

Radiobiología

Revista electrónica

ISSN 1579-3087

<http://www-rayos.medicina.uma.es/rmf/radiobiologia/revista/radiobiologia.htm>

[http://www-rayos.medicina.uma.es/rmf/radiobiologia/revista/numeros/RB4\(2004\)84-88.pdf](http://www-rayos.medicina.uma.es/rmf/radiobiologia/revista/numeros/RB4(2004)84-88.pdf)

Radiobiología 4 (2004) 84-88

Posibles mecanismos de fotoprotección en levaduras

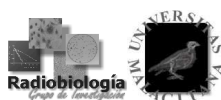
Diego Libkind, Martín Moliné, Maria van Broock

Laboratorio de Microbiología Aplicada y Biotecnología, Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche-CONICET. Quintral 1250 (8400), Bariloche, Argentina

Recibido 26 mayo 2004; aceptado 17 junio 2004



Edita: Grupo de Investigación de Radiobiología.
Dpto. Radiología y Medicina Física. Universidad
de Málaga (España)



Edita: Grupo de Investigación de Radiobiología
 Depto. Radiología y Medicina Física
 Universidad de Málaga (España)

Radiobiología 4 (2004) 84-88

Radiobiología

Revista electrónica

<http://www-rayos.medicina.uma.es/rmf/radiobiologia/revista/radiobiologia.htm>

Posibles mecanismos de fotoprotección en levaduras

Diego Libkind, Martín Moliné, María van Broock

Laboratorio de Microbiología Aplicada y Biotecnología, Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche-CONICET. Quintral 1250 (8400), Bariloche, Argentina

Recibido 26 mayo 2004; aceptado 17 junio 2004

Resumen

Los microorganismos (MO) se encuentran constantemente expuestos a los efectos positivos y negativos de la luz que reciben del ambiente. Mientras los MO fotosintéticos utilizan la radiación solar como fuente de energía, los MO heterótrofos, como las levaduras, han desarrollado estrategias para la disminución del daño producido por la radiación solar, en particular por la radiación ultravioleta (RUV). Los posibles mecanismos de fotoprotección presentes en levaduras incluyen, la síntesis de compuestos antioxidantes (pigmentos carotenoides) y de absorción UV (micosporinas). Los carotenos encontrados frecuentemente en levaduras son el β -caroteno, el toruleno y la torularrodina y su capacidad antioxidante está extensamente documentada. Las micosporinas en cambio, han sido descubiertas recientemente en levaduras y se conoce que sólo algunas especies sintetizan un compuesto de absorción máxima en 310 nm: micosporina-glutaminol-glucósido (MGG). Su función de fotoprotección en levaduras no está aún comprobada. Sin embargo, la síntesis de pigmentos carotenoides y/o de micosporinas es una característica preferentemente de levaduras basidiomicéticas, las cuales se encuentran con mucha mayor frecuencia en ambientes extremos que las levaduras ascomicéticas.

Palabras clave: levadura; fotoprotección; carotenoides; micosporinas; antioxidante

Introducción

El término fotoprotección hace referencia a las estrategias utilizadas por los organismos vivos para minimizar el daño producido por la luz, en especial la radiación ultravioleta (RUV). La RUV comprende la banda más reactiva de la radiación solar incidente sobre la superficie de la tierra (Vincent y Nale, 2000). Esta radiación es de particular importancia por los efectos nocivos que ejerce sobre los seres vivos. Entre ellos podemos mencionar, daños sobre macromoléculas (DNA, RNA, proteínas, enzimas, pigmentos y lípidos de membrana), inhibición de la fotosíntesis, de la actividad nitrogenasa, de la formación de heterocistos en cianobacterias, y de la reducción de la motilidad en los organismos microbianos (Cockell y Knowland, 1999; Vincent y Nale, 2000; Roy, 2000).

