

## 녹조 구멍갈파래(*Ulva pertusa* Kjellman)에서 나타나는 리듬 현상에 관한 연구

공정애 · 한영석 · 한태준\*

(인천대학교 생물화학부)

### Rhythmic Phenomena in the Green Alga *Ulva pertusa* Kjellman

Jeong-Ae Kong, Young-Seok Han and Taejun Han

Division of Biology and Chemistry, University of Incheon, Incheon, 402-749, Korea

Patterns of chloroplast arrangement, cell division and starch accumulation were studied for the green alga *Ulva pertusa* Kjellman. When grown under 12:12 h light-dark phases the plant exhibited a rhythmic change in the chloroplast size with the maximal size (140-150  $\mu\text{m}^2$ ) during the day and the minimal size (50-60  $\mu\text{m}^2$ ) at night. Such change was not noted for the thalli kept in continuous darkness. Cell division appeared to take place three times in the thalli incubated in light-dark cycles as reflected from three peaks in the cell size while only two cell size peaks were observed in the continuous dark. Starch accumulation seemed to be under the control of light quality, showing that the relative amount of starch was greater in red than in blue light although a rhythmic change was recognized regardless of the spectral qualities. When transferred from red to blue light the plants showed a significant decrease in the starch amount reaching to the levels found in thalli kept in blue light from the beginning. Transfer of thalli to red light from blue brought about continued starch accumulation. A simple equation of quantifying the cellular starch content was generated using the starch area as measured by an image analyzer after the potassium iodide-iodine reaction.

**Key Words:** chloroplast, spectral qualities, starch, *Ulva pertusa*

#### 서 론

광자가 영양 생물은 광수확 능력을 최적화 함으로써 광합성 효율을 극대화한다. 자유롭게 움직일 수 있는 생물체는 주광성과 호광성 등의 발달로 생명 활동에 최적인 광조건을 찾는 반면, 고착성을 지닌 식물의 경우는 기관, 세포, 세포질 등의 수준에서 광흡수 능력을 극대화하는 반응을 보이는 것으로 알려져 있는데 그 중에 비교적 잘 알려진 것이 바로 엽록체의 이동 현상이다. Senn(1908)에 의하면 엽록체는 광량과 광의 방향에 따라 두 가지 배열 형태를 보이는데 이러한 분포 형태의 궁극적인 효과는 광환경의 변화에 대한 적응 기작으로 여겨진다. 배열 형태의 하나는 저광도 배열(low-intensity arrangement)로서 엽

록체가 세포 표면을 점유하여 광원에 대하여 수직 방향의 배열이다. 이것은 광흡수를 최대화시키는 효과를 나타내며 주로 광포화점 이하의 광량 범위에서 나타나는 현상이다. 다른 하나는 엽록체가 세포벽에 기대듯 위치하는 형태로서 고광도 배열(high-intensity arrangement)이라고 하는데, 광손상으로부터 엽록체를 보호하는 기작으로 광포화점 이상에서 주로 발견된다(Zurzycki 1955; Haupt 1983).

해조류에서는 특히 갈조류를 대상으로 한 연구에서 광선에 의해 색소체 위치가 변화되는 현상이 보고된 바 있는데(Nultsch and Pfau 1979), *Dictyota dichotoma*의 경우 위에서 서술된 두 가지 배열 형태 외에 엽록체가 세포벽의 수층 및 병층면에 위치하는 소위 암흑 배열(dark arrangement) 상태가 관찰되었다(Pfau et al. 1974; Ruffer et al. 1981). 그러나 모든 해조류가 광조건에 따라 엽록체의 배열 변화를 나타내는 것은 아니다. 갈조 *Alaria esculenta*에

\*Corresponding author (taejunhan@yahoo.co.kr)

서는 엽록체의 위치 변화 현상을 관찰할 수 없었으며 (Nultsch *et al.* 1981), 녹조 *Enteromorpha*와 *Monostroma* 세포 내의 엽록체는 항상 세포 표면에 분포하는 것으로 보고된 바 있다(Britz and Briggs 1976). 또한 녹조 *Ulva lactuca*에서 나타나는 엽록체의 이동 현상은 생체 시계에 의해 조절된다고 보고된 바 있다(Britz and Seliger 1973; Britz 1976).

