

チノリモ目藻類(紅色植物門)における紫外線吸収物質,
マイコスポリン様アミノ酸の出現分布と組成,
特にそれらの分類・系統学的意義について

横山亜紀子, 原慶明

山形大学紀要(自然科学)第16巻第4号別刷
平成20年(2008)2月

チノリモ目藻類(紅色植物門)における紫外線吸収物質, マイコスポリン様アミノ酸の出現分布と組成, 特にそれらの分類・系統学的意義について

横山亜紀子¹, 原慶明²

(2007年10月5日受理)

Abstract

The distribution and composition of UV-absorbing compounds, mycosporine-like amino acids (MAAs) in the Porphyridiales *sensu* Kylin were examined. Among 46 strains of 17 species in 11 genera and eight strains of undescribed species, the putative MAAs were found from 21 strains belonged to the following seven species; *Bangiopsis subsimplex*, *Chroodactylon ornatum*, *C. ramosum*, *Chroothecce richteriana*, *Stylonema alsidii*, *Rhodosorus magnei* and *Rhodospira sordida*. Shinorine and porphyra-334 were detected with two unidentified MAAs from their aqueous methanol extracts. These porphyridialean algae producing MAAs are assigned to the Stylonematophyceae, which was recently established.

1 序論

紫外線(400nm以下の短波長の太陽放射線)は, その波長域によって, 生物に与える影響が異なる。そのため, 波長域により便宜上UV-A, UV-B, UV-Cに区分し, 生物学では, UV-A = 320-400nm, UV-B = 280-320nm, UV-C = 280nm以下[1] の分類がよく使用されている。DNAは260nm付近, タンパ

¹山形大学大学院理工学研究科 (Graduate School of Science and Engineering, Yamagata University, Yamagata, Japan)

²山形大学理学部生物学科 (Department of Biology, Faculty of Science, Yamagata University, Yamagata, Japan)

ク質は280nm付近に吸収極大をもつことから, 強いUV-Cの照射を受けた生物は致死となる. ただし, UV-C領域は, 成層圏のオゾン層により吸収され, 地上にはほとんど到達せず, UV-Bもまた同様である.

しかし, 太陽放射線は光合成や物質代謝にとって欠くことのできないエネルギー源でもある. したがって生物は, 紫外線の影響うけずに, 太陽放射線から有益な波長のエネルギーを吸収しなければならない. そのためコケ, シダおよび種子植物では, フラボノイド, ヒドロキシ桂皮酸の1種であるシナピン酸エステル, サリチル酸, コーヒー酸とキナ酸のエステルであるクロロゲン酸, あるいはリグニンなどを合成し, それらが紫外線フィルターの役割を果たしている. 藻類は, これらの物質に代わって, マイコスポリン様アミノ酸 (mycosporine-like amino acids: MAAs) を, 紫外線防御物質として産生している.

MAAsは, 菌類で発見されたマイコスポリン (mycosporine) という物質に構造がよく似ていることに由来し, 様々な生物群から現在までに19種類のMAAsが報告されている[1]. MAAsは紫外線防御機能以外にも, 抗酸化物質として熱帯海洋生物の酸化ストレス防御の役割を担うといわれている[2].

紫外線は水に吸収され, 水深に比例して減衰する. したがって, 海洋環境では熱帯サンゴ礁海域などの浅所に生育する生物がもっとも紫外線を強く受ける. そのため, 造礁サンゴにはMAAsが存在し, 生育深度が深くなるにつれ減少する. しかし, 実際にMAAsを含有しているのは, サンゴ個虫の細胞内に共生する*Symbiodinium*属藻類 (渦鞭毛植物) である. 魚の目や海産無脊椎動物でもMAAsが検出されるが, これらの動物にはMAAsを合成する能力はなく, 食物連鎖や共生藻を通して取り込んだMAAsが体内に蓄積すると考えられている[2].

MAAsは, 大型の海藻類にも存在するが, すべてにあるわけではない. 褐藻類や緑藻類からはほとんど検出されないが, 紅藻類では多くの種から検出されている. 特に, 体制がキノリモ目藻類よりも発達した原始紅藻亜綱ウシケキノリ目の*Bangia*属や*Porphyra*属藻類および真正紅藻亜綱の藻類で調査され, これまでに少なくとも9種類; mycosporine-glycine, shinorine, porphyra-334, palythine, asterina-330, palythanol, palytheneおよび2つの未同定のMAAsが報告されている[5][6][7][8]. しかし, 原始紅藻亜綱のキノリモ目藻類における紫外線吸収物質の有無に関する報告はこれまで皆無であった. 本研究では, 我々の研究室で保持している単細胞・偽柔組織のキノリモ目藻類について, MAAsの出現分布と種ごとのそれらの組成を調査し, MAAsのもつ分類・系統学的意義について検討した. なお, 本研究で用いているキノリモ目 (Porphyridiales) とは, Kylin[3] が提唱した分類体系に基づく分類群を指し, すべての単細胞性, 偽糸状体あるいはパルメロイドの単純な体制をとる紅藻類で構成されている.