El espectro de absorción de la RUV comprende las longitudes de onda menores a 400nm y reconocemos en él cuatro bandas; la banda del UV *vaccuum*, de longitudes de onda menores a 200nm; la banda de UV-C, entre 200nm y 280nm -ninguna de estas bandas alcanza la superficie de la tierra por ser retenidas en la atmósfera-; la banda de UV-B, entre 280nm y 315nm -atenuada por la capa de ozono-, y la banda UV-A, entre 315nm y 400nm -que alcanza la

superficie de la tierra casi sin atenuación - (Cockell y Knowland, 1999).

Efectos directos o indirectos de la RUV.

La RUV causa dos tipos de daños sobre las células vivas, los daños directos y los indirectos. Los daños directos son provocados por la incidencia directa de la RUV sobre macromoléculas como proteínas, DNA, y RNA -que absorben eficientemente la energía del espectro UV- resultando en su degradación y/o transformación, con lo cual su función biológica se deteriora o pierde. Los daños indirectos, son los que se producen cuando la RUV es absorbida por compuestos intermedios que en consecuencia producen especies reactivas de oxígeno (ROS, reactive oxygen species) como H_2O_2 , O_2^- , OH^\cdot , y 1O_2 . Los ROS son altamente reactivos y pueden oxidar los componentes celulares; si bien pueden ser el resultado de la actividad metabólica normal de todo ser vivo, su producción es fuertemente acelerada por exposición a la RUV tanto en presencia de radiación fotosintéticamente activa (PAR) como en ausencia u oscuridad (Vincent y Nale, 2000).

Estrategias de fotoprotección

Para evitar los daños celulares, los seres vivos han desarrollado en general cuatro tipos de estrategias básicas (Roy, 2000; Cockell y Knowland, 1999; Vincent y Nale, 2000):

1. la evasión del estrés; lo que se logra con respuestas comportamentales tales como el alejamiento de la fuente o de aquello que lo origina.

2. la reducción del estrés originado; por medio de agentes protectores (screening) que funcionan como pantallas solares y/o tienen actividad antioxidante.

3. la reparación de los daños, causados principalmente en el material genético, mediante fotoreactivación, reparo por escisión o reparo por recombinación.

4. el desarrollo de mecanismos de adaptación al estrés.

Los microorganismos (MO), debido a su naturaleza principalmente unicelular, se ven altamente expuestos al daño producido por los excesos de radiación solar en ambientes naturales. Los microorganismos fotosintéticos dependen de la luz para su subsistencia, por lo que presentan organelas especializadas para la captación de luz (cloroplastos). Sin embargo, existen microorganismos heterótrofos, como el grupo de hongos unicelulares denominado "levaduras", que se encuentran distribuidos ampliamente en la naturaleza incluyendo ambientes expuestos a altos niveles de radiación (Libkind et al., 2003; Libkind et al., 2004a). La presencia de ciertas levaduras en tales ambientes puede explicarse por su habilidad de minimizar los daños producidos por la RUV, muy probablemente mediante mecanismos de fotoprotección. La producción de metabolitos secundarios como pigmentos carotenoides y micosporinas (MICs), gracias a sus propiedades antioxidantes y de absorción UV (filtros UV) respectivamente, pueden representar algunos de estos mecanismos adaptativos.

Pigmentos carotenoides

Los carotenos son los pigmentos más ampliamente distribuidos en la naturaleza (Bhosale, 2004; Yamamoto y Bassi, 1996) y sólo pueden ser sintetizados *de novo* por vegetales y ciertos microorganismos (Belitz y Grosch, 1987; Haring y Shropshire, 1980). Son compuestos isoprenoides, terpenoides o terpenos y existen más de 600 tipos naturales diferentes (Britton, 1995; Johnson y Schroeder, 1995b). Su función primaria en los organismos fotosintéticos es servir como pigmentos accesorios y como protectores contra la fotooxidación; en los no fotosintéticos su papel principal es el de secuestrar las especies tóxicas de oxígeno (Haring y Shropshire, 1980; Nelis y De Leenheer, 1991; Johnson y Schroeder, 1995b; Yamamoto y Bassi, 1996; Bhosale, 2004). Esto último implicaría

que serían útiles para evitar los daños indirectos producidos por la RUV.