녹조 갈파래속 식물의 엽체는 모양이 편평하며 두 층의 세포로 이루어져 있고 각각의 세포는 하나의 커다란 컵모양의 엽록체를 가진다. 이러한 구조적 단순성 때문에 갈파래속 식물은 광생물학적 연구에 매우 유용한 재료로 이용되어 왔는데, 그 예로 광합성의 작용 스펙트럼(Haxo and Blinks 1950), 엽록체 운동의 주기성(Britz and Briggs 1976; Britz *et al.* 1976), 광합성 활동의 주기성(Britz and Briggs 1976; Mishkind *et al.* 1979) 그리고 엽록소의 일주기적 변화(Ramus and Rosenberg 1980; Henley *et al.* 1991; Henley 1992)에 관한 연구 등이 모두 갈파래속을 대상으로 이루어졌다.

본 연구에서는 녹조 구멍갈파래를 대상으로 하여 다양한 광조건하에서 엽록체 운동, 세포 분열 및 전분 형성의 경향성을 분석하여 본 식물의 광생물학적 특성을 파악하고자 하였다.

**재료 및 방법**

**실험 재료**

1996년 1월에서 1997년 10월 사이에 동해안의 안인, 소들, 후진 등지에서 자연 서식하는 구멍갈파래(*Ulva pertusa*)를 채집하여 실험실로 운반한 후 엽체에 붙어 있는 불순물을 깨끗한 거즈로 닦아준 다음, 플라스틱 수조에 넣어 항온 배양기(15 ± 0.5°C)내에서 기포 발생기를 이용하여 유동 처리하면서 보관 배양하였다. 배양액은 여과지(pore size 0.2 μm)를 통과시킨 자연 해수 1 l에 1 mM KNO<sub>3</sub>, 0.1 mM K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>, 10 μM biotin, 0.1 μM cobalamin, 1 mM thiamin의 3가지 비타민을 혼합하여 조성하였다(Han and Kain 1993).

**배양 조건**

재료는 건강한 엽체를 선택하여 생식 세포를 형성할 가능성이 높은 가장자리 부분은 피하고 엽체의 중앙 부위에서 직경 14 mm 원형 절편을 뽑아 내어 사용하였다. 준비한 원형 절편은 40-50 ml의 배양액을 담은 Petri dish에 넣어 다양한 광조건(백색광, 청색광, 적색광, 암기)하에서 실험을 수행하였다. 백색 형광등(FL400 C, Kumho 20)을 광원으로 사용한 실험에서는 광량을 60 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>로

