

FOTOSÍNTESIS: UN MARAVILLOSO, SORPRENDENTE Y DESAFIANTE PROCESO

PHOTOSYNTHESIS: A WONDERFUL, AMAZING AND CHALLENGING BIOPROCESS

Yamil Hernández Urquieta¹
María Eugenia Castro²
Norma A. Caballero³
Francisco J. Melendez⁴

ISSN 2448-5829

Año 10, No. 28, 2024, pp. 171-181

RD-ICUAP

<https://orcid.org/0009-0007-9755-6564>
<https://orcid.org/0000-0003-1716-7707>
<https://orcid.org/0000-0002-9410-5852>
<https://orcid.org/0000-0002-5796-0649>

Recibido: 17. julio. 2023
Aprobado: 30 /noviembre/ 2023
Publicado: 07/ enero / 2024

¹Estudiante de Maestría en Ciencias Químicas, Facultad de Ciencias Químicas, BUAP
²Centro de Química del Instituto de Ciencias, ICUAP, BUAP, 72570, Puebla, México
³Facultad de Ciencias Biológicas, BUAP, 72570, México
⁴Laboratorio de Química Teórica, Facultad de Ciencias Químicas, BUAP, 72570, Puebla, México

(222) 2295500 ext. 2830 y 2819
yamil.hernandezu@alumno.buap.mx*
mareug.castro@correo.buap.mx
norma.caballero@correo.buap.mx
francisco.melendez@correo.buap.mx*

Resumen

La fotosíntesis es el fenómeno fisicoquímico más sorprendente de nuestro planeta, ha maravillado a los humanos desde hace miles de años. Es el proceso biológico más importante de la naturaleza, del cual se piensa que se conoce mucho, sin embargo, desconocemos más de lo que sabemos. El proceso se realiza a través de unas asociaciones masivas de pigmentos con proteínas localizadas en organelos de plantas o algas y también en ciertas bacterias. Algunas de estas agrupaciones son conocidas y otras se siguen estudiando. Desde el punto de vista teórico las investigaciones se centran en diferentes vertientes; por un lado, se estudian las estabildades estructurales, espectros y excitación de los pigmentos, y por el otro, las interacciones, acoplamientos y transferencia energética de los pigmentos con los residuos proteicos y los complejos proteicos con otros complejos proteicos. En este manuscrito se explica la localización y estructura de algunos sistemas fotosintéticos de diferentes organismos y los estudios químico-cuánticos que se realizan en la actualidad.

Palabras clave: Fotosíntesis, organismos fotosintéticos, clorofila, luz solar, estudios químico-cuánticos.

Abstract

Photosynthesis is the physical-chemistry phenomenon most amazing on our planet. It has marveled at humans since thousands of years ago. It is the most important biological process in nature, about which a lot is thought to be known; however, we do not know enough. Photosynthesis is made through big pigment-protein associations located in plant and algae organelles and some bacteria. Some of these complexes are known, but others are still under investigation. From a theoretical point of view, the investigations focus on different paths; some study the structural stability, spectra, and excitation of the different pigments. Other ones study the interactions, couplings, and electronic transfer from pigments to protein residues and from some super-complex protein to another super-complex protein. In this manuscript, the localization and structure of some photosynthetic systems of different organisms are explained, as are the quantum-chemistry studies that are being performed now.

Keywords: Photosynthesis, photosynthetic organism, chlorophyll, solar light, quantum-chemistry studies.

Fotosíntesis

La fotosíntesis es el fenómeno físico-químico más sorprendente de nuestro planeta, ha maravillado a los humanos desde hace miles de años y el humano se ha empeñado en resolver sus incógnitas sin un éxito total. Es el proceso biológico más importante de la naturaleza, del cual nos explican desde niños que por medio de la fotosíntesis las plantas respiran y liberan oxígeno, el cual consumimos. La fotosíntesis se realiza a cada fracción de segundo en todo el mundo, donde hay pasto, árboles, hierbas, algas e incluso donde hay ciertas bacterias; a estos organismos se les conoce como organismos fotosintéticos. Todo el mundo sabe que la fotosíntesis se realiza a través de una molécula de alta importancia llamada clorofila, pero surgen ciertas preguntas: ¿Dónde y, cómo está?, ¿quiénes la contienen?, ¿solo es una?, ¿está sola o en una proteína?, y ¿qué estudios se están llevando a cabo actualmente? Para responder estas preguntas se debe conocer la localización y organización celular de los organismos fotosintéticos.

