

藻類学最前線



シアノバクテリアがもつクロロフィルの A to F

大久保智司

藻類, シアノバクテリア, 植物を含む全ての酸素発生型光合成生物において, クロロフィル (Chl) は光の捕集, 励起エネルギーの移動, 光エネルギーから化学エネルギーへの変換という役割を担う重要な色素である。光合成に利用されるクロロフィルには複数の種類が存在し, 発見された順番とその構造から Chl *a*, Chl *b*, Chl *c*... やジビニルクロロフィル (DVChl) *a* などと名前が付けられている。かつては, 緑色植物やその二次共生藻類が Chl *a* と Chl *b* をもち, 不等毛藻類やクリプト藻類などが Chl *a* と *c* をもつというように光合成色素に多様性が存在するのに対し, 紅藻類や灰色藻類, 原核光合成生物であるシアノバクテリアは Chl *a* だけをもつと考えられていた。しかし, 1990 年代以降, シアノバクテリアの中にも Chl *a* 以外の色素をもつ生物も発見されてきた。特に 2010 年に発見されたばかりの非常に新しい色素もシアノバクテリア由来である。その結果, 現在では酸素発生型光合成生物の中でシアノバクテリアが最も多様なクロロフィルをもつ系統群であると言える (表 1)。ここでは, シアノバ

クテリアがもつクロロフィルの多様性とそれらの特徴について述べる。

クロロフィルの多様性

クロロフィルはマグネシウムを配位した環状テトラピロールの金属錯体分子であり, 酸素発生型光合成生物がもつ主なクロロフィルとして, 分子構造や吸収スペクトルの違いから現在のところ Chl *a*, *b*, *c* (*c*₁, *c*₂, *c*₃), *d*, *f*, DVChl *a*, *b*, マグネシウム 3, 8-ジビニルフェオポルフィリン *a*₅ モノメチルエステル (MgDVP) が知られている。このうち, Chl *c* を除く全てのクロロフィルがシアノバクテリアに見られる (表 1)。ここで Chl *e* が飛ばされていることに気づかれるかもしれない。1940 年代に H. H. Strain の未発表データ中で 2 種の黄緑色藻 (*Tribonema bombycinum*, *Vaucheria hamata*) から抽出した色素に Chl *e* の名が与えられたようだが, その色素が分離された記録はなく, 構造や特性あるいは天然に存在するののかもよくわかっていない (Li &

表 1. シアノバクテリアと真核藻類におけるクロロフィルの分布

| | Chl <i>a</i> | DVChl <i>a</i> | Chl <i>b</i> | DVChl <i>b</i> | Chl <i>c</i> | MgDVP | Chl <i>d</i> | Chl <i>e</i> | Chl <i>f</i> |
|---|--------------|----------------|--------------|----------------|--------------|-------|--------------|--------------|--------------|
| シアノバクテリア | | | | | | | | | |
| 多くのシアノバクテリア | ○ | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Prochloron</i> | ○ | - | ○ | - | - | ○ | - | - | - |
| <i>Prochlorothrix</i> | ○ | - | ○ | - | - | - | - | - | - |
| <i>Prochlorococcus</i> | - | ○ | - | ○ | - | △ | - | - | - |
| <i>Acaryochloris</i> | ○ | - | - | - | - | △ | ○ | - | - |
| <i>Halomicronema hongdechloris</i> | ○ | - | - | - | - | - | - | - | ● |
| Strain KC1 | ○ | - | - | - | - | - | - | - | ● |
| <i>Leptolyngbya</i> sp. JSC-1 他 5 株* | ○ | - | - | - | - | - | ● | - | ● |
| <i>Chlorogloeopsis fritschii</i> PCC 6912 | ○ | - | - | - | - | - | ● | - | ● |
| 真核藻類 | | | | | | | | | |
| 灰色植物門 | ○ | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 紅色植物門 | ○ | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 緑色植物門 | ○ | - | ○ | - | - | △ | - | - | - |
| クリプト植物門 | ○ | - | - | - | ○ | - | - | - | - |
| 不等毛植物門 | ○ | - | - | - | ○ | - | - | - | - |
| <i>Tribonema bombycinum</i> | ○ | - | - | - | ○ | - | - | ○? | - |
| <i>Vaucheria hamata</i> | ○ | - | - | - | ○ | - | - | ○? | - |
| ハプト植物門 | ○ | - | - | - | ○ | - | - | - | - |
| 渦鞭毛植物門 | ○ | - | △ | - | ○ | - | - | - | - |
| ユーグレナ植物門 | ○ | - | ○ | - | - | - | - | - | - |
| クロララクニオン植物門 | ○ | - | ○ | - | - | - | - | - | - |