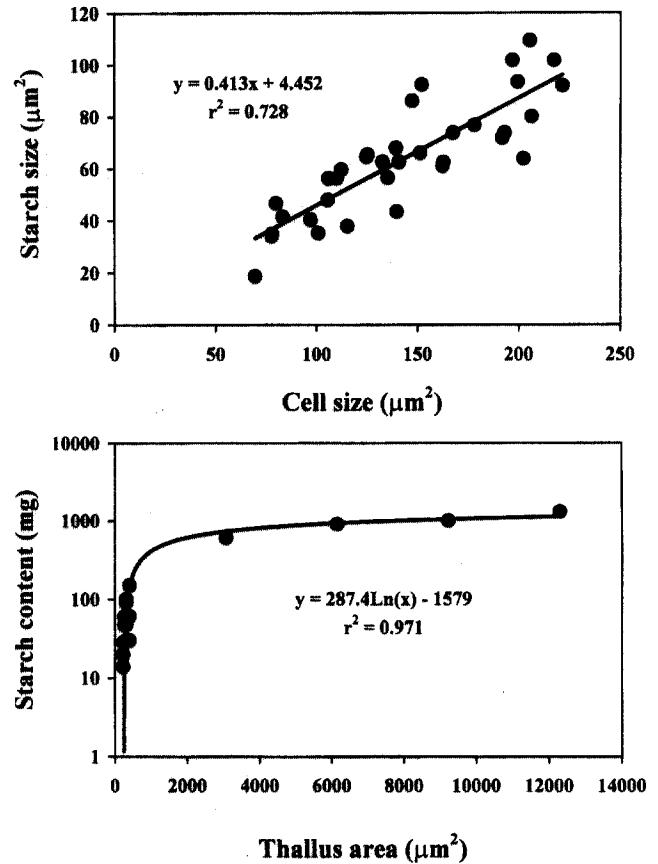


Fig. 1. Starch size and starch content as a function of cell size and thallus area.

맞추었다. 광질별 실험은 위와 동일한 광원을 Cinelux gelatin filter(Strand Lighting)로 싸서 청색(400-520 nm, 10 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)과 적색(600-800 nm, 11 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>) 파장을 내도록 한 광조건하에서 수행하였다. 광주기는 12 시간 명기와 12시간 암기의 순환 조건을 주었다. 배양 온도는 15 ± 0.5°C로 유지시켰고, 배양액은 2일 간격으로 전량 교체하여 주었다.

**엽록체 면적 측정**

엽록체 면적 측정 시에 엽록체가 관찰 도중에도 위치 변화를 할 수 있다는 가능성을 감안하여 엽체를 메탄올(99%)로 처리함으로써 색소를 먼저 추출한 후, 요오드 용액으로 염색하여 면적을 측정하였다.

**세포 면적 측정**

세포 면적은 하루에 4번(명기 시작, 06:00시; 명기 중반, 12:00시; 암기 시작, 18:00시; 암기 중반, 24:00시) 측정하였다. 즉, 6시간 주기로 각 처리구에서 2개의 원형 절편을 꺼내서 영상분석장치(mw200B, Colour Video Micro

Fig. 2. Chloroplast shape and arrangement of *Ulva pertusa* grown under a light-dark cycle.

System)를 이용하여 처리구당 60개의 세포 면적을 측정하였다.

#### 전분 면적의 측정

일정 시간 간격으로 엽체를 Petri dish에서 꺼내어 물기를 제거한 다음, 메탄올(99%) 4 ml가 담긴 10 ml용 시험관에 넣고 vortex로 30초간 혼합하였다. 시험관을 비이커에 담아 중탕하여 시험관 안에 기포가 생기기 시작하면 불을 끄고 메탄올 용액으로부터 엽체를 수거하였다. 증류수로 엽체 표면의 메탄올을 씻어 낸 다음 요오드 용액을 2-3 방울 떨어 뜨려 30-60분간 염색한 후, 영상분석장치하에서 청남색으로 염색된 부분의 면적을 측정하였다.

#### 전분 함량의 측정

표준 곡선의 작성: 용해성 전분을 0.0001-1 g 준비하여 60 mM  $K_2HPO_4$  5 ml에 넣고 100°C에서 24시간 가열하였다. 이렇게 처리된 용액을 4°C에서 냉각하여 요오드 용액 2.5 ml를 넣어 준 후 분광광도계로 560 nm 파장의 흡광도를 측정하였다. 용해성 전분의 양과 흡광도 사이의 관계를 그래프로 작성하여 표준 곡선으로 사용하였다.

엽체내 전분 함량의 측정: 생중량을 잰 다음 엽체를 4 ml의 메탄올에 넣어 24시간 동안 냉장 보관하여 색소를 제거한 후, 70°C로 유지된 건조기에 넣어 24시간 건조시켰다. 엽체를 최대한 잘게 분쇄하여 60 mM  $K_2HPO_4$  5 ml에 넣

고 100°C에서 6시간 이상 놓아 둔 다음 4°C로 냉각하였다. 처리 용액에 요오드 용액 2.5 ml를 첨가한 후 즉시 분광광도계로 560 nm 파장의 흡광도를 측정하여 표준 곡선과 비교함으로써 엽체내 전분의 양을 산출하였다(Henley and Ramus 1989).