2 材料と方法

藻体の培養

本研究では、チノリモ目藻類11属17種46株、未記載種8株、合計54株についてMAAsの分析を行った(表1)。分析に用いた株は、光源を白色蛍光灯とし、光量子束密度 $10 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、明・暗12時間周期、気温 20°C の培養装置内で、ESM培地[4]の入った硬質ガラス製の培養容器を用い、静置培養した。

表1. 本研究に用いたチノリモ目藻類の培養株一覧

分類群 (綱 ^{*1} , 種名 ^{*2})	株名	保存機関/採集地
Porphyridiophyceae		
<i>Porphyridium purpureum</i>	IAM R-2	IAM
	瀬底	AYCC/瀬底島, 沖縄県, 日本
	石垣米原 (有)	AYCC/石垣島, 沖縄県, 日本
	UTEX 161	UTEX
	UTEX 637	UTEX
<i>Porphyridium aerugineum</i>	UTEX 755	UTEX
<i>Porphyridium sordidum</i>	SAG114.79	UTEX
<i>Flintiella sanguinaria</i>	UTEX 2060	UTEX
<i>Erythrolobus coxiae</i>	UTEX 2545	UTEX
Stylonematophyceae		
<i>Bangiopsis subsimplex</i>	グアム 8	AYCC/Guam, USA
<i>Chroodactylon ramosum</i>	SAG103.79	SAG
<i>Chroodactylon ornatum</i>	#3862	West
	#2903	West
<i>Chroodactylon</i> sp.	ABL	AYCC/Big lagoon, Australia
	196	AYCC/石垣島, 沖縄県, 日本
	200	AYCC/石垣島, 沖縄県, 日本
	201	AYCC/石垣島, 沖縄県, 日本
	久高 1	AYCC/久高島, 沖縄県, 日本
	久高 2	AYCC/久高島, 沖縄県, 日本
	久高 3	AYCC/久高島, 沖縄県, 日本
	保良 4	AYCC/宮古島, 沖縄県, 日本
	グアム 1-a	AYCC/Guam, USA
	グアム 1-b	AYCC/Guam, USA
グアム 1-c	AYCC/Guam, USA	
<i>Chrooteche richteriana</i>	SAG104.79	SAG
<i>Goniotrichopsis sublittoralis</i> ^{*3}	UTEX1689	UTEX
<i>Rhodospira sordida</i>	UTEX2616	UTEX
<i>Rhodorus marinus</i>	UTEX1538	UTEX

分類群 (綱* ¹ , 種名* ²)	株名	保存機関/採集地
	SD4-T17	AYCC/Sydney, Australia
	#4014	West
	#4015	West
	福北	AYCC/宮古島, 沖縄県, 日本
<i>Rhodorus magnei</i>	#4016	West
<i>Stylonema alsidii</i>	#3789	West
	#3919	West
	#3610	West
	StylonemaD3	AYCC/館山, 千葉県, 日本
	StylonemaD4	AYCC/館山, 千葉県, 日本
Rhodellophyceae		
<i>Dixoniella grisea</i>	SAG39.94	SAG
<i>Rhodella maculata</i>	アマミ a	AYCC/奄美大島, 鹿児島県, 日本
<i>Rhodella violacea</i>	SAG115.70	SAG
	#2347	West
	B.R.W	AYCC/Alaska, USA
	大洗	AYCC/大洗, 茨城県, 日本
<i>Rhodella cyanea</i>	徳之島	AYCC/徳之島, 鹿児島県, 日本
	下田B-1	AYCC/下田市, 静岡県, 日本
<i>Rhodella</i> sp.1	紋別川2-3	AYCC/紋別市, 北海道, 日本
<i>Rhodella</i> sp.2	GA6-T4	AYCC/蒲生干潟, 宮城県, 日本
<i>Rhodella</i> sp.3	ナグラ 1	AYCC/石垣島, 沖縄県, 日本
未記載属 1	TB4-T2	AYCC/飛鳥, 山形県, 日本
未記載種 2	西表	AYCC/西表島, 沖縄県, 日本
	大浦	AYCC/沖縄本島, 沖縄県, 日本
	東京湾	AYCC/神奈川県, 日本
	底地ビーチ	AYCC/石垣島, 沖縄県, 日本

*¹Yoon et al. (2006) の分類体系におけるclass (綱) を示す.