Localización celular de la clorofila

Plantas superiores

Las plantas superiores en su mayoría utilizan su sistema caulinar (aéreo), en específico las hojas, para realizar la fotosíntesis, por eso su color verde. Dentro de la célula vegetal hay diversos compartimentos a los que se les llama organelos, que son los sitios donde se almacenan las maquinarias para realizar todas sus funciones biológicas (ver Figura 1). Los plastos son unos organelos que usan las plantas para realizar diversas funciones como almacenaje, destrucción de moléculas e incluso para captar luz. A los plastos que contienen clorofila se les denomina cloroplastos y son de suma

importancia debido a que es ahí donde se realiza la fotosíntesis.

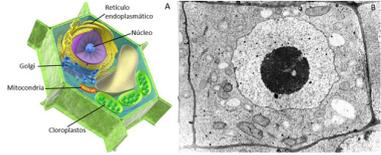


Figura 1. Imágenes de una célula vegetal. A) Imagen representativa de la célula eucariota vegetal (McLaughlin, 2021). B) Micrografía electrónica de una célula vegetal joven, en donde se pueden observar los diferentes organelos (Clayton, 2010).

En las plantas superiores, los cloroplastos tienen una forma oval delimitada por una membrana interna y una externa. Dentro de la membrana interna se encuentran unas estructuras en forma de discos abombados dispuestos unos sobre otros, llamados tilacoides. Al conjunto de tilacoides se les denomina grana y a la unión entre las granas se les denomina tilacoides del estroma o lamela (ver Figura 2). La maquinaria fotosintética se encuentra atravesando las membranas de la grana, tilacoides y lamela; y está constituida por los fotosistemas I y II, el citocromo b6f y la ATP sintetasa (Gruber et al., 2018).

Algas

Los organismos más pequeños, como las algas unicelulares, no presentan un orden estructural tan complejo como las plantas superiores. En muchas algas unicelulares como los géneros *Chlorella* y *Chlamidomonas* sus células contienen organelos parecidos a los de plantas superiores, pero con la gran diferencia que presentan un solo cloroplasto, el cual abarca alrededor del 40% del volumen total y alrededor del 1 al 2% de su biomasa seca está compuesta de clorofilas (ver Figura 2) (Hu et al., 2002).

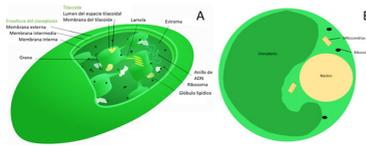


Figura 2. A) Imagen representativa del cloroplasto, su estructura y organización (cdadmin, 2019). B) Representación gráfica de la microalga *Chlorella vulgaris*; su cloroplasto abarca gran parte del espacio celular.

Bacterias

En el caso de las bacterias fotosintéticas, existen dos tipos según el tipo de fotosíntesis que realizan: las cianobacterias, las cuales realizan fotosíntesis oxigénica (como las plantas), es decir, con la liberación de oxígeno, reducción del dióxido de carbono y formación de carbohidratos, como la bacteria azul-verde. El otro tipo son las proteobacterias, las cuales realizan fotosíntesis no oxigénica, es decir, no involucran al oxígeno, como la bacteria púrpura de azufre que utiliza compuestos inorgánicos de azufre para la fotosíntesis (ver Figura 3) (Gros et al., 2018; Mirkovic et al., 2017). Las bacterias fotosintéticas, al igual que las plantas, presentan tilacoides, pero estos tilacoides no se encuentran dentro de los cloroplastos, tampoco en forma de discos, sino que son sacos aplanados que se encuentran en la periferia, formando un laberinto alrededor de la circunferencia celular. Los arreglos de los tilacoides son diversos según la especie de la bacteria (ver Figura 3) (Drews & Golecki, 1995).

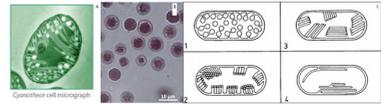


Figura 3. A) Microfotografía de una cianobacteria del género *Cyanothece* (Sherman's, 2022). B) Microfotografía de campo claro de sulfobacterias del género *Chromatiaceae* (Gros et al., 2018). C) Tipos de membranas intracitoplasmáticas (MIC) que contienen maquinaria fotosintética: 1) En forma de vesículas. 2) Formadas de tubulina. 3) Membranas planas parecidas a tilacoides organizados de manera regular. 4) Tilacoides largos arreglados de manera irregular (Drews & Golecki, 1995).