#### 전분 정량법

전분 양과 엽체 면적 그리고 전분 면적과 세포 면적과의 상관 관계를 이용하여 세포당 전분 양을 계산해 내는 공식을 다음과 같이 유도하였다(Fig. 1).

- ① 엽체내 전분의 양 =  $287.4 \times \ln(\text{엽체 면적}) - 1579$
- ② 각 세포내 전분 면적 =  $0.416 \times \text{세포 면적} + 4.452$
- ③ 세포 면적 =  $(\text{각 세포내 전분 면적} - 4.452) / 0.412$

여기서, ①번 공식을 응용하게 되면 세포내 전분의 양은  $287.4 \times \ln(\text{세포 면적}) - 1579$ 로 계산될 수 있으므로, 결국 이것에 ③식을 대입함으로써 세포내 전분의 양은  $287.4 \times \ln((\text{각 세포내 전분 면적} - 4.452) / 0.412) - 1579$ 의 식으로 계산이 가능하게 된다. 따라서, 영상현미경하에서 세포내 전분의 면적을 측정하여 위의 공식에 대입하게 되면 세포내 전분의 양을 산출해 낼 수 있다. 본 연구 방법은 구멍갈파래 세포내의 전분 양을 복잡한 화학 처리나 긴 시간적 소요 없이 이미지 분석 기법만을 사용하여 신속하고 단

순하게 정광화 할 수 있는 방식을 제공해 줄 수 있을 것으로 사료된다.

## 결과 및 고찰

### 엽록체의 모양과 위치 변화

구멍갈파래의 엽록체는 암기에는 세포 바닥에 위치하였으며, 명기가 시작되면서 세포벽을 타고 세포 표면으로 올라와 명기 중반에는 세포 표면 전체에 골고루 분포하였다. 그리고 다시 암기가 시작되면 세포벽을 타고 세포 바닥으로 내려갔다. 엽록체는 세포 측면에 인접해 있을 때 진한 녹색을 띠었고 세포 중심쪽에 분포 할 때는 옅은 녹색을 보여주었다. 엽록체는 세포 분열과 함께 두 개의 딸엽록체로 나뉘어지고, 세포 내에서 극성 분포를 보였다. 그 후에 명기가 시작되면 엽록체는 딸세포의 표면 전체로 퍼져 나가고 암기에는 세포 바닥으로 가라앉았다(Fig. 2). Britz와 Briggs(1976)는 *Ulva lactuca* var. *latissima*와 *Ulva lactuca* var. *rigida*의 엽록체가 명기에 세포 표면에 분포하였다가 암기가 되면 세포벽으로 분포하는 양상에 대해 기술한 바가 있다. 본 연구에서 구멍갈파래의 엽록체가 명기와 암기에서 나타내는 형태와 위치 변화 양태는 *U. lactuca* var. *latissima*와 *U. lactuca* var. *rigida*와 일치하지만 암기에 세포 바닥으로 분포하는 것이 다른 점으로 파악되었다.

### 엽록체 면적의 일주 변화

청색광( $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), 적색광( $11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 그리고 백색광( $60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )에서 48시간 동안 광조건에 따른 엽록체 면적의 일주 변화를 살펴보았을 때, 엽록체 면적은 명기 중반에 약  $140\text{--}150 \mu\text{m}^2$ 로 증가하였다가 암기에는  $50 \mu\text{m}^2$ 로 감소하는 경향성을 보였다(Fig. 3). 암조건에서 연속적으로 배양한 엽체의 엽록체는  $50\text{--}60 \mu\text{m}^2$ 의 일정한 면적을 유지하였다.

갈파래속 식물의 엽록체는 명기에 세포 표면으로 올라오며(face position), 암기에 세포 측면을 따라 배열되는(profile position) 일주기성을 보인다고 보고된 바 있다(Britz 1976). 암조건에서 주기성이 발견되지 않은 이유는 암처리 시작 전부터 엽체가 오랜 기간 동안 광에 대한 노출이 전혀 없었기 때문에 내재된 주기적 성격이 상실된 것으로 사료된다.