○: もっている, △: もっている種・株もある, ●: 生育 (培養) 条件によってはもつ *Gan et al. 2015

Chen 2015)。

各クロロフィルを構造で大別するとクロリン環をもつ Chl *a*, *b*, *d*, *f*, DVChl *a*, *b* (図 1A) とポルフィリン環をもつ Chl *c*, MgDVP (図 1B) に分けられる。前者の構造について Chl *a* を基本として考えると, Chl *b* は 7 位の炭素に結合するメチル基がホルミル基に置換したものであり, Chl *d* は 3 位の炭素に結合するビニル基が, Chl *f* は 2 位の炭素に結合するメチル基がそれぞれホルミル基に置換したものである。また, DVChl *a* と *b* はそれぞれ Chl *a* と Chl *b* の 8 位のエチル基がビニル基に置換し, 3 位と 8 位に 2 つのビニル基をもつ。このような構造の違いは各色素の吸収スペクトルを変化させる。クロリン型クロロフィルは波長 400–500 nm の青色光領域 (ソーレー帯) と 600–750 nm の赤色–遠赤色光領域 (Q_y 帯) に大きな吸収をもつ。Chl *a* は 100% メタノール中で 433 nm と 666 nm に吸収極大をもつが, 例えば Chl *b* ではソーレー帯の吸収極大がより長波長側 (469 nm) にあり, Q_y 帯の吸収極大がより短波長側 (652 nm) にある (図 1C)。Chl *d* ではソーレー帯の吸収範囲が広く 400 nm と

455 nm 付近に極大をもち, Q_y 帯の吸収極大は 698 nm, また Chl *f* ではソーレー帯と Q_y 帯の吸収極大がそれぞれ 406 nm と 706 nm となっている (全て 100% メタノール中, 図 1C)。Chl *d* と *f* はともに Q_y 帯の吸収極大が Chl *a* に比べて長波長側にずれている (レッドシフトしている) ことから”レッドシフトクロロフィル (red-shifted chlorophyll)” とも呼ばれている。DVChl *a*, *b* はそれぞれ Chl *a*, *b* と比べると, Q_y 帯の吸収極大はほとんど変化せず, ソーレー帯の吸収極大が 8–10 nm レッドシフトしている (Morel *et al.* 1993)。ポルフィリン環をもつ MgDVP (図 1B) はクロロフィルの生合成中間体であるためすべての光合成生物に含まれているが, 一般的に光合成の主要色素ではなく一部の生物でのみ光合成に利用されている。その吸収スペクトルと構造は褐藻類などがもつ Chl *c*₂ と類似しており, 90% アセトン中で 438 nm に吸収極大をもつ (Larkum *et al.* 1994)。