*²種名はそれぞれの培養株保存施設の表示に依拠. IAM: Institute of Applied Microbiology Culture Collection at The University of Tokyo. AYCC: Culture Collection of Akiko Yokoyama at Yamagata University. West: Culture Collection of Dr. John West at University of Melbourne. UTEX: Culture Collection at The University of Texas. SAG: Culture Collection of Algae at The University of Göttingen (Sammlung von Algenkulturen der Universität Göttingen).

*³*Goniotrichopsis sublittoralis* UTEX1689株は*Stylonema alsidii*と同定されている (Wilson et al., 2002).

MAAsの定性分析

MAAsの抽出と定性分析はHoyer et al. [5] の方法に準拠した. 培養藻体を真空乾燥または凍結乾燥したのち, -20°Cで冷凍保存した. 抽出には1.5ml マイクロチューブを用い, 乾重量10-20mgの藻体に対し, 25%メタノール 1ml加え, 45°Cで2時間インキュベートした. 遠心 (20,000×g, 1分) 後,

分光光度計 (UV-2400PC, 島津製作所) で上清の吸光スペクトルを測光した。その上清750 μ lを, ロータリーエバポレーター (VC-30N, タイテック社) で遠心濃縮した。濃縮試料に100%メタノール750 μ lを加え, 懸濁後, 遠心(20,000 \times g, 5分)し, 上清を ϕ 0.2 μ mフィルターで濾過し, 高速液体クロマトグラフィー (HPLC: high-performance liquid chromatography) 分析に供した。HPLCには, ガードカラム: RP-8 GP 5-4.6 (ϕ 4.6mm \times 5mm; Cica-Reagent, 関東化学薬品) を装着したカラム: RP-8 GP 250-4.6 (ϕ 4.6mm \times 250mm; Cica-Reagent, 関東化学薬品) を用いた。移動相は5%メタノール-0.1%酢酸水溶液を用い, 流速を0.7ml min⁻¹とした。各成分の溶出時間の算定は, 紫外線検出器UV-8010 (東ソー) の吸光度 (検出波長330nm) を, 成分の同定には, SPD-M6A (島津製作所) の吸収スペクトル (波長領域, 200-380nm) を用いた。

HPLC分析のキャリブレーション

MAAsの中でpalythine, shinorineおよびporphyra-334は, 矢部和夫博士 (北海道東海大・工) より, 凍結乾燥標品を譲受し, 標準試料とした。Asterina-330は, サンゴ礁海域に生息する硬骨魚類スジアラ (*Plectropomus leopardus*) の目のレンズから前述の方法で抽出し, 標準試料とした。その他に, 含有成分が既知の天然生物試料, アマノリの1種 (*Porphyra* sp.), ダルス (*Palmaria palmata*), マクサ (*Gelidium elegans*), ツルシラモ (*Gracilaria corda*), イソモッカ (*Catenella caespitosa*), コケモドキ (*Bostrychia tenella*), ササバアヤギヌ (*Caloglossa leprieurii*) の抽出成分との対比も行い, MAAsの同定を試みた。

3 結果

紫外線吸収物質の有無

25%メタノール抽出物の分光光度計による吸収スペクトル分析により, チノリモ目藻類54株のうち*Chroodactylon*属2種14株, *Chroothece richteriana* 1株, *Stylonema alsidii* 3株, *Rhodosorus magnei* 1株, *Rhodospira sordida* 1株, *Bangiopisis subsimplex* 1株の合計21株で, MAAs成分に特徴的な波長領域での吸収極大 (λ max: 300-360nm付近) を検出した (図1 a-k)。しかし, これら以外の分類群では, 同領域にMAAs成分による吸収極大は検出できなかった。

