

STEFAN GUMIŃSKI

## O FOTOMORFOGENEZIE U GLONÓW PRO- I EUKARIOTYCZNYCH

ABOUT PHOTOMORPHOGENESIS OF PRO- AND EUCARIOTIC ALGAE

W ostatnich latach ukazały się trzy syntetyczne opracowania poświęcone fotomorfogenezie u glonów. Są to następujące pozycje: Lüning K. Photomorphogenesis of reproduction in marine macroalgae [20], Dring M. J. and Luning K. Photomorphogenesis of marine macroalgae [6] i Dring M. J. Photocontrol of development in algae [5]. W niniejszym artykule wykorzystano te opracowania oraz szereg prac oryginalnych dotyczących morfogenezy tych organizmów.

### Fotoperiodyzm

Zajmowano się głównie glonami makroskopowymi: krasnorostami, brunatnicami i zielenicami. Badania przeprowadzano przede wszystkim na gatunkach morskich. Lüning [20] omawiając fotoperiodyzm u krasnorostów przytacza wyniki prac Dringa i Reutschlera wykonanych na *Porphyra tenera*. Reutschler [26] studiował wytwarzanie się monosporangiów i monospor u wymienionego wyżej krasnorostu. Okazało się, że sporangia tworzą się jedynie przy dniu nie dłuższym niż 10 godzin, przy czym szybkość reakcji fotoperiodycznej uzależniona jest od temperatury. Doświadczenia przeprowadzone ze światłem jasno- i ciemnoczerwonym wskazały na fitochrom jako fotoreceptor. Badania wykonane przez Lüninga [20] na *Bonnemaisonia hamifera* wykazały, że krasnorost ten wytwarza tetrasporangia tylko przy krótkim dniu i to w wąskim przedziale temperatury około 15°C tak, że w naturze tworzą się one w okolicy Helgolandu od października do grudnia. Inny gatunek tej samej rodziny mianowicie *Asparagopsis armata* tworzy tetrasporangia także jedynie przy krótkim dniu, gdy temperatura wynosi około

**Uwaga red.** Na życzenie autora pozostawiono pisownię „maximum” i terminologię „ciemna czerwień” w miejsce stosowanego terminu „daleka czerwień”.

15°C. Tenże sam autor [20] podaje, że u żyjących w Morzu Śródziemnym krasnorostów *Calosiphonia vermicularis* i *Acrosymphyton purpurifera* sporangia tworzą się tylko przy krótkim dniu; jednak przerywanie ciemności w nocy okazało się nieefektywne, co jest nietypowe dla fotoperiodyzmu.

U brunatnic obserwowano efekty fotoperiodyczne w rzędzie *Scytosiphonales*, w szczególności u *Scytosiphon lomentaria* [20]. W naturze plecha rosnąca pionowo uwalnia zoosporę przy dniu krótkim. W hodowli otrzymuje się z tych zarodników przy krótkim dniu nieregularne plechy, które następnie przekształcają się w plechy rosnące pionowo. Przy długim dniu powstają z zarodników plechy skorupiaste o regularnych kształtach. Pod działaniem krótkiego dnia ze skorupiastego tworzą się plechy wyrastające pionowo. Dring i Lüning [7, 8] przeprowadzili szczegółowe badania nad efektem fotoperiodycznym wywoływanym u tego gatunku przez światło niebieskie. Okazało się, że jednonuminutowa przerwa okresu ciemności światłem niebieskim (maximum efektywności przy 450 nm) w połowie szesnastogodzinnej nocy całkowicie znosi działanie długiej nocy. Natomiast światło czerwone i ciemnoczerwone nie powoduje takiego efektu. Następnie, po działaniu światła niebieskiego, naświetlanie światłem o różnej długości fal nie odwracało efektu światła niebieskiego. Wyniki te wskazują na to, że fotoreceptorem nie był fitochrom. W późniejszych badaniach ujawniono, że krytyczna długość dnia dla wytwarzania wyprostowanych plech wzrastała wraz z szerokością geograficzną i była skorelowana ujemnie z temperaturą. Koło Islandii nie tworzyły się one już przy 15°C, koło Helgolandu przy 20°C, a w Adriatyku przy 23°C. Tak więc w zależności od szerokości geograficznej wymienione wyżej temperatury były za wysokie.