Organización de los sistemas fotosintéticos

Plantas superiores

La fotosíntesis no se podría llevar a cabo sin la sorprendente función del conjunto de proteínas asociadas a una gran cantidad de pigmentos (Croce & van Amerongen, 2020; Lokstein et al., 2021; Pan et al., 2011; Standfuss et al., 2005).

En la membrana externa de los tilacoides de las plantas se localizan unos súper complejos proteicos conocidos como complejos **PSI-LHCI y PSII-LHCII**, los cuales están formados por los **fotossistemas I y II (PSI & PSII)**, constituidos por el **centro de reacción (RC)** y el **sistema de antenas internas (CP43 y CP47)**; además de los **complejos de captación de luz I y II (LHCI & LHCII)** (Croce & van Amerongen, 2020; Lokstein et al., 2021; Mirkovic et al., 2017; Pan et al., 2018).

Una vez capturada la energía solar por los complejos LHCI y LHCII, ésta se transfiere rápidamente al fotosistema, donde las reacciones fotoquímicas culminan en el RC. Aparte de las antenas LHCI y LHCII, también se pueden encontrar otras antenas más pequeñas de la familia CP (Pan et al., 2011). La antena LHCI está formada por dos heterodímeros, los cuales se acomodan en forma específica, intercambiable y consecutiva para alojarse

alrededor del PSI en forma de cinturón anclado a varios sitios (Ben-Shem et al., 2003; Busch & Hippler, 2011; Jansson, 2013). La antena LHCI está constituida por alrededor de 56 clorofilas de tipo a y b (Ben-Shem et al., 2003), por lo tanto, cada monómero se forma de 14 clorofilas, 1 o 2 luteínas, algunas violaxantinas, betacarotenos y un carotenoide (Jansson, 2013). Por otra parte, la antena LHCII es el complejo proteico más abundante en la Tierra (Lokstein et al., 2021; Standfuss et al., 2005). Esta antena se conforma tanto de homotrímeros como de heterotrímeros de componentes polipeptídicos (Jansson, 2013; Lokstein et al., 2021; Pan et al., 2018; Standfuss et al., 2005). Cada unidad de esta antena contiene entre 13 y 15 clorofilas de tipo a y b, y 3 o 4 carotenoides, dependiendo la especie de la planta, unidos a través de enlaces no covalentes (Ver Figura 4) (Lokstein et al., 2021; Mirkovic et al., 2017).

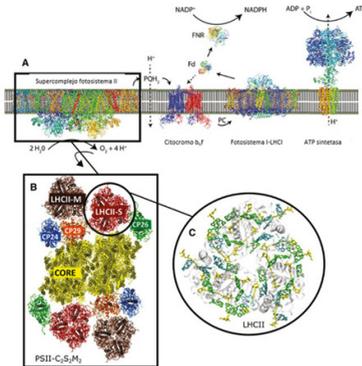


Figura 4. Aparato fotosintético de las plantas superiores. Estructuras obtenidas por cristalografía de rayos X: (A) Membrana del tilacoide. (B) Súper complejo PSII-C2-S2-M2. (C) Vista de cerca de la antena LHCII (Gruber et al., 2018).

Algas y bacterias

Además de los microorganismos anteriores, existen algas unicelulares verdes y algas rojas, las cuales se cree que son intermediarios evolutivos entre plantas y bacterias. En las algas verdes unicelulares, la antena LHCI se encuentra constituida por 9 subunidades, siendo casi 1.5 veces mayor de tamaño en comparación con las plantas superiores (Busch & Hippler, 2011). Esta antena también se encuentra formando una especie de cinturón alrededor del PSI (Ben-Shem et al., 2003). La antena LHCII se organiza en trímeros, se asocian 3 trímeros a un PSII formando un complejo aún más grande (Shenn et al., 2019). En las algas rojas se encuentran estructuras parecidas a las encontradas en las algas verdes o plantas superiores, como son los fotosistemas (PSI y PSII), pero además presentan un ficobilisoma, que es también encontrado en cianobacterias (ver Figura 5) (Croce & van Amerongen, 2020; Gantt et al., 2003). Los ficobilisomas son los súper complejos más grandes encontrados en la naturaleza (16.8 megadaltons), donde se ordena perfectamente un conjunto de complejos proteicos llamados ficobiliproteínas (Gantt et al., 2003; Lokstein et al., 2021).