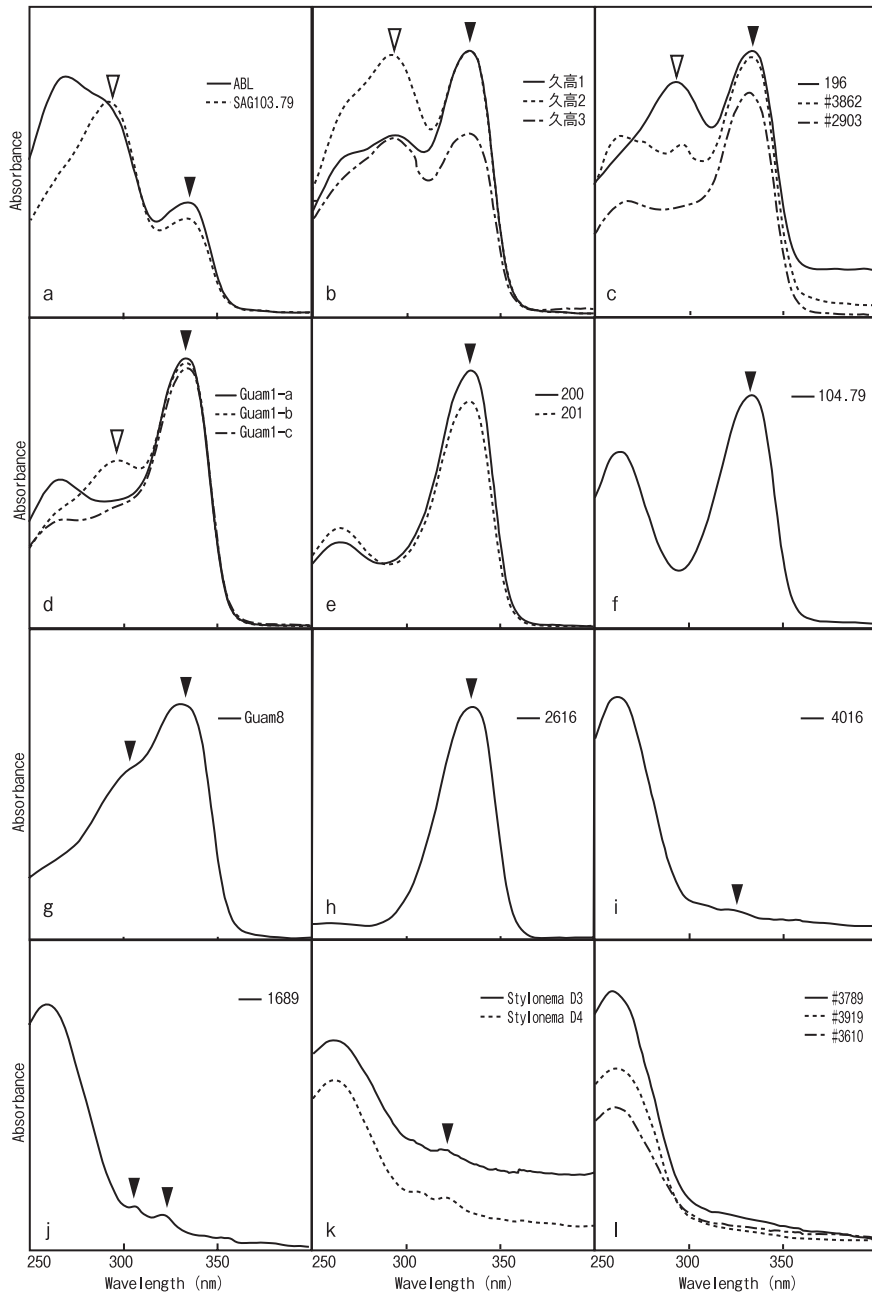


図1. 25%メタノール抽出物の紫外線吸収波長特性. (a) *Chroodactylon ramosum* (SAG103.79株), *Chroodactylon* sp. (ABL株). (b) *Chroodactylon* sp. (久高1株, 久高2株, 久高3株). (c) *C. ornatum* (#2903株, #3867株), *Chroodactylon* sp. (196株). (d,e) *Chroodactylon* sp. (200株, 201株, Guam1-a株, Guam1-b株, Guam1-c株). (f) *Chrootheca richteriana* (SAG104.79株). (g) *Bangiopsis subsimplex* (Guam8株). (h) *Rhodospira sordida* (UTEX2616株). (i) *Rhodosorus magnei* (#4016株). (j) *Goniotrichopsis subtiltoralis* (UTEX1689株). (k,l) *Stylonema alsidii* (StylonemaD3株, StylonemaD4株, #3789株, #3919株, #3610株). 矢頭はMAAsと推定される物質の吸収を示す, 中抜き矢頭はMAAsとは推定しにくい物質の295nm付近の吸収極大を示す.