原核緑藻と呼ばれた生物

シアノバクテリアは酸素発生型光合成をおこなう唯一の原核生物であり, Chl *a* とフィコビル色素をもつものであると長い間考えられてきた。しかし 1970 年代, サンゴ礁海域に生息する群体ボヤの共生生物として発見された *Prochloron* は, 複数のクロロフィルをもつ初めての原核光合成生物であることが報告された (Lewin & Cheng 1989)。この生物は Chl *a* と *b* をもち, フィコビルを欠くことからシアノバクテリア (藍色植物門) とは異なる原核緑色植物門が提唱された。その後オランダの淡水湖沼で分離された *Prochlorothrix* などもまた Chl *a* と *b* をもちフィコビルを欠くことから原核緑藻とされ, これらは緑色植物の葉緑体祖先生物であると考えられていた。しかし, 1990 年代に入って分子系統学的解析が行われると, このような Chl *a+b* タイプの原核生物はシアノバクテリアの単系統群に含まれた (Urbach *et al.* 1992; 図 2)。これによって, シアノバクテリアの中に Chl *a* と *b* をもつ生物がいることが明らかとなったのである。

特に *Prochloron* は Chl *a* と *b* に加えて MgDVP をもつことが分かっている。この色素は *Prochlorothrix* や後述する *Prochlorococcus*, *Acaryochloris* にも検出されるが, 含まれる量は微量であり光合成色素としては機能していない (おそらくクロロフィル合成中間体の蓄積と考えられる)。しかし *Prochloron* では MgDVP の量が総クロロフィルの 4–15% にあたることや, 光合成光捕集に利用されていることが報告されている (Larkum *et al.* 1994)。MgDVP は構造的に Chl *c*₂ に類似しているため (図 1B), シアノバクテリアの中にも Chl *c* 様の色素を光合成のために利用するものがあるということになる。

一方, *Prochlorococcus* は他の生物と異なり DVChl *a* と *b* をもち, 通常の Chl *a* はもたない (Partensky *et al.* 1999)。これは酸素発生型光合成において Chl *a* でなければならないと考えられていた反応中心色素が他の色素に置換可

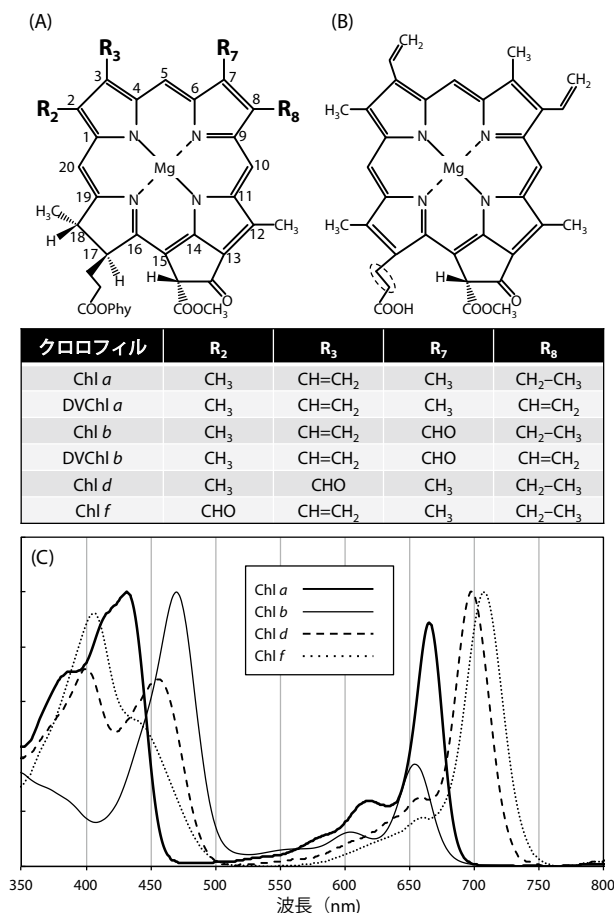


図 1. シアノバクテリアがもつクロロフィルの分子構造と吸収スペクトル A. クロリン環をもつクロロフィルの構造。B. MgDVP の構造。点線で囲んだ部分が二重結合になると Chl *c*₂ になる。C. Chl *a*, *b*, *d*, *f* の吸収スペクトル (100% メタノール中)。