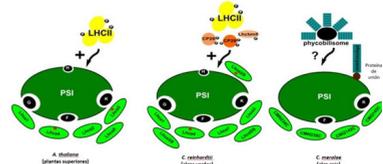


Figura 5. Diferencias entre las antenas de captación de luz y las proteínas que se encuentran rodeando al fotosistema de plantas superiores, algas verdes y rojas (Busch & Hippler, 2011).

Las ficobiliproteínas son complejos proteicos donde se encuentran rodeando los pigmentos llamados **bilinas**, que son estructuras tetrapirrólicas lineales enlazadas

a la proteína (ver Figura 6 A y B) (Gantt et al., 2003; Lokstein et al., 2021; Mirkovic et al., 2017). Las algas rojas aparte de los ficobilisomas también presentan LHCII, mientras que las cianobacterias solo presentan ficobilisomas (Lokstein et al., 2021; Mirkovic et al., 2017). Las bacterias que producen fotosíntesis no oxigénica contienen como antenas a los complejos LH1, que se encuentran asociados al centro de reacción (RC) (ver Figura 6 C y D); y LH2 que se encuentra sin asociación a otro complejo siendo la principal y mayoritaria antena (Hu et al., 1998; Lokstein et al., 2021; Mirkovic et al., 2017; Yu et al., 2018). El RC asociado al LH1 tiene una similitud considerable con el RC del PSII encontrado en cianobacterias y plantas superiores (Gros et al., 2018). Estas bacterias no oxigénicas presentan en todas sus fotoestructuras bacterioclorofilas (**Bchl**) (la más frecuente es la Bchl a) y carotenoides (Hu et al., 2002; Mirkovic et al., 2017). La antena LH1 está formada por 16 heterodímeros posicionándose alrededor del RC, formando un anillo compuesto aproximadamente de 32 Bchl y 16 carotenoides, dependiendo de la especie (Tani et al., 2022; Yu et al., 2018).

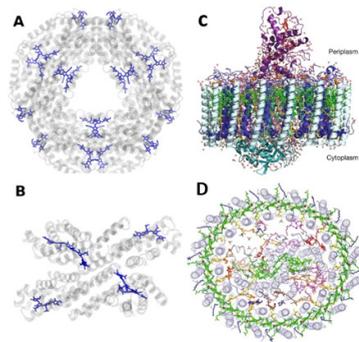


Figura 6. Súper complejos captadores de luz: A) Ficobiliproteína, vista desde arriba. B) Vista paralela a la membrana de la unidad proteica formada de 4 bilinas Lokstein et al., 2021). C) Estructura del complejo LH1-RC, vista horizontal. D) Orden de cofactores y pigmentos, vista desde arriba en forma perpendicular a la membrana (Yu et al., 2018).