*Chroodactylon*属藻類では、調査したすべての株の抽出物から、MAAs由来と考えられる紫外線吸収が見られた(図1 a-e)。本属藻類にはMAAs吸収極大波長に近い295nm付近に、吸光が検出される場合(図1 a-d)と、されない場合(図1 e)とがあり、それらの含有比により様々な波形パターンを示した。同属藻類以外では295nm付近での吸収極大は見られず、*Chroothece*属藻類の*Ce. richteriana*では、334nmのみに吸収極大を示した(図1 f)。一方、*Bangiopsis*属藻類(*B. subsimplex*)では、334nmの吸収極大に加えて、310nm付近のショルダーも検出された(図1 g)。*Rhodospira*属藻類の*Ra. sordida*(図1 h)の抽出物は、334nm付近のみ吸収極大を示したが、藻体重量当たりのMAAs含有量は上述の分類群に比べ少なかった。同様に、*Rhodosorus*属藻類の*Rs. magnei*(図1 i)や*Stylonema*属藻類の*S. alsidii*と*G. sublittoralis*(UTEX1689株)(図1 j, k)では320-330nm付近にわずかな吸収極大が認められたが、*Stylonema*属藻類の別の株(図1 l)と*Rs. marinus*(データ省略)では、300-340nm付近に明瞭な吸収極大は検出されなかった。

MAAsの検出とその種類

分光測定により紫外線吸収物質の存在が明らかとなったものについてのみ、HPLCによる解析を行った(表2)。ただし、*Stylonema*属と*Rhodosorus*属の各藻類では、検出に十分な量の抽出物が得られず、HPLC分析は行えなかった。

各試料からHPLCにより検出された成分は、その溶出時間と吸収極大波長を、標準試料のそれらと対比することにより同定した。その結果、*B. subsimplex*(ゲラム8株)では3種類のMAAs由来と考えられる紫外線吸収物質が検出された。それぞれの吸収特性は、 λ_{\max} : 334nm, 333nmおよび310nmで、標準試料と対比の結果、最初に溶出された λ_{\max} : 334nmの物質はshinorineと同定できた。2番目の溶出成分はporphyra-334である可能性が高い(λ_{\max} : 334nm)が、溶出時間が標準試料とわずかに異なっていた。一方、310nmに吸収極大を持つ物質については、同定できなかった。

Ra. sordida(UTEX 2616株)では、3種類の紫外線吸収物質が検出された。このうち2つは、それぞれshinorine, porphyra-334と同定できたが、残りの1成分(λ_{\max} : 334nm)については、同定できなかった(図2)。

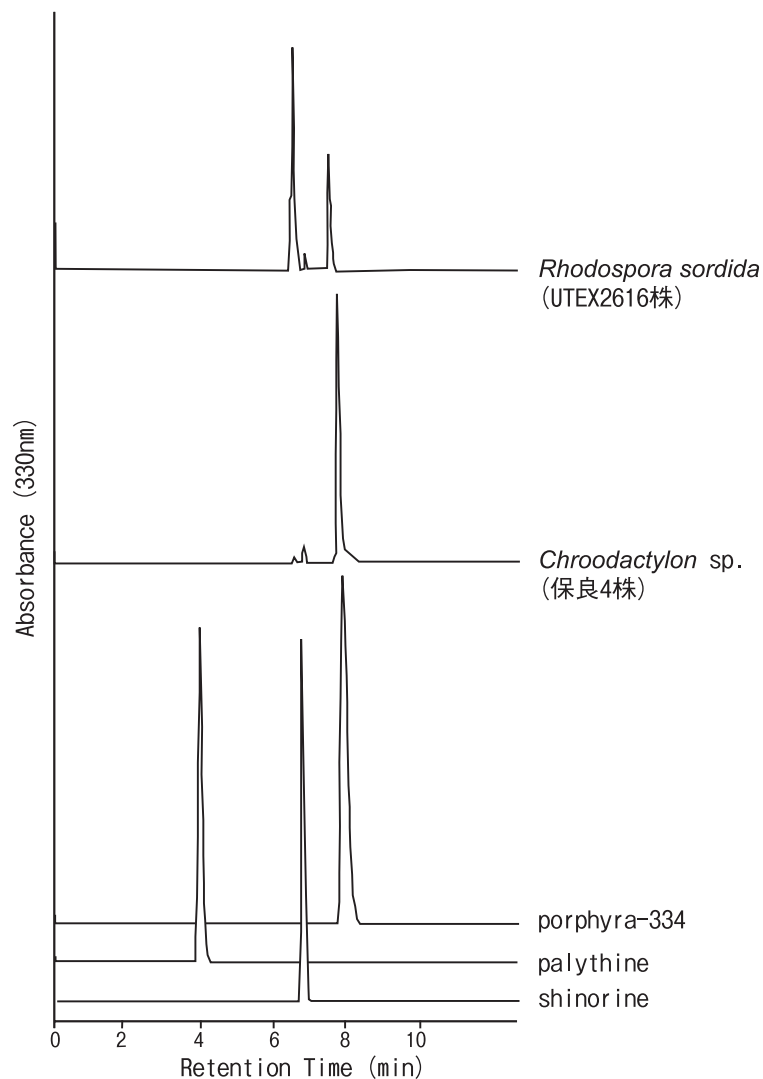


図2. 標準試料とチノリモ目藻類2株のMAAsのHPLCクロマトグラフ. 検出波長は330nm.