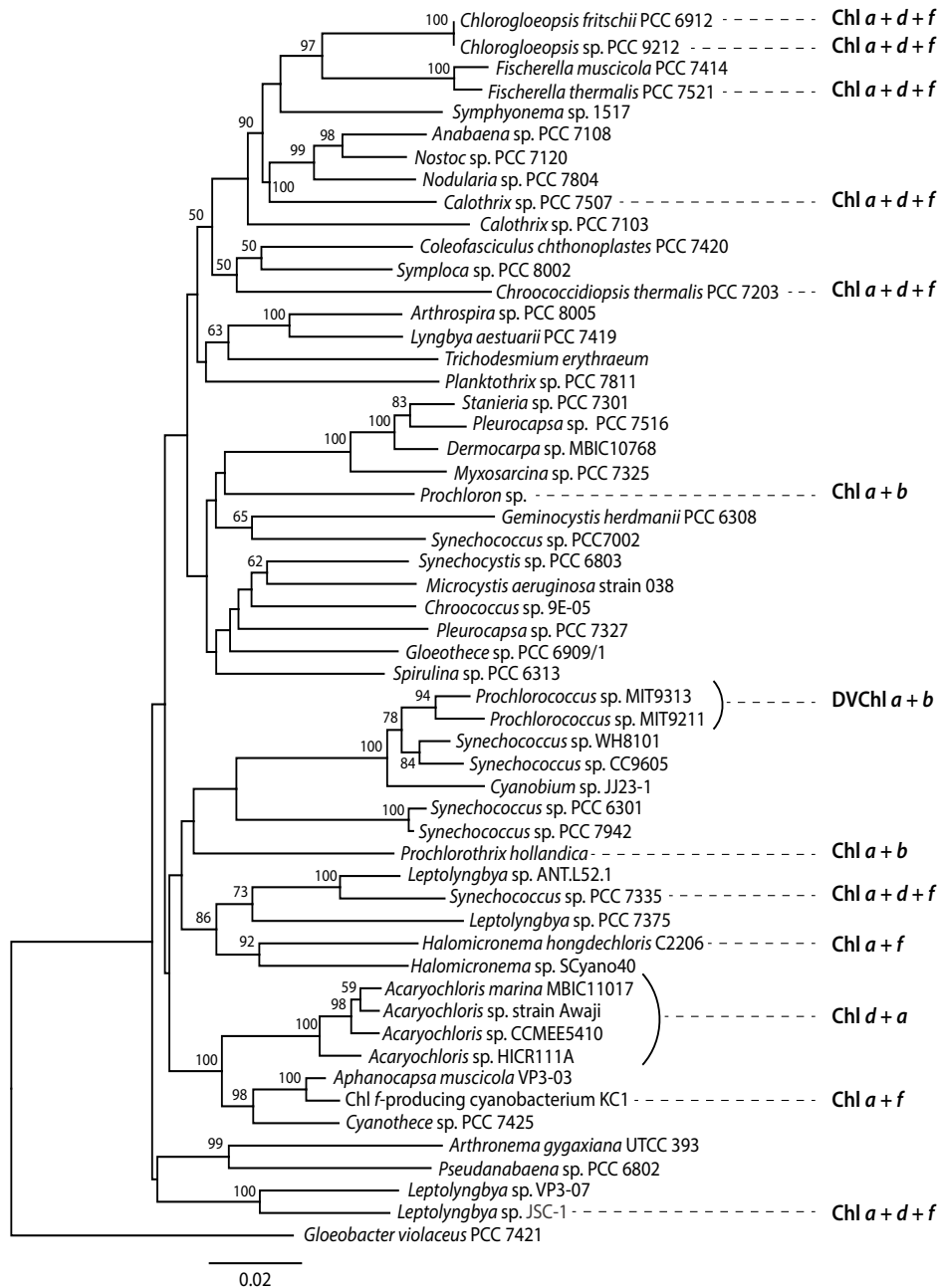


図2. シアノバクテリアの16S rRNA 遺伝子に基づく分子系統樹。ギャップを除いた1059 bpを用いて近隣接合法で作製した。ブートストラップ確率（1000回試行）は50%以上のみ示す。