Los carotenos se encuentran raramente en hongos, siendo más frecuentes en los basidiomicetes. En levaduras se encuentran principalmente asociados a los géneros *Rhodotorula*, *Sporobolomyces*, *Sporidiobolus*, *Cryptococcus*, *Rhodospiridium* y *Phaffia* (*Xanthophyllomyces*). Los más característicos son el β -caroteno, el toruleno y la torularrodina (Simpson et al., 1964; Perrier et al., 1995) (Fig. 1). La especie *Phaffia* (*Xanthophyllomyces*) es la excepción ya que produce principalmente astaxantina, un pigmento de alto valor comercial por su empleo en la acuicultura (Johnson y Schroeder, 1995a). Otros pigmentos carotenoides producidos por levaduras pero en menor cantidad incluyen al γ -caroteno (Nam et al., 1988) y al β -Zeacaroteno (Perrier et al., 1995).

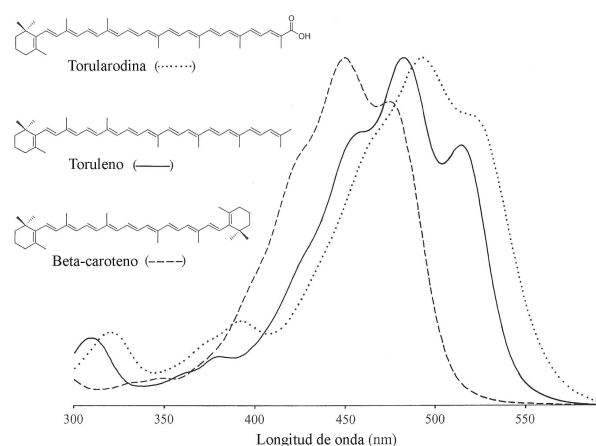


Figura 1: Estructura molecular y espectros de absorción de los principales pigmentos carotenoides presentes en levaduras: torularrodina, toruleno y β -caroteno.

La capacidad antioxidante de los carotenos fue observada en bacterias, algas, hongos y plantas (Moore et al., 1989; Johnson y Schroeder, 1995; Yamamoto y Bassi, 1996; Roy, 2000). Estudios han revelado que especies de levaduras pigmentadas carecen de algunos tipos de la enzima superóxidodismutasa (SOD) (Moore et al., 1989; Schroeder y Johnson, 1993) y presentan baja actividad de la enzima catalasa (Schroeder y Johnson, 1993) en comparación con levaduras no pigmentadas. Esto ha llevado a proponer que los carotenos actúan desactivando los ROS y compensando la deficiencia en enzimas de función similar (Johnson y Schroeder, 1995a). A pesar de que la mayoría de los pigmentos carotenoides tienen la capacidad de secuestrar ROS, esta capacidad varía entre los diferentes pigmentos y generalmente se incrementa con el número de enlaces dobles conjugados de la molécula (Hirayama et al., 1994). Aunque el β -caroteno posee 11 enlaces dobles, la astaxantina junto con el licopeno se encuentran entre los pigmentos más efectivos (Hirayama et al., 1994).

Pigmentos menos conocidos como el toruleno y en especial la torularrodina, producidos en gran cantidad por algunas especies de levaduras, han demostrado recientemente poseer una elevada capacidad antioxidante y ser de importancia en la tolerancia al stress oxidativo (Sakaki *et al.*, 2000; Sakaki *et al.*, 2002).