*Chroodactylon*属藻類から検出された3種類の紫外線吸収物質(図2)の吸収極大は,それぞれ334, 334, 332nmであった.最初に溶出された物質(λ_{max} : 334nm)は, *Ra. sordida*の未同定成分と同じ溶出時間,波長を示した.2番目に溶出された物質はshinorineで,最後に溶出された物質は溶出時間から porphyra-334と推定された.また,この3種類の物質の組成は変わらないが,含有量は株ごとに異なっていることも明らかとなった(図3,表2).

*Ce. richteriana*では,2成分が検出され(λ_{max} : 334nm),最初に溶出されたものは, *Ra. sordida*および*Chroodactylon*属藻類の未同定成分と同一であり,2番目に溶出されたものはshinorineと同定した(表2).

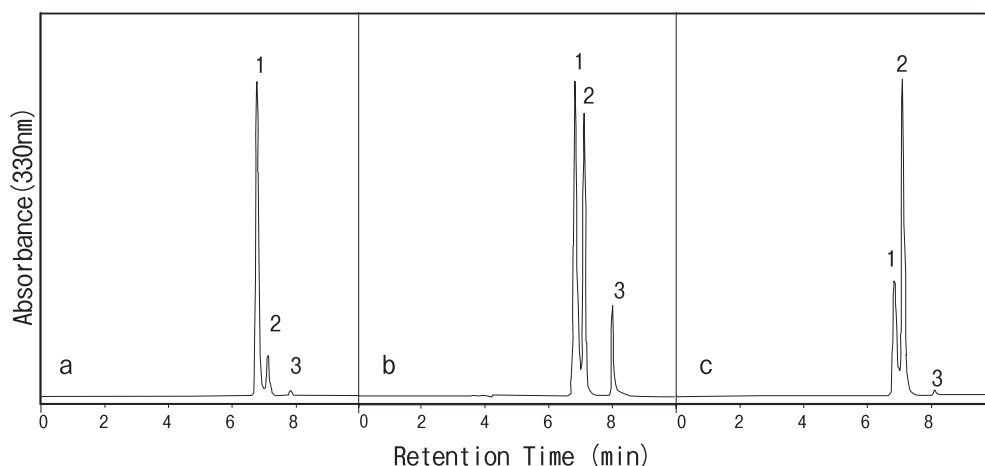


図3. *Chroodactylon*属藻類のMAAs溶出パターンの変異. 検出波長は330nm. (1) 未同定物質1, (2) shinorine, (3) porphyra-334. (a) *Chroodactylon ornatum* (#3862株). (b) *Chroodactylon* sp. (久高3株). (c) *Chroodactylon* sp. (201株).

4 考察

本研究では, *Cyanidium*属, *Cyanidioschyzon*属, *Galdieria*属の3属を除く, ほぼすべてのチノリモ目藻類について, 含有する紫外線吸収物質の有無を調査した. その結果, *Bangiopsis*属, *Chroodactylon*属, *Chroothece*属, *Rhodospira*属, *Rhodosorus*属, および*Stylonema*属のチノリモ目6属に, 紫外線吸収物質が分布することを確認した. このうち*Bangiopsis*属, *Chroodactylon*属, *Chroothece*属, *Rhodospira*属藻類では, shinorineとporphyra-334, および2つの未同定MAAsが検出できた(表2).

このようにMAAsの同定は充分ではないがMAAsの出現が明らかとなったチノリモ目藻類を概観すると, *Rhodospira*属, *Chroothece*属および*Rhodosorus*属藻類は単細胞であり, *Chroodactylon*属, *Stylonema*属, *Goniotrichopsis*属および*Bangiopsis*属藻類は, 偽糸状体あるいはパルメロイド状の偽柔組織体制である. これまでのチノリモ目の分類体系では, このような体制の発達段階が分類学的識別形質として取り上げられてきたこともあったが, 本研究ではMAAs含有の有無と, 体制の発達状態のような形態的特徴に, 顕著な相関は見いだせなかった.