Podobnie jak *Scytosiphon lomentaria* także inny przedstawiciel *Scytosiphonales* mianowicie *Petalonia zoostericola* z okolic Helgolandu wykazywała właściwości roślin krótkiego dnia. Jedynie przy dniu krótkim przetwarza ona plechy płaskie na wzniesione ku górze, a przerwa nocy znosi całkowicie indukcję rozwojową powodowaną długą nocą. W tym wypadku temperatura powyżej 10°C blokuje efekt fotoperiodyczny. U *Petalonia fascia* przy krótkim dniu tworzy się znacznie więcej plech wyprostowanych niż przy długim. Różnica jest tutaj zatem ilościowa a nie jakościowa.

U zielenic obserwowano efekty fotoperiodyczne w dwóch gatunkach: *Monostroma grevillei* i *M. undulatum*; u pierwszego gatunku zarodniki wytwarzane są przy krótkim dniu (8:16) i temperaturze 5 do 15°C. Długi dzień i przerywanie nocy hamuje wytwarzanie zarodników. Podobnie jest u *M. undulatum*, gatunek ten wymaga jednak temperatury niższej — powyżej 10°C następuje całkowite zahamowanie zarodnikowania [20 i 6].

Dring i West [9] przeprowadzili badania na krasnoroscie *Rhodochorton purpureum* obserwując reakcje fotoperiodyczne w zależności od szerokości geograficznej naturalnych stanowisk. Krytyczna długość dnia u okazów kalifornijskich dla wytwarzania tetrasporangiów wynosiła 9,5 h, podczas gdy u okazów z Alaski 14,5 h. Jednogodzinna przerwa w nocy u okazów południowych znosiła działanie długiej nocy, ale nie znosiła u okazów rosnących na północy przy przerwie w środku nocy czterynastogodzinnej. Inhibicja indukcji wywoływanej przez długą noc za-

chodziła pod wpływem światła czerwonego (maximum 662 nm) i niebieskiego (maximum 448 nm) i to w podobnym stopniu. Światło zielone (544 nm) i ciemnoczerwone (731 nm) nie było efektywne.

Jak wspomniano wyżej niektóre krasnorosty krótkiego dnia jak *Acrosymphyton* i *Cordylecharidia* nie wykazywały w ogóle efektu hamowania indukcji fotoperiodycznej przy przerywaniu nocy [5]. O ile brak reaktywności nie jest znany u roślin naczyniowych krótkiego dnia, to niektóre gatunki tych roślin długiego dnia wykazują podobną nieczułość w stosunku do przerw nocy [5]. Według Vince-Prue cytowanego przez Dringa [5] niektóre rośliny naczyniowe długiego dnia reagują raczej na długość dnia niż nocy, są więc nieczułe na przerywanie ciemności nocy. W ogólności trzeba sobie zdawać sprawę z tego, że pojęcia roślin długiego i krótkiego dnia względnie długiej i krótkiej nocy nie są precyzyjne.

### Efekty morfogeniczne nie związane z długością dnia i nocy

U zielenic i brunatnic stwierdzono, że typowy rozwój wymaga działania światła niebieskiego. Badania przeprowadzone przez Claussa [3] na zielenicy *Acetabularia mediterranea* wykazały, że o ile przy świetle niebieskim wzrost komórek i wytwarzanie „kapelusza“ przebiega normalnie, to przy czerwonym wzrost ustaje po pewnym czasie i „kapelusze“ się nie wytwarza. Hamujący wpływ czerwieni może być odwrócony działaniem światła niebieskiego. To samo odnosi się do produkcji suchej masy i zawartości w niej białka.

Brunatnica *Dictyota dichotoma* w świetle niebieskim rośnie normalnie (jak w „białym“) i wytwarza liczne włoski, w czerwonym lub zielonym wzrost jest osłabiony i włoski się nie wytwarzają. U brunatnic z rodzaju *Laminaria* w świetle niebieskim gametofity wytwarzają gamety, w czerwonym pozostają w stanie wegetatywnym. U innej brunatnicy mianowicie u *Scytosiphon lomentaria* w świetle niebieskim powstają plechy skorupiaste z licznymi włoskami, w zielonym lub czerwonym tworzą się plechy nitkowate, bez włosków [20].