엽록체의 면적 크기를 척도로 엽록체 운동의 활성을 비교해 볼 때 단색광  $10\text{--}11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 과 백색광  $60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 에서 비슷한 정도의 효과를 보였다(Fig. 3). 한편, 광질의 효과를 살펴보면 적색광에서는 명기중 엽록체 면적이 청색광 조건에서 보다 크게 나타났는데, 이것은 적색광에서는 엽록체가 명기 중반에 세포 표면에 가득 분

### Time (days)

**Fig. 3.** Diurnal variations in the chloroplast area of *Ulva pertusa*. Experimental cultures of discs cut from healthy thalli were subjected to  $10\text{--}11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  of different qualities of light (blue,  $400\text{--}550 \text{ nm}$ ; red,  $600\text{--}700 \text{ nm}$ ) or to  $60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  of white light under a 12:12 h light-dark period. Control cultures were also incubated in continuous darkness. Measurements of the chloroplast area were made at 6 h intervals over a 72 h period. Light/dark cycles are indicated by open (light) and filled (dark) bars on a time axis. Each value represents a mean value based on measurements of 60 cells. Bars denote 95% confidence intervals.

포하는데 비하여 청색광에서는 엽록체가 부분적으로 세포 벽 측면에 위치하는 경향을 보이기 때문인 것으로 추정된다. 청색광 처리시 명기 중에 엽록체가 세포 측면에 많이 위치하는 경향을 나타내는 이유는 세포 분열과 관련되어 있다고 할 수 있는데, 세포 분열 후 딸세포 내의 엽록체는 세포의 끝에서 끝으로 서로 마주 보는 듯한 profile position을 취하기 때문이다(Britz 1976). 구멍 갈파래에서는 실제로 청색광에서 명기에 세포 분열이 일어나 엽록체가 세포 측면에 분포하는 것을 관찰할 수 있다.

본 연구에서, 엽록체 면적이 크다는 것은 곧 표면을 차지하는 비율이 크다는 의미가 된다. 구멍갈파래는 엽록체가 명기 중반에 세포 표면을 점유하였다가 암기가 되면 세포 측면으로 이동하는 일주기성을 나타냈는데 이러한 현상을 갈파래속 식물의 일반적 특성에 해당됨을 알 수 있

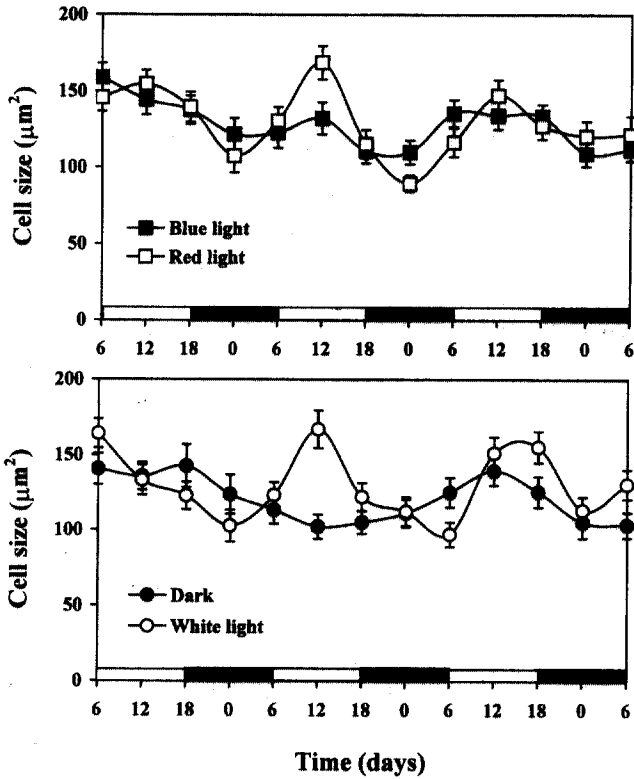


Fig. 4. Changes in the cell size of *Ulva pertusa* grown under different light conditions. Each value represents a mean value based on measurements of 60 cells. Bars denote 95% confidence intervals.