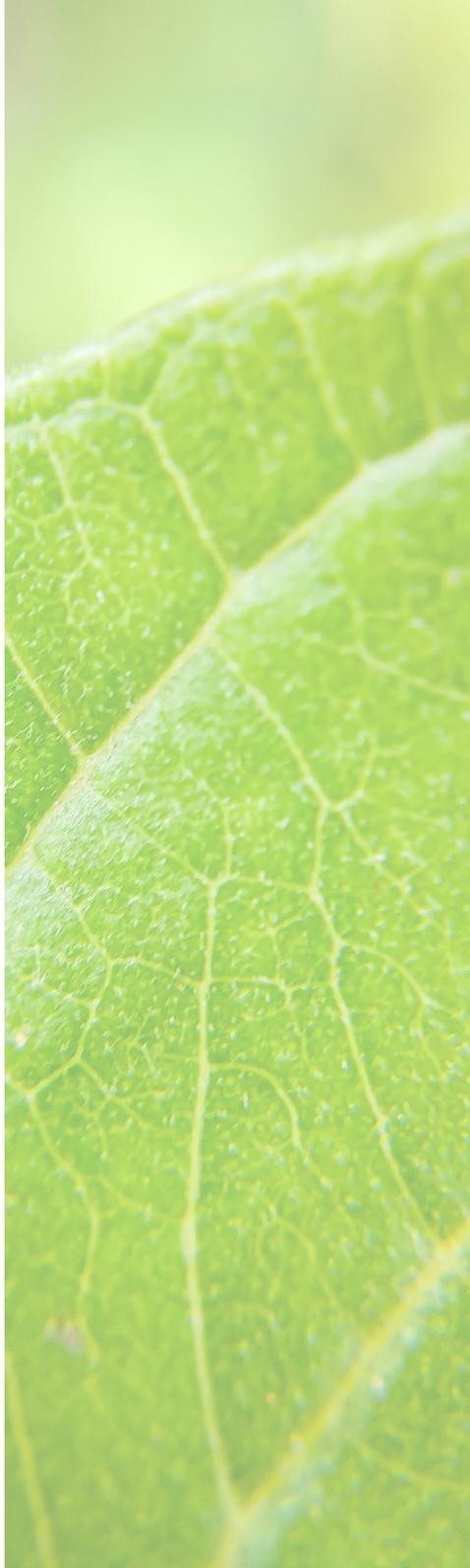
La antena LH2 se compone por 24-26 moléculas de Bchl ordenadas en dos anillos y 8 licopenos (Hu et al., 1998). Los licopenos son pigmentos de tipo carotenoide conformados por 11 dobles enlaces conjugados. Cabe destacar que existen diferencias marcadas entre las diferentes familias de bacterias, por ejemplo, la familia de bacterias verdes, que incluye a las bacterias verdes de azufre (filo Chlorobi), los fotótrofos filamentosos (filo Chloroflexi) y la ácido bacteria *Candidatus chloracidobacterium* (Bryant, 2013; Orf & Blankenship, 2013), presentan clorosoma, que es una aglomeración perfectamente ordenada de entre 10,000 y 25,000 Bchl, quinonas, carotenoides y lípidos, delimitada por una membrana lipídica (Bryant, 2013; Lokstein et al., 2021; Olson, 2013; Orf & Blankenship, 2013). El clorosoma se encuentra sobre una base proteica que tiene la función de conectar al clorosoma y permitir la transferencia

de energía hacia el siguiente complejo conocido como **complejo Fenna-Matthews-Olson (FMO)**, que es un trímero compuesto de 7 BChl por monómero. Este complejo fue el primer complejo con pigmentos que fue cristalizado (Bryant, 2013; Lokstein et al., 2021; Olson, 2004; Orf & Blankenship, 2013). La energía proveniente del complejo FMO se transfiere al RC, el cual se conforma por 16 BChl a, 4 Chl a y carotenoides (Bryant, 2013; Olson, 2004).

Todas estas estructuras, complejos y organizaciones proteína-pigmento, son algunas de las utilizadas por los diferentes organismos fotosintéticos, habiéndose adaptado a los diferentes ambientes donde viven. Estos aglomerados proteicos son únicos en la naturaleza, ya que no se han encontrado otras estructuras que tengan tantos pigmentos diferentes y ordenados alrededor de proteínas que funcionen de manera tan eficiente y precisa como dichos sistemas.

Investigaciones teóricas actuales

El estudio teórico de la fotosíntesis se centra en diferentes aspectos. El primero es el estudio de las conformaciones moleculares espaciales y los estados de excitación de cada pigmento por separado (Sirohiwal et al., 2020). Otro es el análisis de los acoplamientos electrónicos y transferencia de energía entre los pigmentos adyacentes (Park et al., 2019). También se han realizado estudios de las interacciones, excitaciones y acoplamientos electrónicos entre los complejos proteicos (Maity et al., 2019), y hasta la fecha, se ha llevado a cabo una búsqueda exhaustiva de moléculas sintéticas que ayuden a mimetizar este magnífico proceso para la captura y aprovechamiento de energía solar (Gibbons et al., 2019).



Perspectivas

Aún nos falta mucho por investigar y por descubrir, para poder mimetizar e interpretar el proceso completo de la fotosíntesis llevada a cabo por alguno de estos organismos fotosintéticos. Actualmente, existen muchos grupos de investigación de física y química teórica enfocados en el estudio de la fotosíntesis con el objetivo de ir construyendo un rompecabezas de todo el proceso, tomando en cuenta los diferentes pigmentos, organización y estructura molecular de las diferentes maquinarias de los diversos organismos fotosintéticos. Gracias a la infraestructura computacional actual en cuanto a hardware y software se refiere, será posible comprender y dilucidar cómo se realiza el proceso de fotosíntesis en diferentes organismos y microorganismos, sobre todo con la finalidad de poder aprovechar la energía solar de la mejor manera posible.