Światło wpływa silnie na metabolizm glonów pro- i eukariotycznych. Według Dringa [5] wytwarzanie chloroplastów i chlorofilu u zielenic z rodzajów *Chlorella* i *Scenedesmus* odbywa się pod wpływem światła niebieskiego, natomiast u *Euglena* zachodzi przy różnych barwach światła.

Fikoerytryna wytwarza się u sinic i glonów eukariotycznych pod wpływem światła zielonego, fikocyjaniny — czerwonego (adaptacja chromatyczna).

Niebieskie światło stymuluje syntezę lub aktywność różnych enzymów, w szczególności aktywnych przy fotosyntezie i oddychaniu. Zbadano pod tym względem zielenice z rodzajów *Chlorella*, *Chlorogonium* [5] i *Acetabularia* [3] oraz krasnorosty z rodzajów *Acrochaetium* [32] i *Cyanidium* [30]. U *Acrochaetium* obserwowano wytwarzanie dehydrogenazy glukozo-6-fosforanowej i glukozo-6-fosfoglukonowej pod wpływem światła czerwonego i niebieskiego oraz „białego“. Światło niebieskie stymulowało najbardziej aktywność tych enzymów. U *Cyanidium caldarium* światło „białe“ stymulowało syntezę karboksylazy/oksygenazy difosforanu rybulozy oraz

białek fikocyjaniny i allofikocyjaniny [30]. U *Chlorogonium elongatum* przeniesienie z ciemności (wzrost heterotroficzny) na światło tak niebieskie jak i czerwone powodowało zielenienie się w przeciągu 8 do 10 godzin. Aktywności dehydrogenazy fosforanu aldehydu glicerolowego i karboksylazy fosfoenolopirogronianu wzrastały pod wpływem oświetlenia, przy czym światło niebieskie działało silniej niż czerwone. Równocześnie następowało obniżenie aktywności izocytrazy, a światło niebieskie i w tym wypadku było aktywniejsze niż czerwone [29]. Dalsze badania [26] wykazały, że synteza karboksylazy/oksygenazy difosforanu rybulozy stymulowana była głównie przez światło niebieskie z maximum absorpcji przy 460 nm. Stymulacja ta przebiegała poprzez wzrost ilości mRNA właściwego dla syntezy enzymu.

Stwierdzono, że wytwarzanie nowych niby-liści u brunatnicy *Laminaria* przy krótkim dniu związane jest negatywnie z wytwarzaniem pewnych enzymów i że rozwój protoplastów jest inny przy krótkim dniu niż przy długim. Mianowicie aktywność karboksylazy difosforanu rybulozy, karboksykinazy fosfoenolopirogronianu, dehydrogenazy jabłczanowej i dehydrogenazy mannitolo-1-fosforanu była większa w warunkach nieindukcyjnych niż indukcyjnych [19].

Dring [5] cytuje też szereg prac, z których wynika, że światło wywiera silny wpływ na podziały komórkowe. Stymulację podziałów przez światło niebieskie znaleziono u zielenicy z rodzaju *Chlorella*. Hamowanie obserwowano u zielenic z rodzajów *Chlamydomonas* i *Prototheca* ale także i *Chlorella*. Aktywne było światło niebieskie i żółte. Prawdopodobnie efekty te były wtórne w stosunku do wpływu na aktywność enzymów. U zielenicy z rodzaju *Volvox* obserwowano regulację różnicowania się komórek pod wpływem światła zielonego, co łączono z wpływem na metabolizm białkowy. Wreszcie u zielenicy z rodzaju *Chlamydomonas* (mutanta pozbawionego ściany komórkowej) obserwowano ochronne działanie światła niebieskiego przed nadmiernym pęcznieniem i pękaniem komórek.