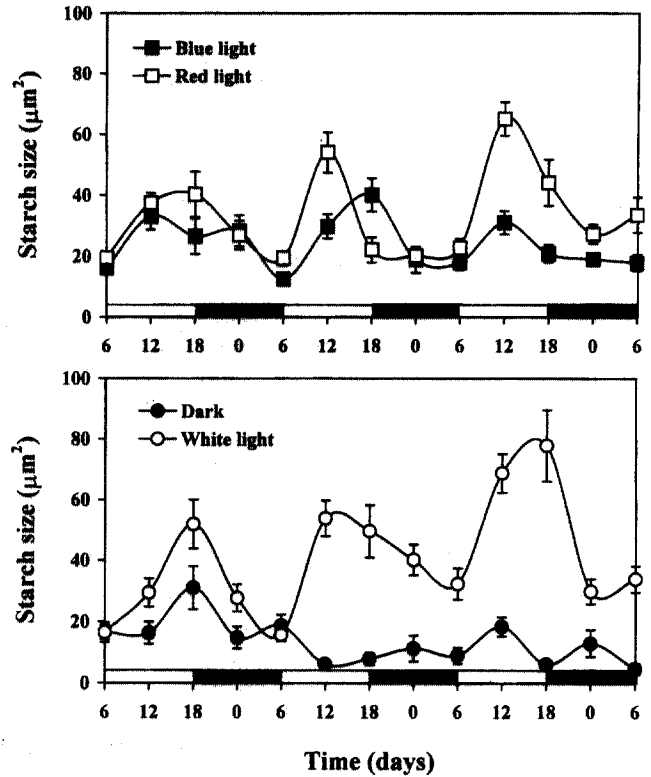


Fig. 5. Changes in the starch size of *Ulva pertusa* cultured under different light conditions. Each value represents a mean value based on measurements of 60 cells. Bars denote 95% confidence intervals.

다.

광질별 세포 면적의 변화

광질에 따른 세포 면적의 변화를 72시간 동안 측정된 결과, 광질에 상관없이 명기에 세 차례의 세포 크기 변화가 나타났으며, 암조건에서는 72시간 중 2회의 변화만 관찰되었다(Fig. 4). 세포 크기의 변화는 곧 세포 분열을 대변해 줄 수 있는 척도임을 감안할 때(Makarov et al. 1995; Titlyanov et al. 1996), 본 연구에 사용된 재료인 구멍갈파래의 경우 명기에서 72시간 동안 3번의 세포 면적 변화가 나타난 것은 곧 24시간 주기로 3회의 세포 분열이 일어났다는 것을 의미한다고 할 수 있다. Titlyanov et al.(1996)은 유럽산 갈파래속 식물인 *Ulva pseudocurvata*를 대상으로 한 연구에서 세포 분열이 명기 끝에서 최소치를 나타내며, 암기 중반에 최대치를 보인다고 하였으며, 연속되는 암조건에서는 세포 분열 및 핵분열의 주기성이 4-6회 지속되면서 점점 사라진다고 하였다.

광질별 전분 면적의 일주 변화

최초에 동일한 전분 면적을 보였던 엽체들은 단색광 처

리시 진폭을 보이면서 청색광 ( $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )과 적색광( $11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 모두에서 전분 면적이 명기 중반 또는 후반에 최대로 증가하는 현상을 나타냈고, 암기 후반에는 최소 면적을 보였으며, 상대적인 전분 함유량은 적색광에서 높게 나타났다(Fig. 5).