La ubicación intracelular de los pigmentos carotenoides asociados a pequeñas gotículas lipídicas (Davoli y Weber, 2002) concuerda con una posible función de protección de moléculas biológicas sensibles, como por ejemplo lípidos insaturados. Los lípidos presentes en estas gotículas son responsables del almacenamiento, a largo plazo, de carbono y energía; y pueden ser rápidamente oxidados en presencia de ROS producidos por el propio metabolismo o por factores externos como la RUV. Durante el envejecimiento de cultivos de levaduras la concentración intracelular de ROS aumenta (Munkres, 1990) y posiblemente no sea una coincidencia, que la mayor acumulación de pigmentos carotenoides se produzca en las últimas etapas de crecimiento o fase estacionaria (Goodwin, 1972).

Entre las evidencias que sugieren un papel fotoprotector de los pigmentos carotenoides podemos mencionar que, una mayor producción de carotenos en levaduras disminuye la susceptibilidad al daño por ROS tanto *in vivo* como *in vitro* (Moore *et al.*, 1989; Sakaki *et al.*, 2000; Sakaki *et al.*, 2001). Por otra parte, la adición de ROS al medio de cultivo induce la producción y acumulación de carotenos en levaduras (Bhosale, 2004; Sakaki *et al.*, 2000). Numerosos estudios demostraron un aumento significativo de la carotenogénesis en microorganismos (Batra y Rilling, 1964; Haring y Shropshire, 1980; Ehling-Schulz *et al.*, 1997; Vincent y Nale, 2000;) y en especial en levaduras (Tada y Shiroishi, 1982a; Tada, 1993; Hada *et al.* 1993; Johnson y Schroeder, 1995b; Bhosale, 2004; Libkind *et al.*, 2004b) cuando éstos son sometidos a radiación PAR, UV-A y UV-B, lo cual es un fuerte indicio sobre las funciones fotoprotectoras de los pigmentos. Existen diferencias en el aumento de la carotenogénesis bajo estimulación de RUV entre distintas especies de levaduras. Libkind *et al.* (2004b) observaron que el incremento de los carotenoides en especies pigmentadas crecidas bajo PAR+RUV mostró una relación exponencial negativa con el contenido basal o constitutivo de pigmentos (crecimiento en oscuridad). Por lo tanto, células con mayores niveles constitutivos de carotenoides responden en menor grado a la inducción por PAR + RUV. Este resultado adquiere sentido considerando un papel fotoprotector de los pigmentos y sugiere diferentes estrategias adaptativas ante los efectos del RUV. Algunas levaduras apuestan a una producción alta de pigmentos carotenoides asociada a un elevado gasto de energía, mientras que otras prefieren producir bajas concentraciones constitutivas pero mantener mecanismos de alerta y de rápido aumento de síntesis ante la exposición a niveles dañinos de RUV.

Aunque los carotenos son fotoprotectores potenciales, su importancia y función es controversial. La evidencia experimental acumulada hasta el momento no ha podido atribuir a los organismos carotenogénicos una ventaja significativa frente a organismos no carotenogénicos, ni tampoco existe una evidencia concluyente de lo contrario (Cockell y Knowland, 1999; Nelis y De Leenheer, 1991; Yamamoto y Bassi, 1996).

Compuestos de absorción UV: micosporinas.

Las micosporinas (MIC) son compuestos hidrosolubles de absorción UV que contienen una unidad cíclica tipo aminociclohexenona unido a un aminoácido o amino-alcohol y absorben a longitudes de onda de 310 o 320 nm (Bandaranayake, 1998). Diferencia que los distingue de los más conocidos mycosporine like aminoacids (MAAs) que poseen un aminociclohexenimina como unidad cíclica y absorción máxima entre 310 y 360 nm. Las micosporinas son metabolitos inicialmente descubiertos en hongos (Leach, 1965) y casi exclusivos de este grupo, mientras que los MAAs son sintetizados por una gran variedad de organismos que incluyen desde cianobacterias a algas (Bandaranayake, 1998). La función de fotoprotección de los MAAs en ambientes naturales se encuentra ampliamente documentada (Shick y Dunlap, 2002), en cambio, las micosporinas fúngicas han sido en la mayoría de los casos asociadas a la inducción de la esporulación (Leach, 1965; Trione *et al.*, 1966). Algunas publicaciones recientes han destacado el probable papel fotoprotector de la micosporinas en hongos (Young y Patterson, 1982; Volkman *et al.*, 2003; Gorbushina, 2003) sin embargo, no existen todavía datos contundentes al respecto.