Szereg badań poświęcono wpływowi światła na wzrost sinic i glonów eukariotycznych. U sinicy *Fremyella diplosiphon* zielone światło hamuje tempo wzrostu właściwe dla ciemności. Natomiast światło czerwone odwraca efekt zielonego [4]. *Nostoc commune*, rosnący w świetle białym w postaci kolonii otoczonych galaretowatą pochwą pod wpływem światła czerwonego uwalnia z tych kolonii ruchome nitki. Natomiast światło zielone nie dopuszcza do rozłamywania się kolonii — światło czerwone i zielone działają antagonistycznie i można odwrócić efekt jednego następnym działaniem drugiego [27]. Virgin [33] badał wpływ światła na wzrost komórek i nici zielenicy *Spirogyra* sp. W ciemności komórki wydłużały się bardziej niż na świetle, a ich chloroplasty ulegały skróceniu i wyprostowaniu wstęg. Kilku-minutowe naświetlanie czerwienią w odstępach 24-godzinnych zapobiegało nadmiernemu wydłużaniu się komórek. Czerwień pobudzała także podziały komórkowe. Natomiast ciemna czerwień (FR) anulowała działanie czerwieni. Według Nagaty [22] światło czerwone stymulowało wytwarzanie ryzoidów przez *Spirogyrę*, a efekt ten można było odwrócić działaniem ciemnej czerwieni. Jednakże ryzoidy powstawały także przy barwie niebieskiej oraz zielonej, chociaż w znacznie słabszym stopniu niż przy czerwieni.

U ramienicy z rodzaju *Chara* stwierdzono stymulację wzrostu przy przydłużaniu

dnia ciemną czerwiecią oraz inhibicję tego efektu pod wpływem czerwieni [24].

U ksantofitu *Vaucheria* sp. wzrost stymuluje światło niebieskie; wywołuje ono także efekt fototropiczny [17].

Na kiełkowanie spor u sinicy *Anabaena fertilissima* wpływa stymulująco czerwień (maximum 650 nm), a hamująco ciemna czerwień (725—750 nm), przy czym kolejne stosowanie tych barw odwraca efekt poprzedniej, co wskazuje na fitochrom jako fotoreceptor [24]. Podobnie jest u *Anabaena variabilis*, chociaż fotoreceptorem wydaje się być nie fitochrom lecz C-fikocyjanina [2].

Odwracalne efekty kiełkowania zarodników pod wpływem czerwieni i ciemnej czerwieni wykazuje także ramienica *Chara* [7]. U bruzdnicy *Scripsiella* i krasnorostu *Bangia* stwierdzono stymulację kiełkowania zarodników pod wpływem światła zielonego [5].

Niebieskie światło pobudzało wytwarzanie włosków u brunatnic z rodzajów *Scytosiphon*, *Desmotrichium* [5] i *Dictyota* [21] oraz u zielenicy *Acetabularia* [5]. Niebieskie światło indukuje też dwuwymiarowy wzrost plech u brunatnic *Petalonia* [5] i *Scytosiphon* [8]. Brunatnica *Scytosiphon* wytwarza w świetle niebieskim dwuwymiarowe plechy skorupiaste z długimi, wielokomórkowymi włoskami, podczas gdy w świetle czerwonym jedynie słabo rozgałęzione plechy, leżące na dnie i pozbawione włosków. W niebieskiej części widma najefektywniejsze okazały się fale o długości 420—450 nm. Tego efektu nie można tłumaczyć ani wpływem na wzrost ani na fotosyntezę, które to zjawiska zależne są od barwy światła w odmienny sposób.

Obserwowano wielokrotnie bądź to indukcję bądź inhibicję wytwarzania gamet lub zarodników pod wpływem światła. Dring [5] podaje w tym względzie liczne przykłady. Pod wpływem niebieskiego światła zachodziła indukcja u brunatnic z rodzajów *Laminaria* i *Macrocystis*, a także u zielenicy *Acetabularia*; natomiast pod wpływem światła czerwonego u brunatnicy *Dictyota* i zielenicy *Trebouxia* (symbiont porostu). Niebieskie światło powodować ma inhibicję u zielenicy *Protosiphon*.

Także uwalnianie gamet lub zarodników okazało się zależne od światła i to z reguły niebieskiego [5]. Indukcję obserwowano u zielenicy *Bryopsis* i brunatnicy *Dictyota*, natomiast inhibicję u brunatnic *Laminaria* i *Pelvetia*. W tym ostatnim wypadku wystarczyło przeniesienie na 2 minuty do ciemności, aby natychmiast nastąpiło uwalnianie gamet [16].