Agradecimientos

Y.H.U. agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de Maestría (número 1226339). Los autores agradecen a la Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado (VIEP-BUAP), al Laboratorio Nacional de Supercómputo del Sureste de México (LNS-BUAP) por los recursos computacionales y al Cuerpo Académico BUAP-CA-263 de PRODEP (SEP, México).

Referencias

Ben-Shem, A., Frolow, F., & Nelson, N. (2003). Crystal structure of plant photosystem I. *Nature*, 630-635. doi:10.1038/nature02200

Bryant, D. A. (2013). Green Bacteria: Chlorophyll Biosynthesis, Light-Harvesting, Reaction Centers, and Electron Transport. *Encyclopedia of Biological Chemistry: Second Edition*, 501-509. doi:10.1016/B978-0-12-378630-2.00159-6

Busch, A., & Hippler, M. (2011). The structure and function of eukaryotic photosystem I. *Biochimica et Biophysica Acta- Bioenergetics*, 1807, 864-877. doi:10.1016/j.bbabi.2010.09.009

cdadmin. (2019). Cd genomics blog. Obtenido de Chloroplast Fact Sheet: Definition, Structure, Genome, and Function: <https://www.cd-genomics.com/blog/chloroplast-fact-sheet-definition-structure-genome-and-function/#:~:text=Structure%20of%20Chloroplasts&text=Chloroplasts%20are%20oval%2Dshaped%20and,dense%20fluid%20within%20the%20chloroplast.>

Clayton, M. (2010). University of Wisconsin. Obtenido de Plant Teaching Collection: <https://botit.botany.wisc.edu/>

Croce, R., & van Amerongen, H. (2020). Light harvesting in oxygenic photosynthesis: Structural biology meets spectroscopy. *Science*, 369-379. doi:10.1126/science.aay2058

Drews, G., & Golecki, J. R. (1995). Structure, Molecular Organization, and Biosynthesis of Membranes of Purple Bacteria. Kluwer Academic Publishers, 231-257. doi:10.1007/0-306-47954-0_12

Gantt, E., Grabowski, B., & Cunningham Jr., F. X. (2003). Antenna Systems of Red Algae: Phycobilisomes with Photosystem II and Chlorophyll Complexes with Photosystem I. Kluwer Academic Publishers, 307-322. doi:10.1007/978-94-017-2087-8_10

Gibbons, D., Flanagan, K. J., Pounot, L., & Senge, M. O. (2019). Structure and conformation of photosynthetic pigments and related compounds. 15. Conformational analysis of chlorophyll derivatives—implications for hdroporphyrins in vivo. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 18(6), 1479-1494.

Gros, O., Bisqué, L., Sadjan, M., Azede, C., Jean-Louis, P., & Guidi-Rontani, C. (2018). First description of a new uncultured purple sulfur bacterium colonizing marine mangrove sediment in the Caribbean: Halochromatium-like PSB from Guadeloupe. *Comptes Rendus - Biologies*, 341, 387-397. doi:10.1016/j.crvi.2018.07.001

Gruber, J. M., Malý, P., Krüger, T. P., & Grondelle, R. V. (2018). From isolated light-harvesting complexes to the thylakoid membrane: A single-molecule perspective. *Nanophotonics*, 7, 81-92. doi:10.1515/nanoph-2017-0014

Hu, X., Damjanović, A. D., Ritz, T., & Schulten, K. (1998). Architecture and mechanism of the light-harvesting apparatus of purple bacteria. *Computational Biomolecular Science*, 95, 5935-5941. doi:10.1073/pnas.95.11.5935

Hu, X., Ritz, T., Damjanović, A., Autenrieth, F., & Schulten, K. (2002). Photosynthetic apparatus of purple bacteria. *Quarterly Reviews of Biophysics*, 35, 1-62. doi:10.1017/S0033583501003754

Jansson, S. (2013). Light-Harvesting Complex I and II: Pigments and Proteins The Higher Plant Light-Harvesting Antenna. *Encyclopedia of Biological Chemistry*, 726-728. doi:10.1016/B978-0-12-378630-2.00290-5

Lokstein, H., Renger, G., & Götze, J. P. (2021). Photosynthetic light-harvesting (antenna) complexes-structures and functions. *Molecules*, 26, 1-24. doi:10.3390/molecules26113378

Maity, S., Gelessus, A., Daskalakis, V., & Kleinekathöfer, U. (2019). On a chlorophyll-carotenoid coupling in LHCII. *Chemical Physics*, 526, 110439.