Estudios realizados con MAAs en la cianobacteria *Nostoc commune* sugieren un papel fotoprotector importante de estas moléculas debido a su localización en los glicanos extracelulares. Dos de tres fotones son absorbidos por los MAAs antes de alcanzar la membrana celular o blancos dentro de la célula (Böhm *et al.*, 1995).

En levaduras, la síntesis de compuestos de absorción UV fue descrita recientemente (Libkind *et al.*, 2004b) asociada a la estimulación con luz intensa o en mayor medida a la exposición a RUV. Se observó que en la mayoría de los casos se trataba de un compuesto único de absorción máxima dentro del rango del UVB (a 310 nm). El mismo fue identificado como micosporina-glutaminol-glucósido (MGG) (Fig. 2), nunca antes encontrado en hongos basidiomicéticos (Sommaruga *et al.*, 2004). Nuestros experimentos indicaron que la acumulación de micosporinas en levaduras crecidas bajo RUV puede alcanzar valores mayores a los observados para pigmentos carotenoides (hasta un 0,5% en peso seco) (Libkind *et al.*, 2003). Una producción elevada de MIC estimulada por RUV es un punto a favor de su papel fotoprotector en la naturaleza. Sin embargo, no todas las especies de levaduras son capaces de

sintetizar MIC y su presencia en estos MO parece estar más relacionada a determinados grupos filogenéticos que a factores ambientales (Libkind et al., 2005).

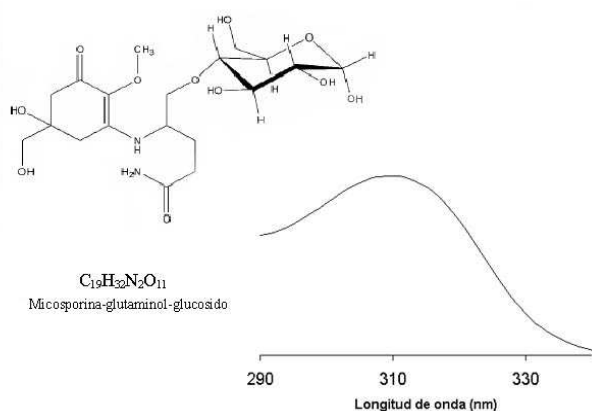


Figura 2: Estructura molecular y espectro de absorción del compuesto micosporina-glutaminol-glucósido encontrado en levaduras.

Conclusiones

Las estrategias de fotoprotección en levaduras no se encuentran aún completamente dilucidadas. Aunque los pigmentos carotenoides son evidentes metabolitos antioxidantes y la absorción de las micosporinas dentro del rango del UV sugiere su papel fotoprotector, las evidencias acumuladas hasta el momento no son suficientes para concluir que se traten de los principales mecanismos de reducción del daño producido por el RUV. Existen especies de levaduras que no presentan ninguno de estos mecanismos y aún así se encuentran en ambientes expuestos a alta RUV (Libkind et al., *en preparación*). Es posible que posean estrategias alternativas de fotoprotección, como una elevada síntesis de enzimas secuestradoras de ROS, una alta capacidad de reparación de los daños producidos por la RUV y/o una disminución en la síntesis de moléculas sensibles a los ROS (ej. lípidos).

Las levaduras mejor adaptadas a ambientes extremos pertenecen en general a los basidiomicetes. No parece casual que las levaduras pigmentadas y/o productoras de micosporinas pertenezcan en su mayoría a este grupo taxonómico.