조류에 미치는 광질 효과에 대한 연구를 살펴보면 종종 광선의 파장에 따라 물질대사의 방향이 결정되는 것을 알 수 있는데(Kowallik 1970; Müller and Clauss 1976; Senger and Briggs 1981), 갈조 *Dictyota dichotoma*의 경우, 적색광에서는 엽체내에 다량의 다당이 축적되었고(Müller and Clauss 1976), 청색광을 조사하면 단백질 축적이 향상된다고 보고된 바 있다(Kowallik 1970, 1982; Senger and Briggs 1981). 따라서, 적색광에서 배양된 구멍갈파래의 엽체내 전분양이 많은 이유는 다당류를 축적하는 작용을 하는 적색광 특이적인 현상이라고 해석할 수 있다.

전분 면적의 일주 변화에 미치는 광질 교환 효과

전술한 것과 같은 조건에서 광질 교환 효과를 관찰했을 때, 최초로 전분의 양은 명기에 증가되고 암기엔 감소되는

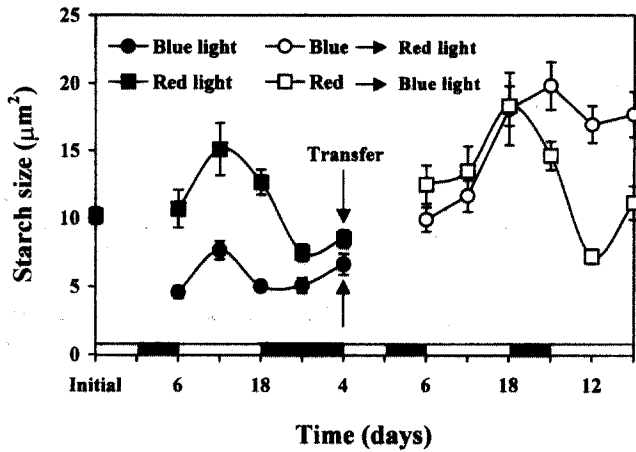


Fig. 6. Changes in the starch size of *Ulva pertusa* transferred at 22:00 h (arrow) from blue to red light and vice versa. Each value represents a mean value based on measurements of 60 cells. Bars denote 95% confidence intervals.

경향을 보였다. 이후, 암기 종료 시점(06:00)에서 엽체들의 광조건을 서로 전환하였는데, 청색광에서 적색광 조건으로 옮겨진 엽체내의 전분 양은 꾸준히 증가된 반면, 높은 전분의 양을 함유했던 적색광 적응 엽체는 광조건이 청색광으로 바뀌어진 후, 약 24시간 경과시 전분 양이 초기치 수준으로 감소하였다(Fig. 6).

적색광에서 배양된 엽체가 청색광으로 옮겨졌을 때 최초에는 전분의 양이 증가되었던 이유는 적색광 적응 효과가 일정 기간 지속되어 세포 면적 증가와 함께 전분이 계속적으로 축적되었기 때문이며 이후 청색광에 적응하면서 세포 분열이 활발해짐에 따라 세포 면적이 감소되고 전분의 양도 따라서 감소됨으로써 나타난 현상으로 사료된다. 청색광에서 적색광으로 옮겨진 엽체에서는 광적응의 잔여 효과 없이 적색광의 특징대로 세포 분열 대신 세포 신장이 이루어져 세포 면적이 증가되고, 전분의 축적이 일어나서 전분의 양이 계속 증가된 것으로 보인다. 본 연구 결과는 다시 한번 광질의 차별 효과를 확인시켜 줌과 동시에 적색광 효과가 청색광 효과보다 우세하게 작용함을 보여준다.

사 사

두 분의 심사 위원님께 감사드립니다. 채집에 도움을 주시고 연구에 조언해 주신 강릉대학교 김형섭 교수님께 감사드립니다. 본 연구는 한국과학재단 연구비(KOSEF 1999-1-202-001-3) 지원을 받아 수행되었습니다.

참고 문헌

Britz S.J. 1976. Automatic monitoring of a circadian rhythm of change in light transmittance in *Ulva*. *Plant Physiol.* 58: 17-21.

Britz S.J. and Briggs W.R. 1976. Circadian rhythms of chloroplast orientation and photosynthetic capacity in *Ulva*. *Plant Physiol.* 58: 22-7.

