) Differential FeS cluster photodamage plays a critical role in regulating excess electron flow through photosystem I. *Nat Plants* 10: 1592-1603.
- Wang, X., Mi, S. and Miao, H. (2022) Transcriptomic Responses to Chilling Reveal Potential Chilling Tolerance Mechanisms in Cucumber. *International Journal of Molecular Sciences* 23: 12834.
- Yamamoto, H. and Shikanai, T. (2019) PGR5-Dependent Cyclic Electron Flow Protects Photosystem I under Fluctuating Light at Donor and Acceptor Sides. *Plant Physiol* 179: 588-600.
- Yamamoto, H., Takahashi, S., Badger, M.R. and Shikanai, T. (2016) Artificial remodelling of alternative electron flow by flavodiiron proteins in Arabidopsis. *Nat Plants* 2: 16012.
- Yamori, W., Makino, A. and Shikanai, T. (2016) A physiological role of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis under fluctuating light in rice. *Scientific Reports* 6: 20147.
- Yoshida, K. and Hisabori, T. (2017) Distinct electron transfer from ferredoxin-thioredoxin reductase to multiple thioredoxin isoforms in chloroplasts. *Biochem J* 474: 1347-1360.
- Zhang, Z., Jia, Y., Gao, H., Zhang, L., Li, H. and Meng, Q. (2011) Characterization of PSI recovery after chilling-induced photoinhibition in cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves. *Planta* 234: 883-889.
- Zhou, Q., Yamamoto, H. and Shikanai, T. (2022) Distinct contribution of two cyclic electron transport pathways to P700 oxidation. *Plant Physiology* 192: 326-341.