McLaughlin, K. (2021). *Plant Cell*. (BD, Editor) Recuperado el 28 de Marzo de 2023, de Biology Dictionary: <https://biologydictionary.net/plant-cell/>

Mirkovic, T., Ostroumov, E. E., Anna, J. M., Van Grondelle, R., Govindjee, & Scholes, G. D. (2017). Light absorption and energy transfer in the antenna complexes of photosynthetic organisms. *Chemical Reviews*, 117, 249-293. doi:10.1021/acs.chemrev.6b00002

Olson, J. (2004). The FMO protein. *Photosynthesis Research*, 80, 181-187.

Olson, J. M. (2013). Green Bacteria: The Light-Harvesting Chlorosome. *Encyclopedia of Biological Chemistry: Second Edition*, 513-516. doi:10.1016/B978-0-12-378630-2.00300-5

Orf, G. S., & Blankenship, R. E. (2013). Chlorosome antenna complexes from green photosynthetic bacteria. *Photosynthesis Research*, 116, 315-331. doi:10.1007/s11120-013-9869-3

Pan, X., Li, M., Wan, T., Wang, L., Jia, C., Hou, Z., Zhao, X., Zhang, J., Chang, W. (2011). Structural insights into energy regulation of light-harvesting complex CP29 from spinach. *Nature Structural and Molecular Biology*, 18, 309-315. doi:10.1038/nsmb.2008

Pan, X., Ma, J., Su, X., Cao, P., Chang, W., Liu, Z., Zhang, X., Li, M. (2018). Structure of the maize photosystem I supercomplex with light-harvesting complexes I and II. *Science*, 360, 1109-1113. doi:10.1126/science.aat1156

Park, S., Steen, C. J., Lyska, D., Fischer, A. L., Endelman, B., Iwai, M., Niyogi, K. K. & Fleming, G. R. (2019). Chlorophyll-carotenoid excitation energy transfer and charge transfer in *Nannochloropsis oceanica* for the regulation of photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(9), 3385-3390. Shen, L., Huang, Z., Chang, S., Wang, W., Wang, J., Kuang, T., Han, G., Shen, J. R.,

Zhang, X. (2019). Structure of a C2S2M2N2-type PSII-LHCII supercomplex from the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116, 21246-21255. doi:10.1073/pnas.1912462116

Sherman's, A. L. (2022). PURDUE UNIVERSITY. Obtenido de B. Why Study Cyanobacteria? https://www.bio.purdue.edu/lab/sherman/grand_challenge/why_study-Cyanobacteria.html

Sirohiwal, A., Berraud-Pache, R., Neese, F., Izsák, R., & Pantazis, D. A. (2020). Accurate computation of the absorption spectrum of chlorophyll a with pair natural orbital coupled cluster methods. *The Journal of Physical Chemistry B*, 124(40), 8761-8771.

Standfuss, J., Van Scheltinga, A. C., Lamborghini, M., & Kühlbrandt, W. (2005). Mechanisms of photoprotection and nonphotochemical quenching in pea light-harvesting complex at 2.5 Å resolution. *EMBO Journal*, 24, 919-928. doi:10.1038/sj.emboj.7600585

Tani, K., Kanno, R., Kurosawa, K., Takaichi, S., Nagashima, K. V., Hall, M., Yu, L. J., Kimura, Y., Madigan, M. T., Mizoguchi, A., Humbel, B. M., Wang-Otomo, Z. Y. (2022). An LH1-RC photocomplex from an extremophilic phototroph provides insight into origins of two photosynthesis proteins. *Communications Biology*, 5, 1-11. doi:10.1038/s42003-022-04174-2

Yu, L. J., Suga, M., Wang-Otomo, Z. Y., & Shen, J. R. (2018). Structure of photosynthetic LH1-RC supercomplex at 1.9 Å resolution. *Nature*, 556, 209-213. doi:10.1038/s41586-018-0002-9