Referencias

Bandaranayake W. Mycosporines: are they nature's sunscreens?. *Nat Prod Repts*, 15: 159-172, 1998

Batra PP, Rilling HC. On the mechanism of photoinduced carotenoid synthesis: aspects of the photoinductive reaction. *Arch Biochem Biophys*, 107:485-492, 1964

Belitz HD, Grosch W. Carotenoids. In: *Food Chemistry* (2nd Ed.). Springer-Verlag, Berlin. 1987, 188-198

Bhosale P. Environmental and cultural stimulants in the production of carotenoids from microorganisms. *Appl Microbiol Biotechnol*, 63:351-361, 2004

Böhm GA, Pfeleiderer W, Böger P, Scherer S. Structure of a novel oligosaccharide-mycosporine-amino acid ultraviolet A/B sunscreen pigment from the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *J Biol Chem*, 270:8536-8539, 1995

Britton G. Structure and properties of carotenoids in relation to function. *FASEB J*, 9:1551-1558, 1995

Cockell CS, Knowland K. Ultraviolet radiation screening compounds. *Biol Rev*, 74:311-345, 1999

Davoli P, Weber RWS. Identification and quantification of carotenoid pigments in aeciospores of edaisy rust fungus, *Puccinia distincta*. *Phytochem*, 60:309-313, 2002

Ehling-Schulz M, Bilger W, Scherer S. UV-B induced synthesis of photoprotective pigments and extracellular polysaccharides in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *J Bacteriol*, 179(6):1940-1945, 1997

Goodwin TW. Carotenoids in fungi and non-photosynthetic bacteria. *Prog Ind Microbiol*, 11:29-88, 1972

Gorbushina A. Microcolonial fungi: survival potential of terrestrial vegetative structures. *Astrobiol*, 3(3):543-54, 2003

Hada M, Tada M, Tour H. UV-B-induced absorbance changes in the yeast *Rhodotorula minuta*. *J Photochem Photobiol*, 17:127-134, 1993

Haring RW, Shropshire W. Photocontrol of carotenoid biosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol* 31:217-238, 1980

Hirayama O, Nakamura K, Hamada S, Kobayashi Y. Singlet oxygen quenching ability of naturally occurring carotenoids. *Lipids*, 29:149-150, 1994

Johnson EA, Schroeder WA. Astaxanthin from the yeast *Phaffia rhodozyma*. *Stud Mycol*, 38:81-90, 1995a

Johnson EA, Schroeder WA. Microbial carotenoids. *Adv Biochem Eng Biotech*, 53:119-178, 1995b

Libkind D, Brizzio S, Ruffini A, Gadanho M, van Broock M, Sampaio JP. Molecular characterization of carotenogenic yeasts from aquatic environments in Patagonia Argentina. *Anton Leeuw Int J G*, 84(4):313-322, 2003

Libkind D, Brizzio S, van Broock MR. *Rhodotorula mucilaginosa*, a carotenoid producing yeast strain from a Patagonian high altitude lake. *Folia Microbiol*, 49(1):19-25, 2004a

Libkind D, Pérez P, Sommaruga R, Diéguez MC, Ferraro M, Brizzio S, Zagarese H, van Broock M. Constitutive and UV-inducible synthesis of photoprotective compounds (carotenoids and mycosporines) by freshwater yeasts. *Photochem Photobiol Sci*, 3(3):281-286, 2004b

Libkind D, Sommaruga R, Zagarese H, van Broock MR. Mycosporines in carotenogenic native yeasts from Patagonia, Argentina. *Syst. Appl. Microbiol*. 28:749-754, 2005

Libkind D, Gadanho M, van Broock MR, Sampaio JP. Yeast biodiversity at high altitude lakes from Patagonia (Argentina). *En preparación*

Moore MM, Breedveld MW, Autor AP. The role of carotenoids in preventing oxidative damage in the pigmented yeast, *Rhodotorula mucilaginosa*. *Arch Biochem Biophys*, 270(2):419-431, 1989

Munkres KD. Aging of fungi. *Rev Biol Res Aging*, 4:29-40, 1990

Nam HS, Cho YS, Rhee JS. High-performance liquid chromatographic analysis of major carotenoids from *Rhodotorula glutinis*. *J Chrom*, 448:445-447, 1988