### Fitochrom u glonów

Pierwszym doniesieniem o występowaniu fitochromu u glonów była praca Haupta [13] o ruchach chloroplastu w komórkach zielenicy *Mougeotia*. Spektrum aktywne w tym zjawisku wykazuje maximum pomiędzy 600 i 700 nm. Indukcja może być odwrócona działaniem ciemnej czerwieni. Dla pełnej odwracalności przerwa pomiędzy działaniem czerwieni i ciemnej czerwieni musi być krótsza od jednej minuty. Następnie ukazała się praca Haupta i Thielego [14]. Dotyczyła

ona fototaksji chloroplastów u zielenicy *Mesotaenium*. Fototaksja powodowana jest tutaj podobnie jak u *Mougeotia* przez odwracalny układ czerwień/ciemna czerwień i zapotrzebowanie na energię jest tego samego rzędu, lecz czas naświetlania musi być dłuższy. Taylor i Bonner [31] donieśli o wydzieleniu fitochromu z *Mesotaenium*; fitochrom ten nie odpowiada jednak w całej pełni temu barwnikowi poznanemu u wyższych roślin.

Opisane poprzednio fotoperiodyczne, a także inne reakcje morfogeniczne na światło czerwone i ciemnoczerwone świadczą o dosyć powszechnym występowaniu fitochromu u glonów. Jednakże brak jest dotychczas ostatecznych dowodów w postaci ekstraktów tego barwnika z odpowiednich organizmów.

### Kryptochrom

Szereg zjawisk indukowanych u glonów przez światło niebieskie przypisuje się barwnikowi flawinowemu określanemu jako kryptochrom. W szczególności dotyczy to brunatnic [7, 8, 16]. O badaniach Dringa i Lüninga [7, 8] nad *Scytosiphon lomentaria* mówiliśmy już poprzednio. Kumke [18] badał periodyczność w opróżnianiu się oogoniów u brunatnicy *Dictyota dichotoma*. Okazało się, że krótkie naświetlanie (20 sekund) powodowało uwalnianie się komórek jajowych w 50% (jeśli oogonia były całkowicie rozwinięte). Maximum aktywności wykazywało światło o długości fali 464 i 366 nm. Autor sądzi, że fotoreceptorem była flawina.

Gabryś wskazała na istnienie niezależnego od fitochromu barwnika flawinowego — kryptochromu, reagującego na światło niebieskie w zjawisku ustawiania się chloroplastu u zielenicy *Mougeotia* [11, 12].

Wydaje się, że kryptochrom jest rozpowszechniony u brunatnic. Natomiast u krasnorostów sprawa przedstawia się niejasno; wprawdzie induktorem jest światło niebieskie, ale aktywne widmo nie pokrywa się z tym, co jest właściwe dla kryptochromu [5].

### Bliżej nie zidentyfikowane fotoreceptory w fotomorfogenezie

U sinic *Fremyella* [34] i *Tolypothrix* [10] stwierdzono stymulację wytwarzania barwników bilinowych przez światło zielone i hamowanie przez czerwone. U *Nostoc* i *Fremyella* ujawniono odwracalne reakcje wzrostowe na światło czerwone i zielone. Według badań Ohada i inn. [23] fotoreceptorem w tych reakcjach miałyby być allofikocyjanina, która budową swą mało się różni od fitochromu. Tego rodzaju barwniki nazwano fikochromami [1]. Z wodnych wyciągów sinic Björn i Björn [1] uzyskali trzy frakcje barwników, które wykazywały właściwości podobne do fitochromu, reagujące jednak na krótsze fale świetlne niż fitochrom. Wyodrębniono fikochrom *a* absorbujący maksymalnie fale świetlne o długości około 590 nm, formowany pod wpływem światła czerwonego i absorbujący fale o długości 630 nm, formowany światłem zielonym. Barwniki te uzyskano z sinic *Tolypothrix distorta*,



*Phormidium luridum*, *Nostoc muscorum* i *Anacystis nidulans*. Izolowano też fitochrom *b* pochłaniający maksymalnie fale o długości 510 i 570 nm. Pierwsza forma powstawała na skutek działania światła żółto-zielonego, druga niebiesko-zielonego. Barwnik ten znaleziono u *Tolypothrix distorta*. Wreszcie fitochrom *c*, występujący u *Nostoc muscorum* i być może u *Tolypothrix tenuis* pochłaniał maksymalnie fale o długości 650 nm po zadziałaniu światłem zielonym i bardzo słabo pochłaniał światło zielone po zadziałaniu czerwienią. Autorzy sądzą, że wszystkie te barwniki są odmianami fikocyjaniny.