MAAsの組成に関する調査はshinorineとporphyra334の同定まではできたものの, 依然2つの未同定MAAsを残している. この段階でMAAsの組成がもつ分類学的意義を議論するのは時期尚早のそしりを免れないが, 検体数の最も多い*Chroodactylon*属をみると, ほとんどの種および株において, shinorine, porphyra-334および未同定1のMAAsを有することが判る. *Chroodactylon*属では例外的にporphyra-334が検出できなかった株が存在したが, その株のMAAs

表2. HPLC分析により検出されたMAAsと推定される物質の組成と相対量*1

種名・株名	未同定1 *2	Shinorine	Porphyra-334	未同定2 *3
<i>Bangiopsis subsimplex</i>				
グアム8	0	6	91	3
<i>Chroodactylon ramosum</i>				
SAG103.79	82	12	3	0
<i>Chroodactylon ornatum</i>				
West #3862	88	11	1	0
West #2903	71	27	2	0
<i>Chroodactylon</i> sp.				
ABL	97	1	2	0
196	78	28	0	0
200	88	11	1	0
201	32	67	>1	0
久高1	88	2	10	0
久高2	58	32	10	0
久高3	50	39	11	0
グアム1-a	39	59	2	0
グアム1-b	97	<1	2	0
グアム1-c	26	72	2	0
保良4	58	8	34	0
<i>Chroothece richteriana</i>				
SAG104.79	95	3	0	0
<i>Rhodospira sordida</i>				
UTEX2616	3	6	91	0

*1相対量:表中の数字は, 検出波長330nmでの総吸光量に占める各MAAsの割合(面積比, 百分率). 検出器はUV-8010(東ソー)を使用.

*2未同定1:MAAsと推定される未同定物質(λ max 334nm).

*3未同定2:MAAsと推定される未同定物質(λ max 310nm).

組成と*Chroothece richteriana*のそれが一致する. このことは*Chroothece*属と*Chroodactylon*属との近縁性を示唆しているが, これは両属の塩分濃度変化に対する形態変異の類似性[9]や分子系統解析[10]によっても指摘されている.

近年我々は, 18SrDNAおよび*psbA*遺伝子を用いた分子系統解析に基づきチノリモ目藻類を4系統群に識別した[11][12]. これら4系統群は, 16SrDNA[10], 18SrDNA[13], *psbA*[14]など遺伝子を用いた解析からも支持された. さらに, 複数の分子種の系統解析結果に基づき, これら4系統群に対応したCyanidiophyceae, Porphyridiophyceae, Stylonematophyceae, Rhodellophyceaeという4つの新綱が提案された[15]. この分類体系に従えば, 本研究で明らかにしたMAAsを持つチノリモ目藻類は, すべてStylonematophyceaeに含有される. すなわち1つの系統群に出現分布が限られると言及できる. なお, 本研究で扱わなかったCyanidiophyceaeについては, 今後MAAs含有の有無を調査する予定である.

紫外線吸収物質に関するこれまでの先行研究で、浅所産紅藻は、深所産紅藻に比べて、顕著に高い紫外線吸収がみられること[16]や、生育深度が浅いものほどMAAsの含有量が多くなる傾向をもつことが示されている[6]。このことは、生育環境における紫外線とMAAs量の間には正の相関があることを意味し、具体的にはMAAsは光環境に対応する応答、すなわち紫外線からの生体防御機能を担っていることを明示している。本研究でMAAsが検出された*Chroodactylon*属、*Bangiopsis*属および*Rhodosorus*属藻類の株は、熱帯から温帯にかけての海水から汽水域の浅所から単離したものである。このことを考慮すれば、MAAsは、紫外線量が多い強光条件下での生育と生存に重要な役割を果たしているかと推測できる。

チノリモ目藻類から検出されたshinorineとporphyra-334は、他の紅藻類からも検出され、紅色植物に広く分布すると思われる。*Chroodactylon*属ならびに*Chroothece*属藻類から検出された未同定成分は、その吸光特性からpalythanolである可能性もあるが、その標準物質が得られなかったため、最終的な同定には至らなかった。また*Bangiopsis*属で検出された310nmの吸収極大をもつ成分は、mycosporine-glycine (λ max : 310nm) あるいはmycosporine-*taurine* (λ max : 309nm) のいずれかに該当する可能性がある。これらの未同定成分については再調査し、同定を確固とする必要がある。その上で、紅色植物全体におけるMAAsの出現分布と組成およびそれらの分類・系統学的な意義について改めて検討したい。