- Nelis HJ, De Leenheer AP. Microbial sources of carotenoid pigments used in food and feeds. *J Appl Bacteriol*, 70:181-191, 1991
- Perrier V, Dubreucq E, Galzy P. Fatty acid and carotenoid composition of *Rhodotorula* stains. *Arch Microbiol*, 164:173-179, 1995
- Roy S. Strategies for the minimisation of UV-induced damage. In: S. de Mora, S. Demers and M. Vernet (Eds.). *The effects of UV Radiation in the Marine Environment.. Cambridge Environmental Chemistry Series (10)*. Cambridge University Press, Cambridge, 2000, 177-205
- Sakaki H, Nakanishi T, Komemushi S, Namikawa K, Miki W. Torularhodin as a potent scavenger against peroxyl radicals isolated from a soil yeast, *Rhodotorula glutinis*. *J Clin Biochem Nutr*, 30:1-10, 2002
- Sakaki H, Nakanishi T, Satonaka K, Miki W, Fujita T, Komemushi S. Properties of a high-torularhodine-producing mutant of *Rhodotorula glutinis* cultivated under Oxidative Stress. *J Biosci Bioeng*, 89(2):203-205, 2000
- Sakaki H, Nakanishi T, Tada A, Miki W, Komemushi S. Activation of torularhodin production by *Rhodotorula glutinis* using weak white light irradiation. *J Biosci Bioeng*, 92(3):294-297, 2001
- Schroeder WA, Jonson EA. Carotenoids protect *Phaffia rhodozyma* against singlet oxygen damage. *J Ind Microbiol*, 14:502-507, 1995
- Schroeder WA, Jonson EA. Antioxidant role of carotenoids in *Phaffia rhodozyma*. *J General Microbiol*, 139:907-912, 1993
- Shick JM, Dunlap WC. Mycosporine-like amino acids and related gadusols: biosynthesis, accumulation, and UV-protective functions in aquatic organisms. *Annu Rev Physiol*, 64:223-262, 2002
- Simpson KL, Nakayama TOM, Chichester CO. Biosynthesis of yeast carotenoids. *J Bacteriol*, 88:1688-1694, 1964
- Sommaruga R, Libkind D, van Broock M, Whitehead K. A mycosporine from two freshwater *Rhodotorula* yeast species. *Yeast*, 12:1077-1081, 2005
- Tada M. Methods for investigating photoregulated carotenogenesis. *Methods Enzymol*, 214:269-283, 1993
- Tada M, Shiroishi M. Mechanism of photoregulated carotenogenesis in *Rhodotorula minuta* l. Photocontrol of carotenoid production. *Plant Cell Phys*, 23(3):541-547, 1982
- Trione EJ, Leach CM, Mutch JT. Sporogenic substances isolated from fungi. *Nature*, 212:163-164, 1966
- Vincent WF, Neale PJ. Mechanisms of UV damage to aquatic organisms. In: S. de Mora, S. Demers and M. Vernet (Eds.). *The effects of UV Radiation in the Marine Environment*. Cambridge Environmental Chemistry Series no. 10, Cambridge University Press, Cambridge. 2000, 149-176
- Volkman M, Whitehead K, Rutters H, Rullkotter J, Gorbushina A. Mycosporine-glutamicol-glucoside: a natural UV-absorbing secondary metabolite of rock-inhabiting microcolonial fungi. *Rapid Commun Mass Spectrom*, 17: 897-902, 2003
- Yamamoto HY, Bassi R. Carotenoids: Localization and function. In: D.R. Ort and C.F. Yocum (Eds.). *Oxygenic Photosynthesis: the Light Reactions*. Kluwer Academic Publ. The Netherlands. 1996, 539-563
- Young H, Patterson VJ. A UV protective compound from *Glomerella cingulata*-a mycosporine, *Phytochem*, 21:1075-1077, 1982