能であることを示した最初の例であり、*Prochlorococcus* は現在でも全ての藻類、植物、シアノバクテリアの中で唯一Chl *a*をもたない生物である。このように、シアノバクテリアの光合成色素は他の光合成生物と比べ物にならないほど多様である。

Acaryochloris とクロロフィル *d*

Chl *d* は最初、一部の紅藻がもつ第2の色素として報告された (Manning & Strain 1943)。しかし同じ紅藻からでも

常に検出されるわけではなく再現性が取れないことや、Chl *a*の酸化によって生成され得ることから、色素抽出時の人工産物であり天然には存在しないのではないかと言われていた。しかし、1990年代に熱帯パラオのサンゴ礁で群体ボヤから分離されたシアノバクテリア *Acaryochloris marina* はChl *d*を主要色素（総クロロフィルの95%以上）としており、発見から約60年の時を経てChl *d*が天然に存在することが示された (Miyashita *et al.* 1996, 2014)。 *A. marina* は、少なくとも光化学系Iにおいては反応中心色素がChl *a*では

なく Chl *d* に置き換わっており、*Prochlorococcus* に続いて反応中心クロロフィルが置換可能であるということが示された生物である。また、*Acaryochloris* は波長域 700–750 nm の遠赤色光だけで光合成による生育が可能であり、それまで利用できないと考えられていた遠赤色光を有効に利用できる酸素発生型光合成生物である。この *Acaryochloris* の性質は、Chl *d* の Q_y 帯の吸収極大が Chl *a* に比べて約 30 nm レッドシフトしているためであると考えられる。

Acaryochloris marina の発見以降、これまでに様々な場所で *Acaryochloris* 属のシアノバクテリアが見つかる (Murakami *et al.* 2004, Mohr *et al.* 2010, Larkum *et al.* 2012, Loughlin *et al.* 2013)。特に淡路島沿岸の紅藻から同属のシアノバクテリアが分離されたことから、最初に紅藻から検出された Chl *d* は表面に付着する *Acaryochloris* に由来するものであることが示唆された。筆者らは DNA や Chl *d* を環境中から検出することで、*Acaryochloris* が宿主や付着基質を選ばずどこにでも分布し得ることを示した (Ohkubo *et al.* 2006, Ohkubo & Miyashita 2012, Kashiyama *et al.* 2008)。これらの結果から、*Acaryochloris* は海洋の沿岸環境では地球上のあらゆる場所に分布していると考えられる。これまでに分離された *Acaryochloris* は全て細胞の形態や色素組成が類似しており、16S rRNA 遺伝子を用いた分子系統解析でも単系統群を形成する (図 2)。一方、後述するように *Acaryochloris* とは属レベルで異なる複数のシアノバクテリアで Chl *d* をもつものが近年報告されている (Gan *et al.* 2014, 2015)。しかしそれらの株は、白色光培養では Chl *d* を全くもたず、遠赤色光だけで培養ときに微量の Chl *d* (総クロロフィルの 2% 未満) が検出されるのみである。したがって、光化学系内の大部分のクロロフィルが恒常的に Chl *a* から Chl *d* に置き換わるという進化は、比較的最近、*Acaryochloris* に一度だけ起こったものと考えられる。

もう一つのレッドシフトクロロフィル

Chl *f* は 2010 年に発見された最も新しいクロロフィルであり、Chl *d* よりもさらに長波長の遠赤色光を吸収することができる。オーストラリア沿岸で海水や紅藻から *Acaryochloris* の新しい株を分離した研究グループは、遠赤色光によるスクリーニングのため単色の LED を用いて培養を行っていた (Mohr *et al.* 2010, Larkum *et al.* 2012)。おそらくその流れでシャーク湾のストロマトライトを対象として遠赤色 LED による粗培養が行われた結果、全く新規なレッドシフトクロロフィルが発見された (Chen *et al.* 2010)。すなわち、Chl *f* 発見の契機になったのは、Chl *d* をもつ *Acaryochloris* の研究だったと言える。著者らは同時期に、淡水環境である琵琶湖で *Acaryochloris* を探索しており、やはり遠赤色光 (波長 720 nm) の LED を用いた培養を行っていた。その結果、目的としていた淡水性の *Acaryochloris* に加えて Chl *f* をもつシアノバクテリアが分離された (Miyashita *et al.* 2014)。オーストラリアで分離さ

れた *Halomicronema hongdechloris* が海洋性で糸状体のシアノバクテリアであるのに対し、琵琶湖で分離されたシアノバクテリア KC1 株は淡水性で単細胞のシアノバクテリアであった。この 2 株に加えて現在までにさらに 7 株の Chl *f* をもつシアノバクテリアが報告されている (Airs *et al.* 2014, Gan *et al.* 2014, 2015)。これら 7 株は生育環境や細胞の形態、分子系統的にも互いに異なっており (図 2)、Chl *f* をもつ生物は多系統であることが明らかとなった。現時点で、少なくとも 8 属 8 種のシアノバクテリアから Chl *f* が確認されている。

これらの Chl *f* をもつシアノバクテリア全てに共通する特徴として、遠赤色光の単色 LED (720–750 nm) 下では総クロロフィルの数–10% の Chl *f* をもつが、他の波長の光を照射すると Chl *f* が減少、あるいは全く無くなってしまふ。筆者らの実験では Chl *f* を含む KC1 株を白色蛍光灯下に移すと数日で Chl *f* 比が速やかに減少し、約 1 ヶ月で Chl *f* が全く検出されなくなったが、その株を遠赤色光 LED 下に移すと約 2 週間で Chl *f* 比が元のレベルまで回復した (Miyashita *et al.* 2014)。同様の現象は他の Chl *f* 産生シアノバクテリアでも見られ、*Chlorogloeopsis fritschii* PCC 6912 では遠赤色光を含む光で培養した時、*Leptolyngbya* sp. JSC-1 など 6 株では遠赤色光 LED で培養した時に、Chl *f* に加えて微量の Chl *d* が誘導されたと報告された (Airs *et al.* 2014, Gan *et al.* 2015)。また、JSC-1 株は光化学系 I、II とフィコビリソームの一部のサブユニットを、遠赤色光とそれ以外の光条件で使い分けしていることがわかっている (Gan *et al.* 2014)。遠赤色光特異的に発現するこれらの遺伝子は、RfpA という赤色・遠赤色光受容体の遺伝子とともにゲノム上で遺伝子クラスターを形成している。遺伝子クラスターには RfpA, RfpB, RfpC という遺伝子群も含まれているが、このクラスターは他の Chl *d, f* 産生シアノバクテリアにも存在しており、遠赤色光条件下における光合成系の置換と色素組成変化に関わっていると予想される (Gan *et al.* 2015, Zhao *et al.* 2015)。光合成における Chl *f* の機能的な役割はまだよくわかっていないが、反応中心色素とは考えにくいこと (Akutsu *et al.* 2011)、にも関わらず含有するシアノバクテリアが遠赤色光下で生育可能なことから、アンテナ色素として機能し反応中心の Chl *a* にエネルギーを渡しているのではないかと考えている。

新たなクロロフィルはまだ見つかるか

ここまで述べてきたように、シアノバクテリアは多様なクロロフィルをもち光合成に利用している。海洋、湖沼、陸上、温泉、寒冷地、乾燥地など非常に広範囲な環境に分布するシアノバクテリアは、多様な光環境に適応するために色素を多様化させてきたと考えられる。シアノバクテリアの細胞内において、Chl *a* は波長 435 nm 付近の青色光と 680 nm 付近の赤色光を主に吸収する。例えば Chl *b* は青色光領域の吸収波長がレッドシフト、赤色光領域の吸収波長がブ

ルーシフトしているため、Chl *a* と *b* をもつ *Prochloron* は青色、赤色光領域の両方でより広範囲の波長の光を吸収できる (Chen & Blankenship 2011)。また、DVChl *a, b* はソーレー帯の吸収極大が Chl *a, b* に比べて 10 nm ほどレッドシフトしているため、*Prochlorococcus* は 450–500 nm の青色光を他のシアノバクテリアよりも効率よく光合成に利用できる。*Prochlorococcus* が主に分布している貧栄養な外洋の深い場所では、まさにこの波長域の青色光が卓越しており、*Prochlorococcus* はジビニルクロロフィルを用いることでその環境に適応していると考えられる (Partensky *et al.* 1999, Stomp *et al.* 2007)。また、Chl *d* や *f* のようなレッドシフトクロロフィルを用いることで、他のクロロフィルや光合成色素が吸収できない光を吸収し利用することができる。例えば群体ボヤの表面に付着する *Acaryochloris* は、ホヤ体腔内に共生する *Prochloron* が吸収せずに透過してきた波長 700 nm 以上の遠赤色光を利用していると考えられている (Kühl *et al.* 2005)。Chl *f* の生態的役割はまだわかっていないが、特定の条件下で誘導されるという特徴が環境中で重要な意味をもつのではないかと考えられる。

シアノバクテリアがもつクロロフィルは Chl *a* から Chl *f* で全てなのだろうか？ これまでに 2000 種以上のシアノバクテリアが知られているが、詳細な色素組成分析が行われているのはごく一部にすぎない。また、Chl *f* のように特定の培養条件下で初めて発見される色素もあり、既知のシアノバクテリアの中にも隠された色素がまだ存在する可能性が考えられる。あるいは既知のクロロフィルについても、自然環境中では我々がまだ知らない生態学的な役割を担っているかもしれない。新たな色素の発見やその特性を明らかにすることは、光合成の仕組みを解明するのに大きく寄与するであろう。また、光合成生物や色素の進化、多様化についてさらなる理解が進むと考えられる。今後も新たなクロロフィルやシアノバクテリアの発見が続くと期待したい。