Inny, odwracalny układ fotoreceptorów poznano w odniesieniu do tworzenia zoospor u zielenicy *Protosiphon* i podziałów komórkowych u zielenic *Chlamydomonas* i *Chlorella*. Fotoreceptory są tutaj wrażliwe na światło niebieskie (430 nm) i żółte (580 nm), które niweluje działanie światła niebieskiego. Przypuszcza się, że niebieskie światło pochłania flawoproteina, żółte zaś — plastocyjanina, utleniona za pośrednictwem flawiny [5].

Rozwój niektórych glonów krótkiego dnia ulega zahamowaniu przy przerywaniu nocy tak niebieskim jak i czerwonym światłem. Dotyczy to przede wszystkim krasnorostu *Rhodochorton purpureum* [9], ale też i innych glonów [5]. U *Rhodochorton* efekt fotoperiodyczny wywoływany przez światło niebieskie i czerwone nie był odwracany przez światło ciemnoczerwone, więc nie chodziło o fitochrom. Wykonano szereg badań, w których zarówno niebieskie jak i czerwone światło okazało się morfogenicznie efektywne. Na razie nie można zorientować się co do fotoreceptorów czynnych w tych zjawiskach, ale przypuszcza się, że w tych przypadkach występuje kilka światłoczułych barwników [5].

Poprzednio wzmiankowaliśmy o efektach wywoływanych przez światło zielone w różnych zjawiskach morfogenicznych. Niestety, nie udało się zidentyfikować z całą pewnością fotoreceptora dla tej barwy światła.

W konkluzji można powiedzieć, że u glonów eukariotycznych i sinic obserwuje się większą różnorodność morfogenicznych efektów światła niż u roślin naczyniowych, a fitochrom i kryptochrom nie tłumaczą wszystkich zjawisk.

## LITERATURA

- [1] Björn G. S., Björn L. O., 1976. Photochromic pigments from blue-green algae: phycochromes *a*, *b* and *c*. *Physiol. Plant.*, 36: 297—304.
- [2] Braune W., 1979. C-phycoyanin — the main photoreceptor in the light dependent germination process of *Anabaena akinetes*. *Arch. Microbiol.*, 122: 289—295.
- [3] Clauss H., 1968. Beeinflussung der Morphogenese, Substanzproduktion und Proteinzunahme von *Acetabularia mediterranea* durch sichtbare Strahlung. *Protoplasma*, 65: 49—80.
- [4] Diakoff S., Scheibe J., 1975. Cultivation in the dark of the blue-green alga *Fremyella diplosiphon*. A photoreversible effect of green and red light on growth rate. *Physiol. Plant.*, 34: 125—128.
- [5] Dring M. J., 1988. Photocontrol of development in algae. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 39: 157—174.
- [6] Dring M. J., Lüning K., 1983. Photomorphogenesis of marine macroalgae. In: *Photomorphogenesis*, *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series, 16: 545—568.