Britz S.J. and Seliger H.H. 1973. Endogenous and photoperiodic diurnal rhythms of *in vivo* light absorption and scattering in the green alga *Ulva lactuca*. *Biol. Bull.* 144: 12-18.

Britz S.J., Pfau J., Nultsch W. and Briggs W.R. 1976. Automatic monitoring of a circadian rhythm of change in light transmittance in *Ulva*. *Plant Physiol.* 58: 17-21.

Han T. and Kain J.M. 1993. Blue light photoreactivation in UV-irradiated young sporophytes of *Alaria esculenta* and *Laminaria saccharina* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 29: 79-81.

Haupt W. 1983. Movement of chloroplasts under the control of light. *Prog. Phycol. Res.* 2: 227-281.

Haxo F.T. and Blinks L.R. 1950. Photosynthetic action spectra of marine algae. *J. Gen. Physiol.* 33: 389-422.

Henley W.J. 1992. Growth and photosynthesis of *Ulva rotundata* (Chlorophyta) as a function of temperature and square wave irradiance in indoor culture. *J. Phycol.* 28: 625-634.

Henley W.J. and Ramus J. 1989. Time course of physiological response of *Ulva rotundata* to growth irradiance transitions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54: 171-177.

Henley W.J., Levasseur G., Franklin L.A., Lindley S.T., Ramus J. and Osmond C.B. 1991. Diurnal responses of photosynthesis and fluorescence in *Ulva rotundata* acclimated to sun and shade in outdoor culture. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 75: 19-28.

Kowallik W. 1970. Light effects on carbohydrate and protein metabolism in algae. In: Halldal P. (ed), *Photobiology of Microorganisms*. John Wiley and Sons, London. pp. 165-185.

Makarov V.N., Schaschina E.V. and Lüning K. 1995. Diurnal and circadian periodicity of mitosis and growth in marine macroalgae. I. Juvenile sporophytes of Laminariales (Phaeophyta). *Eur. J. Phycol.* 30: 261-266.

Mishkind M., Mauzerall D. and Beale S.I. 1979. Diurnal variation *in situ* of photosynthetic capacity in *Ulva* is caused by a dark reaction. *Plant Physiol.* 64: 896-899.

Müller S. and Clauss H. 1976. Aspects of photomorphogenesis in the brown alga *Dictyota dichotoma*. *Z. Pflanzenphysiol.* 78: 461-465.

Nultsch W. and Pfau J. 1979. Occurrence and biological role of light induced chromatophore displacements in seaweed. *Mar. Biol.* 51: 77-82.

Nultsch W., Pfau J. and Rüffer U. 1981. Do correlations exist between chromatophore arrangement and photosynthetic activity in seaweeds? *Mar. Biol.* 62: 111-117.

Pfau J., Throm G. and Nultsch W. 1974. Recording microphotometer for determination of light induced chromatophore movements in brown algae. *Z. Pflanzenphysiol.* 71: 242-260.

Ramus J. and Rosenberg G. 1980. Diurnal photosynthetic per-

- formance of seaweeds measured under natural conditions. *Mar. Biol.* **56**: 21-28.
- Rüffer U., Pfau J. and Nultsch W. 1981. Movements and arrangements of *Dictyota phaeoplasts* in response to light and darkness. *Z. Pflanzenphysiol.* **101**: 283-293.
- Senger H. and Briggs W.R. 1981. The blue light receptor(s): primary reactions and subsequential metabolic changes. *Photochem. Photobiol. Rev.* **6**: 1-38.
- Senn G. 1908. Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Engelmann, Stuttgart. 397pp.
- Titlyanov E.A., Titlyanova T.A. and Lüning K. 1996. Diurnal and circadian periodicity of mitosis and growth in marine macroalgae. II. The green alga *Ulva pseudocurvata*. *Eur. J. Phycol.* **31**: 181-188.
- Zurzycki J. 1955. Chloroplasts arrangement as a factor in photosynthesis. *Acta Soc. Bot. Pol.* **24**: 27-63.
- 

Accepted 20 November 2002