謝辞

本研究遂行にあたり、矢部和夫博士（北海道東海大学）には、貴重な情報と試料を提供頂き、Ulf Karsten博士（Rostock大学、ドイツ）には、実験手法に関する助言を頂いたことに、篤く御礼申し上げます。また、本村泰三博士（北海道大学）には、ダルスなどの標準試料となる海藻採集にご協力頂き、日本栽培漁業協会八重山事業場にはスジアラを提供頂いたことに感謝申し上げます。本研究の一部は、民間結集型アグリビジネス創出技術開発事業「微細藻類の紫外線物質を活用した機能性食材・バイオマテリアル化技術の開発」の援助を受けた。その連携を担当して下さった竹中裕行博士（マイクロアルジェコーポレーション株式会社）に感謝の意を表す。

References

- [1] W. C. Dunlap and J. M. Shick, Ultraviolet radiation-absorbing mycosporine-like amino acids in coral reef organisms: A biochemical and environmental perspective, *J. Phycol.*, 34: 418-430, 1998.
- [2] W. C. Dunlap and Y. Yamamoto, Small molecule antioxidants in marine organism antioxidant activity of mycosporine-glycine, *Comp. Biochem. Physiol.*, 112B, 105-114, 1995.
- [3] H. Kylin, Über eine marine *Porphyridium*-Art. *K. Fysiogr. Sällsk. Förhandl.*, 7, 119-123, 1937.
- [4] M. M. Watanabe, F. Kasai and R. Sudo, NIES-collection list of strains, 2nd ed., *Microalgae and Protozoa. The microbial culture collection*, the National Institute for Environmental Studies, Tsukuba, 1988.
- [5] K. Hoyer, U. Karsten, T. Sawall and C. Wiencke, Photoprotective substances in Antarctic macroalgae and their variation with respect to depth distribution, different tissues and developmental stages, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 211, 117-129, 2001.
- [6] U. Karsten, T. Sawall, D. Hanelt, K. Bischof, F. L. Figueroa, A. Flores-Moya and C. Wiencke, An inventory of UV-absorbing mycosporine-like amino acids in macroalgae from polar to warm-temperate regions, *Botanica Marina*, 41, 443-453, 1998.
- [7] U. Karsten, T. Sawall and C. Wiencke, A survey of the distribution of UV-absorbing substances in tropical macroalgae, *Phycol. Res.*, 46, 271-279, 1998.
- [8] U. Karsten, T. Sawall, J. West and C. Wiencke, Ultraviolet sunscreen compounds in epiphytic red algae from mangroves, *Hydrobiologia*, 432, 159-171, 2000.
- [9] R. A. Lewin and J. A. Robertson Influence of salinity on the form of Asterocytis in pure culture, *J. Phycol.*, 7, 236-238, 1971.
- [10] M. C. Oliveira and D. Batacharya, Phylogeny of the Bangiophyceae (Rhodophyta) and the secondary endosymbiotic origin of algal plastids, *Amer. J. Bot.*, 87, 482-492, 2000.
- [11] Y. Hara, A. Yokoyama and J. H. Kim, Systematic relationship of unicellular red algae: from phenetics to the phylogeny, *Algae*, 15, 7-11, 2000.
- [12] A. Tsunakawa-Yokoyama, J. Yokoyama, H. Ohashi and Y. Hara, Phylogenetic relationship of Porphyridiales (Rhodophyta) based on DNA sequences of 18S rRNA and *psbA* genes, *Phycologia*, 33(Suppl.), 113, 1997.
- [13] K. M. Müller, M. C. Oliveira, R. G. Sheath and D. Bhattacharya, Ribosomal DNA phylogeny of the Bangiophycidae (Rhodophyta) and the ori-

- gin of secondary plastids, Amer. J. Bot. 88, 1390-1400, 2001.
- [14] H. S. Yoon, J. D. Hackett, C. Ciniglia, G. Pinto and D. Bhattacharya, A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes, Mol. Biol. Evol., 21, 80-818, 2004.
- [15] H. S. Yoon, K. M. Müller, R. G. Sheath, F. D. Ott and D. Bhattacharya, Defining the major lineages of red algae (Rhodophyta), J. Phycol., 42, 482-492, 2006.
- [16] M. Maegawa, M. Kunieda and W. Kida, Differences of the amount of UV absorbing substance between shallow- and deep-water red algae, Jpn. J. Phycol., 41, 351-354, 1993.
- [17] S. Wilson, J. A. West, J. Pickett-Heaps, A. Yokoyama and Y. Hara, Chloroplast rotation and morphological plasticity of the unicellular alga *Rhodosorus* (Rhodophyta, Stylonematales). Phycol. Res. 50, 183-191, 2002.