引用文献

- Akutsu, S., Fujinuma, D., Furukawa, H., Watanabe, T., Ohnishi-Kameyama, M., Ono, H., Ohkubo, S., Miyashita, H., & Kobayashi, M. 2011. Pigment analysis of a chlorophyll *f* containing cyanobacterium strain KC1 isolated from Lake Biwa. *Photomed. Photobiol.* 33: 35–40.
- Airs, R. L., Temperton, B., Sambles, C., Farnham, G., Skill, S. C. & Llewellyn, C. A. 2014. Chlorophyll *f* and chlorophyll *d* are produced in the cyanobacterium *Chlorogloeopsis fritschii* when cultured under natural light and near-infrared radiation. *FEBS Letters* 588: 3770–3777.
- Chen, M., Schliep, M., Willows, R., Cai, Z.-L., Neilan, B. A. & Scheer, H. 2010. A red-shifted chlorophyll. *Science* 329: 1318–1319.
- Chen, M. & Blankenship, R. E. 2011. Expanding the solar spectrum used by photosynthesis. *Trends Plant Sci.* 16: 427–431.
- Gan, F., Zhang, S., Rockwell, N. C., Martin, S. S., Lagarias, J. C. & Bryant, D. A. 2014. Extensive remodeling of a cyanobacterial photosynthetic apparatus in far-red light. *Science* 345: 1312–1317.
- Gan, F., Shen, G. & Bryant, D. A. 2015. Occurrence of far-red light photoacclimation (FaRLiP) in diverse cyanobacteria. *Life* 5: 4–24.
- Kashiyama, Y., Miyashita, H., Ohkubo, S., Ogawa, N. O., Chikaraishi, Y., Takano, Y., Suga, H., Toyofuku, T., Nomaki, H., Kitazato, H., Nagata, T. & Ohkouchi, N. 2008. Evidence of global chlorophyll *d*. *Science* 321: 658.
- Kühl, M., Chen, M., Ralph, P. J., Schreiber, U. & Larkum, A. W. D. 2005. A niche for cyanobacteria containing chlorophyll *d*. *Nature* 433: 820.
- Larkum, A. W. D., Scramuzzi, C., Cox, G. C., Hiller, R. G. & Turner, A. G. 1994. Light-harvesting chlorophyll *c*-like pigment in *Prochloron*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 679–683.
- Larkum, A. W. D., Chen, M., Li, Y., Schliep, M., Trampe, E., West, J., Salih, A. & Kühl, M. 2012. A novel epiphytic chlorophyll *d*-containing cyanobacterium isolated from a mangrove-associated red alga. *J. Phycol.* 48: 1320–1327.
- Lewin, R. A. & Cheng, L. 1989. *Prochloron* – a microbial enigma. Chapman and Hall, New York.
- Li, Y. & Chen, M. 2015. Novel chlorophylls and new directions in photosynthesis research. *Functional Plant Biol.* 42: 493–501.
- Loughlin, P., Lin, Y. & Chen, M. 2013. Chlorophyll *d* and *Acaryochloris marina*: current status. *Photosyn. Res.* 116: 277–293.
- Manning, W. M. & Strain, H. H. 1943. Chlorophyll *d*, a green pigment of red algae. *J. Biol. Chem.* 151: 1–19.
- Miyashita, H., Ikemoto, H., Kurano, N., Adachi, K., Chihara, M. & Miyachi, S. 1996. Chlorophyll *d* as a major pigment. *Nature* 383: 402.
- Miyashita, H., Ohkubo, S., Komatsu, H., Sorimachi, Y., Fukayama, D., Fujinuma, D., Akutsu, S. & Kobayashi, M. 2014. Discovery of chlorophyll *d* in *Acaryochloris marina* and chlorophyll *f* in a unicellular cyanobacterium, strain KC1, isolated from Lake Biwa. *J. Phys. Chem. Biophys.* 4: 149.
- Mohr, R., Vosz, B., Schliep, M., Kurz, T., Maldener, I., Adams, D. G., Larkum, A. D. W., Chen, M. & Hess, W. R. 2010. A new chlorophyll *d*-containing cyanobacterium: evidence for niche adaptation in the genus *Acaryochloris*. *ISME J.* 4: 1456–1469.
- Morel, A., Ahn, Y. H., Partensky, F., Vaulot, D. & Claustre, H. 1993. *Prochlorococcus* and *Synechococcus*: A comparative study of their optical properties in relation to their size and pigmentation. *J. Mar. Res.* 51: 617–649.
- Murakami, A., Miyashita, H., Iseki, M., Adachi, K. & Mimuro, M. 2004. Chlorophyll *d* in an epiphytic cyanobacterium of red algae. *Science* 303: 1633.
- Ohkubo, S., Miyashita, H., Murakami, A., Takeyama, H., Tsuchiya, T. & Mimuro, M. 2006. Molecular detection of epiphytic *Acaryochloris* spp. on marine macroalgae. *Appl. Environ. Microbiol.* 72: 7912–7915.
- Ohkubo, S. & Miyashita, H. 2012. Selective detection and phylogenetic diversity of *Acaryochloris* spp. that exist in association with didemnid ascidians and sponge. *Microbes Environ.* 27: 217–225.
- Partensky, F., Hess, W. R. & Vaulot, D. 1999. *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 63: 106–127.
- Stomp, M., Huisman, J., Stal, L. J. & Matthijs, H. C. P. 2007. Colorful niches of phototrophic microorganisms shaped by vibrations of the water molecule. *ISME J.* 1: 271–282.
- Urbach, E., Robertson, D. & Chisholm, S. W. 1992. Multiple evolutionary origins of prochlorophytes within the cyanobacterial radiation. *Nature* 355: 267–269.
- Zhao, C., Gan, F., Shen, G. & Bryant, D. A. 2015. RfpA, RfpB, and RfpC are the master control elements of far-red light photoacclimation (FaRLiP). *Frontiers Microbiol.* 6: 1303.