- [7] Dring M. J., Lüning K., 1975a. A photoperiodic response mediated by blue light in the brown alga *Scytosiphon lomentaria*. *Planta*, 125: 25—32.
- [8] Dring M. J., Lüning K., 1975b. Induction of two-dimensional growth and hair formation by blue light in the brown alga *Scytosiphon lomentaria*. *Z. Pflanzenphysiol.*, 75: 107—117.
- [9] Dring M. J., West J. A., 1983. Photoperiodic control of tetrasporangium formation in the red alga *Rhodochorton purpureum*. *Planta*, 159: 143—150.
- [10] Fujita Y., Hattori A., 1960. Effect of chromatic light on phycobilin formation in a blue-green alga *Tolypothrix tenuis*. *Plant Cell Physiol.*, 1: 293—303.
- [11] Gabryś H., 1985. Chloroplast movement in *Mougeotia* induced by blue light pulses. *Planta* 166: 134—140.
- [12] Gabryś H., Walczak T., Haupt W., 1984. Blue-light-induced chloroplast orientation in *Mougeotia*. Evidence for separate sensor pigment besides phytochrome. *Planta* 160: 21—24.
- [13] Haupt W., 1959. Die Chloroplastendrehung bei *Mougeotia*. I. Über den quantitativen und qualitativen Lichtbedarf der Schwachlichtbewegung. *Planta*, 53: 484—501.
- [14] Haupt W., Thiele R., 1961. Chloroplastenbewegung bei *Mesotinium*. *Planta*, 56: 388—401.
- [15] Huth K., 1979. Einfluss von Tageslänge und Beleuchtungsstärke auf den Generationswechsel bei *Batrachospermum moniliforme*. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 92: 467—472.
- [16] Jaffe L., 1954. Stimulation of the discharge of gametangia from a brown alga by a change from light to darkness. *Nature*, 174: 743.
- [17] Katoaka H., 1987. The light-growth response of *Vaucheria*. A conditio sine qua non of the phototropic response? *Plant Cell Physiol.*, 28: 61—71.
- [18] Kumke J., 1973. Beiträge zur Pariodizität der Oogon-Entleerung bei *Dictyota dichotoma*. *Z. Pflanzenphysiol.*, 70: 191—210.
- [19] Lobban C. S., Weidner M., Lüning K., 1981. Photoperiod effects enzyme activities in the kelp *Laminaria hyperborea*. *Z. Pflanzenphysiol.*, 105: 81—83.
- [20] Lüning K., 1981. Photomorphogenesis of reproduction in marine macroalgae. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 94: 401—417.
- [21] Müller S., Claus H., 1976. Aspects of photomorphogenesis in the brown alga *Dictyota dichotoma*. *Z. Pflanzenphysiol.*, 78: 461—465.
- [22] Nagata Y., 1973. Rhizoid differentiation in *Spirogyra*. II. Photoreversibility of rhizoid induction by red and far-red light. *Plant Cell Physiol.*, 14: 543—554.
- [23] Ohad I., Schneider H. J. A. W., Gendel S., Bogorad L., 1980. Light induced change in allophycocyanin. *Plant Physiol.*, 65: 6—12.
- [24] Reddy P. M., Topasyi E. R. S., 1981. Some observations related to red-far red antagonism in generation of spores of the cyanobacterium *Anabaena fertilissima*. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 176: 105—107.
- [25] Rethy R., 1968. Red (R), far-red (FR) photoreversible effects on the growth of *Chara sporelings*. *Z. Pflanzenphysiol.* 59: 100—102.
- [26] Reutschler H. G., 1967. Photoperiodische Induktion der Monosporenbildung bei *Porphyra tenera* Kjellm. (*Rhodophyta, Bangiophyceae*). *Planta* 76: 65—74.
- [27] Robinson B. L., Miller J. H., 1970. Photomorphogenesis in the blue-green alga *Nostoc commune* 584. *Physiol. Plant.* 23: 461—472.
- [28] Roscher E., Zetsche K., 1986. The effect of light quality and intensity on the synthesis of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase and its mRNAs in the green alga *Chlorogonium elongatum*. *Planta* 167: 582—586.
- [29] Stabenau H., 1972. Aktivitätssenderugen von Enzymen bei *Chlorogonium elongatum* unter dem Einfluss von rotem und blauem Licht. *Z. Pflanzenphysiol.*, 67: 105—112.
- [30] Steinmüller K., Zetsche K., 1984. Photo- and metabolic regulation of the synthesis of ribulose biphosphat carboxylase/oxygenase and the phycobiliproteins in the alga *Cyanidium caldarium*. *Plant Physiol.*, 76: 935—939.
- [31] Taylor A. O., Bonner B. A., 1967. Isolation of phytochrome from alga *Mesotaenium* and liverwort *Sphaerocarpos*. *Plant Physiol.* 42: 762—766.
- [32] van der Verle H. H., Guiking P., van der Wulp D., 1975. Glukose 6-phosphate dehydrogenase



and 6-phosphoglukonate dehydrogenase in *Acrochaetium daviesii* cultured under red, white and blue light. *Z. Pflanzenphysiol.*, 76: 95—108.

- [33] Virgin H. I., 1978. Inhibition of etiolation in *Spirogyra* by phytochrome. *Physiol. Plant.*, 44: 241—245.
- [34] Vogelmann T. C., Scheibe J., 1978. Action spektra for chromatic adaptation in the blue-green alga *Fremyella diplosiphon*. *Planta*, 143: 233—239.

Prof. dr hab. Stefan Gumiński  
Instytut Botaniki Uniwersytetu Wrocławskiego  
ul. Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław