

털곰팡이(*Phycomyces blakesleeanus*)의 성장기간 중 파장별 단색광 조사에 따른 굴광성 반응과 포자낭병 발생간의 길항관계

이범규¹ · 박애리² · 김혜정² · 신동호³ · 최관삼^{2*}

Antagonistic Relationships Between Development of Sporangiophores and Phototropism Depending on Monochromatic Light Wavelengths in *Phycomyces blakesleeanus*.

Bumkyu Lee¹ · Ae Ri Park² · Hye Jeong Kim² · Dong Ho Shin³ · Kwan Sam Choi^{2*}

ABSTRACT

Six strains of *Phycomyces blakesleeanus* (DEL, A56, C9, C47, C111, and G5) were cultured in continuous light condition for 6 days. The increase in fresh and dry weight after the culture period was similar in all strains. However, the increase in fresh weight was sustained throughout the culture period in all strains, whereas the increase in dry weight was prominent only during the first 3 days of culture. The development and phototropism of macrophores was observed after 3 days of culture. These results suggest that the development and phototropism is ascribed to the increase in turgor pressure in sporangiophores where water entered. A56 and G5 showed a higher sensitivity to light than C9 and C47, whereas C111 showed no photosensitivity. Antagonistic relations were observed between photosensitivity and development of microphores, suggesting that the development and phototropism of macrophores is regulated by a common recognition factor (photoreceptor).

2009년 1월 28일 접수; 2009년 5월 27일 수정; 2009년 6월 3일 채택

¹ 농촌진흥청 국립농업과학원 생물안전성과학과(National Academy of Agricultural Science, Rural Development Administration)

² 충남대학교 농업생명과학대학 응용생물학과(Department of Applied Biology, Chungnam National University)

³ 경희대학교 식물대사연구센터(Research Center for Plant Metabolism, Kyunghee University)

* 교신저자: 최관삼(E-mail: kschoi@cnu.ac.kr, Tel: +82-42-821-5766)

1. 서 론

Phycomyces속은 Zygomycetes강, Mucorales목에 속하는 접합균의 일종으로 일반적으로 털곰팡이로 불린다. 이 털곰팡이를 처음 기록한 사람은 1817년 Agardh 이었다. 그는 핀란드의 기름공장 목재위에 피어난 녹색의 거대한 포자낭병을 “곰팡이”가 아닌 녹조로 생각하여 *Ulva nitens*로 명명하였다. 그 후 독일의 Kunze(1823)가 이것이 녹조가 아니라 곰팡이라는 것을 밝혀 Phycomyces 속으로 분류하였다. 1873년 Van Tieghem과 Le Monnier가 *P. nitens*로 명명하였으며, 1925년 Burgeff가 다시 *P. nitens*와 *P. blakesleeanus*로 구분하였다. 이때 양자의 분류는 원통형 포자낭의 지름을 기준으로 이루어졌는데, 전자가 15-30 μm , 후자는 그 보다 작은 8-12 μm 로 나누었다. 1940년 Leonian이 그때까지의 *P. blakesleeanus*의 수집균주를 전부 미국 농무성(USDA)의 NRRL(Northern Regional Research Laboratory)에 의뢰하여 보관하던 중 Delbrück이 캘리포니아 공과대학으로 가져와 여러 가지 환경대응변이주를 만들면서부터 본격적인 생리연구를 수행하게 되었다(Enrique Cerda-Olmedo & Edward D. Lipson 1987).

일반적으로 이들 털곰팡이의 포자낭병의 발생 및 생장은 환경조건에 따라 매우 다양한 양상을 보이지만, 크기와 길이에 따라 대형포자낭병과 소형포자낭병의 두 가지로 대별한다. 대형포자낭병(Giant sporangiophores)은 적정배양환경 하에서는 직립하고 분지하지 않는 형태로 약 10cm 이상 최대 30cm까지 자랐다는 보고도 있다. 특히 대형포자낭병의 정단에는 하나의 포자낭(무성생식)이 달린다(Fig. 1). 이 포자낭병은 격벽이 없는 다핵체(coenocyte)의 단세포이다. 대형포자낭의 지름은 약 500 μm 이고 내부에 약 10⁵개

이상의 포자를 생산한다. 대형포자낭병은 광에 대해 매우 민감한 양의 굴성을 가지면서 약 100 $\mu\text{m}/\text{sec}$ 속도로 빠르게 성장하는 것으로 알려지고 있다 (Delbrück and Galle 1978).



Fig 1. Photograph of giant sporangiophores of Phycomyces.

한편, 미스포자낭병은 길이가 3mm부터 10mm이하 정도이고 포자낭의 지름은 약 100 μm 이하로 약 10³개 정도의 포자가 들어있다. 미스포자낭병은 1870년 Carnoy가 처음으로 “Micro-sporangiophores”라고 명명한 후, “Eptits avortons” (DeWever, 1891), “Pseudophoroid-sporangien” (Burgeff, 1914), “Zwergsporangien” (Rudolph, 1958), “Dwraf fruiting bodies”(Thronton, 1972)등의 다양한 이름으로 불리어지기도 했다. 일반적으로 미스포자낭병은 광이 없는 암소에서 발생하며 협소한 공간 배지의 높은 수분함량, asparagine성분 결핍배지, 저온에 의해서 그 발생이 촉진된다고 알려져 있다.

앞서 언급하였듯이 Delbrück(1978)은 이 곰팡

이가 성장과 발달분화에 미치는 환경영향을 연구 하는데 매우 적합한 미생물체라는 사실을 일찍이 간파하여 빛과 중력, 기류(냄새) 등의 “외부환경 정보”를 “수용”하고 이 정보를 “전달”하여 최종의 “응답반응” 까지 전 과정의 해석실험에 유용하게 사용될 수 있는 생물체라고 소개하고 있다. 이후 이 균의 (+)와 (-) 의 이성균사간의 접합방식이 매우 특이하고 Dynamic한 형태형성을 나타냄과 동시에 다양한 생화학적 물질을 방출하기 때문에 이에 관한 연구도 활발히 이루어지고 있다.

본 연구는 표준종인 NRRL1555균주와 이것으로부터 유래된 5가지의 돌연변이주를 사용하여 성장기간 중의 조사되는 단색광이 털곰팡이의 미소포자낭과 대형포자낭의 형성에 미치는 영향과 포자낭병에서만 볼 수 있는 굴광성반응에 미치는 영향을 분석하였다. 특히 지금까지는 상기의 조사를 위해서 광원으로 흔히 단색형광등에 단색 플라스틱 필터를 투과시킨 광을 사용하였으나 이러한 광 조사장치는 단색광의 투과 스펙트럼의 범위가 광범위하여 정확한 효과를 얻기 힘들었던 것이 사실이었다. 따라서 본 실험에서는 조사 파장의 스펙트럼 허용범위를 $\pm 10\text{nm}$ 이하로 제한된 순수단색광을 얻기 위해 400nm부터 750nm까지의 파장범위를 9가지의 단색광간섭필터를 사용하여 털곰팡이의 굴광성과 포자낭병 발생에 대한 광 효과를 조사하였다. 특히 대형포자낭병의 굴광성과 미소포자낭병의 발생 간에 있어 광 파장에 따른 상호 길항관계를 규명하였다.

II. 재료 및 방법

1. 공시균주

본 실험에 사용된 표준종은 Northern Regional Research Laboratory (Peoria, IL, USA)에서 분양받은 NRRL1555(-) 균주이다. 5종의 돌연변이 균주(A56, C9, C47, C111, G5)는 Tohoku University (Japan)에서 분양받아 사용하였으며, 이들 돌연변이 균주 중 A56과 G5는 (+) mating type을 나타내었고, 나머지 C9, C47, C111 균주는 (-) mating type을 나타내었다. 실험에 사용된 균주의 유전적, 표현형적 특징은 Table 1에 기술하였다.

2. 배지 및 배양 방법

Phycomyces 배양을 위한 합성배지는 S-IV배지에 yeast extract와 Casiton(Difcocco.)을 첨가한 S-IV+YC배지를 사용하였다(Table 2).

포자낭병의 굴광성을 조사하기 위해서는 동일한 조건 하에서 균일하게 자란 공시균주의 동조 생장이 필요하기 때문에 먼저 이들의 포자를 50°C에서 10분간 처리하여 휴면을 타파시킨 포자 현탁액 2 μl 를 마이크로피펫을 사용하여 배지중앙에 살포 한 후, 20°C 암소에서 배양하였다. 그 후 균일하게 퍼진 균사 성장부의 선단부위를 직경 3mm의 cork borer로 떼어내 배지 중앙에 옮겨 치상한 후, 20°C 항온실에서 배양하면서 여러 가지 파장의 단색광간섭필터를 투과한 광을 이용하여 조사하였다.

Table 1. Characteristics of genotype and phenotype on six strains used in this experiment.

Strain	Genotype	Procedure	Phenotype
NRRL1555	wild type		standard species
A56	(+)		wild type strain (isogenic to NRRL1555)
C9	carR21(-)	NTG, 1	red; lycopene accumulation
C47	madA35(-)	NTG, 1	class 1.1
C111	madB103(-)	NTG, 1	class 1.1
G5	wild type(+)		thick sporangiophores, weak sexual reaction

Table 2. Composition of the minimal medium for obtaining Sporangiophores.

S-IV+YC Medium(per 1L)	
Asparagine	2g
Nutrition stock solution*	20ml
Yeast extract	1g
Castion	1g
D (+)-Glucose	20g
Agar	15g
*Nutrition stock solution times 50 × concentration (per 1L)	
Macroelement	
KH ₂ PO ₄	25g
MgSO ₄ 7H ₂ O	25g
14%(w/w)CaCl ₂	10ml
Thiamine HCl	100mg
Chloroform	2-3ml
Microelement solution**	
**Microelement solution	
Trisodium Citrate H ₂ O	2g
Fe(NO ₃) ₃ 9H ₂ O	1.5g
ZnSO ₄ 7H ₂ O	1g
MnSO ₄ H ₂ O	300mg
CuSO ₄ 5H ₂ O	50mg
NaMoO 2HCl	50mg

3. 광원 및 단색광 조사방법

순수 파장의 단색광에 의한 대형포자낭의 굴광성과 소형포자낭의 발생양상을 알아보기 위하여 일본 아사히테크노그라스 주식회사의 간섭필터와 일본 TOSHIBA 초자주식회사의 색유리필터를 조합시켜 사용하였다. 준비한 간섭필터(interference filter)는 400, 420, 450, 550, 580, 600, 620, 650, 750nm의 9개로 이를 사용한 특수 광 조사장치를 제작하였다(Fig. 2).

조사방법으로는 털곰팡이의 대형포자낭병 굴광성반응을 쉽게 확인 할 수 있도록 개발한 바늘구멍 방식(Pin-hole method)을 사용하였다. 이 방법은

두개의 캔을 사용하는 방법으로, 먼저 각각의 돌연변이 균주를 치상한 무균의 Polystyrene Petri dish(50x15mm) 전체를 알루미늄포일로 감싼 후 포일 상면의 동서남북방향으로 바늘구멍을 내어(Pin-hole method) 직경 5cm의 시판 커피 캔 위에 올려놓았다. 그 위에 상면을 제거한 7cm 주스 캔을 씌우고 상면부위에 간섭필터와 색유리필터를 조합시킨 필터를 덮어씌워 빛이 필터를 통과하도록 하였다(Fig. 2). 이때 광원으로는 400~550nm까지는 청색형광등을, 600~700nm까지는 적색형광등을 사용하였다. 각각의 단색광 에너지는 Table 3에 나타내었다.

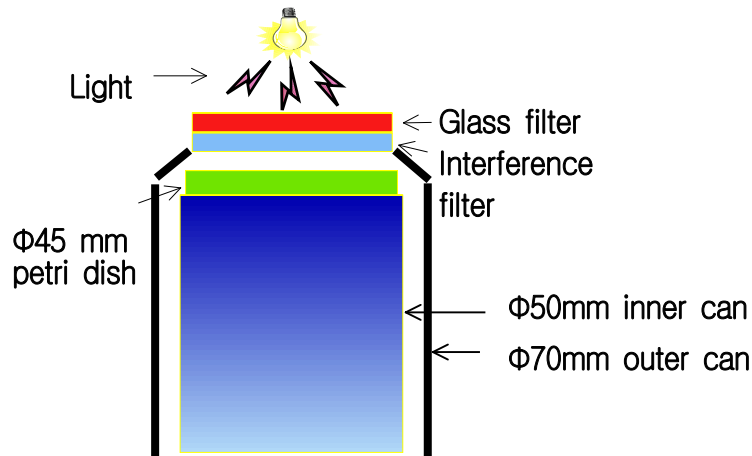


Fig. 2. Schematic diagram of the interference filter box. Light irradiation was provided with flourescent lamps above boxes and cultures were maintained at 20°C.

Table 3. Energy distribution of different wavelengths of light irradiated by florescent lamp (3,000erg/m²/sec).

Wavelength (nm)	400	420	450	550	580	600	620	650	750
	Photometrics								
Radiometric (Wm ⁻²)	0.27	0.41	0.11	0.20	0.61	0.55	0.22	0.46	0.93
PAR (μEm ⁻² s ⁻¹)	1.0	1.75	0.33	0.99	3.2	3.1	1.1	2.8	1.0
Radiometric (Wm ⁻²)	2.05	3.1	0.56	1.4	4.3	4.1	1.45	3.6	9.2
PAR (μEm ⁻² s ⁻¹)	8.0	12.0	1.7	6.1	26.0	22.0	19.0	23.0	6.9

4. 생 중량 및 건물 중량 측정방법

각 시료별 생 중량은 포자 치상 후 배양 일시에 따라 균사 및 포자낭병을 하나씩 핀셋을 이용하여 거의 모두 채취해 측정하였으며 이때 특히 배지가 묻어나지 않게 조심하였다. 각 처리구로부터 뽑아 낸 시료는 즉시 정밀화학 전자저울(OHAUS analytical valance)을 이용하여 계량하였다. 건물 중은 생 중량을 계량한 시료를 다시 Dry Oven에 넣어 약 48시간 정도 통풍건조 시킨 후 정밀하게 수집했다. 모든 시료는 4반복으로 처리한 것 전부를 하나로 모아서 계량하여 결과를 얻었다.

III. 결과 및 고찰

1. 돌연변이균주 간의 생육차이

털곰팡이의 포자낭병의 발달 성장에 관해서는 일찍이 Castle(1942)이 4개의 성장단계가 있음을

잘 정리하였다. 그에 의하면 균사로부터 분화한 어린 포자낭병은 위에서 관찰하면 시계방향으로 회전하면서 선단부가 신장해 나가는 1단계 생장과, 포자낭병의 신장 생장이 멈춘 후 선단부의 공 모양으로 팽창된 포자낭이 형성되어지는 시기(제2단계), 그리고 포자낭이 완성되면 일시적으로 포자낭과 포자낭병의 생장이 멈추고 회전도 멈추는 시기(제3단계), 그 후 포자낭 바로 아래의 약 1~3mm의 부근에서 새로운 생장역이 생기면서 신장 생장이 시작하는 데 이때 아주 짧은 시간에 약간 시계 반대방향으로 몸을 뒤틀 후 곧이어 시계방향으로 생장이 시작된다(제4단계). 제 4단계는 본격적인 대형포자낭병의 생장기로 평균생장속도는 시간당 약 3mm로 30 시간 이상 계속 신장한다. 대부분의 굴광성 연구는 제 4단계에 접어든 포자낭병이 대상이 이었다. 그리고 이들 포자낭병의 발생은 포자 접종 후 약 4일이 소요된다.

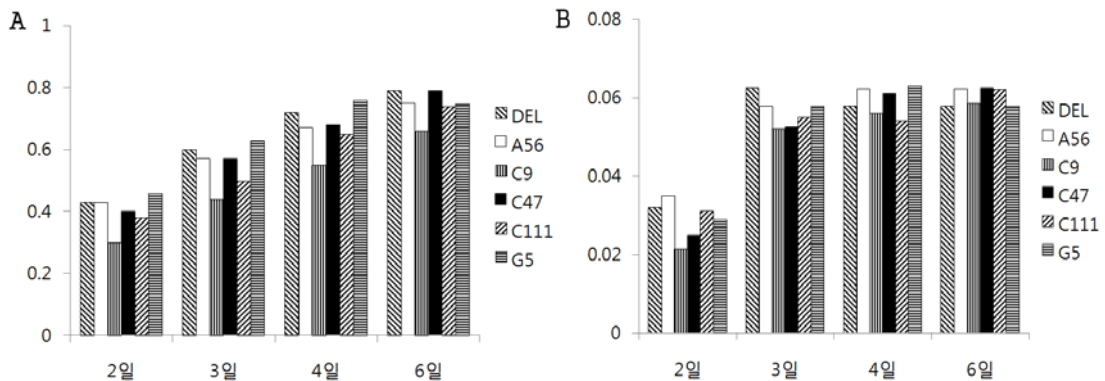


Fig. 3 Changes in weight of mutant lines during 6 days of cultures.

(A: fresh weight, B: Dry weight)

본 실험에서는 이들이 충분히 생육한 6일 후의 성장만을 비교하였다. Fig. 3. A 와 B는 본 실험에 공시한 야생형의 DEL이외의 5가지 돌연변이주(A56, G5, C9, C47, C111)에 대한 생육조사결과이다. 이 그림에서 보여주는 것처럼 이들 6종의 털곰팡이는 건물 중과 생 중량에 있어서 약간의 균주간 차이는 인정할 수 있으나 전체적인 패턴에 있어서는 비슷한 경향을 보였다. 그러나 6균주 모두 생 중량에 있어서는 배양 6일 후까지 계속 증가를 보여 주었으나 건 중량은 3일 이후에는 거의 변화가 없는 것으로 보아 이들 6종 모두가 3일 이후에 보여주는 대형포자낭병의 굴광성이 생장의 증가에 의한 것이라기보다는 포자낭병 안으로의 수분 유입으로 인한 세포 체적의 증가에 의한 것으로 생각되었다.

이러한 편차생장은 생장 4단계 이후에 포자낭병의 생장이 거의 멈춘 후에 포자낭병으로 유입된 수분에 의한 팽압(turgor pressure)에 의한 것이며 이들 팽압을 일으키는 광으로 청색광이 매우 효과적임을 알 수 있었다.

2. 돌연변이 주에서 보여지는 가시광역 하에서의 굴광성 반응의 차이

Table 4와 Table 5는 6종의 각 돌연변이주에 비교적 높은 에너지의 단색광과 그 보다 약 1/8정도의 낮은 에너지의 광을 조사한 후 굴광성을 조사한 결과이다. 이 표에서 제시한 것처럼 야생형인 DEL보다 높은 감수성을 보이는 것은 A56과 G5이었다. 그러나 C9, C47, C111등은 DEL에 비해 상당히 낮은 굴광성을 보였으며 C111은 어느 파장광역에서나 전혀 굴광성을 보이지 않아 굴광성에 관여하는 유전자(*madA*, *madB*, *madC*)가 모두 결핍되어 있음을 보여주었다(Fig. 4). 그리고 한 가지 특이한 사실로는 가장 민감한 돌연변이주인 A56(+)과 G5(+)가 약 $23\mu Em^{-2}s^{-1}$ 정도의 적색광 영역인 620nm는 물론 650nm까지 굴광성을 보인다는 점이다. 이 점은 대부분의 곰팡이에게 안전광으로 여겨온 적색광에도 감수성을 보이는 균주가 존재한다는 사실을 제시하고 있다. 또한 상기의 사실로 통해 털곰팡이의 굴광성에는 단지 광질 뿐만이 아니라 광의 세기(에너지)도 크게 영향을 미치는 것으로 확인되었다.

Table 4. Phototropism strengths of six different isolates under high energy irradiation with nine different wavelengths.

파장(nm)	white	400	420	450	550	580	600	620	650	750	dark
광량 ($\mu Em^{-2}s^{-1}$)	1,590	8	12	1.7	6.1	26	22	19	23	6.9	0
Strain											
A56	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++	-	-
G5	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++	-	-
DEL	++	++	++	++	++	++	++	++	+	-	-
C9	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
C47	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
C111	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

+++ very strong, ++strong, + common, -negative

Table 5. Phototropism strengths of six different varieties under low energy irradiation with nine different wavelengths.

파장(nm)	white	400	420	450	550	580	600	620	650	750	dark
광량 ($\mu Em^{-2}s^{-1}$)	252	1	1.75	0.33	0.99	3.2	3.1	1.1	2.8	1.0	0
Strain											
A56	++	++	++	++	++	++	+	++	-	-	-
G5	++	++	++	++	++	++	+	-	-	-	-
DEL	++	++	++	++	++	++	+	++	-	-	-
C9	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
C47	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
C111	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

+++ very strong, ++strong, + common, -negative

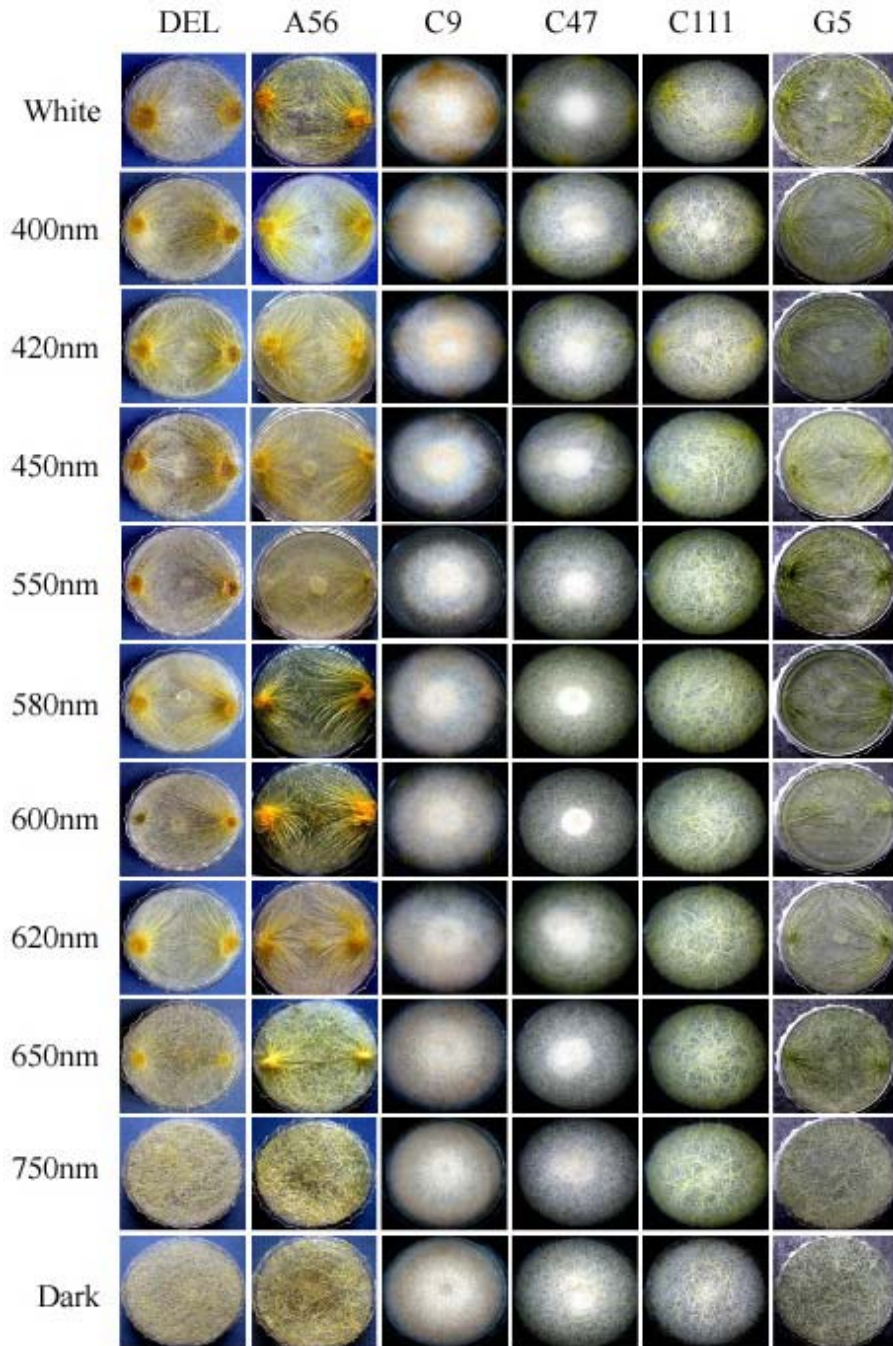


Fig. 4 The phototropism of macrophores on six strains of *P. blakesleeanus* under different light conditions.

3. 미스포자낭병 발생에 미치는 각 단색광 파장의 영향

가시광역 각 파장에 따른 미스포자낭의 발달도 돌연변이주 사이에서 상당히 다르게 나타났다 (Fig. 5). DEL은 파장이 길어질수록 미스포자낭이 더 많이 발달했고 특히 750nm(far-red영역)과 암 조건에서는 많은 미스포자낭이 발달했다. 이와 마찬가지로 A56, C9도 파장이 길어짐에 따라 점점 많은 미스포자낭이 발생하였고 특히 650nm이상에서 많이 생겨났다. 이와는 달리 C47과 C111은 파장에 따른 증가 추세는 보이지 않았으며 특히 C111은 다른 돌연변이주에 비해 어느 조건에서나 매우 많은 미스포자낭을 형성했다. C111과 반대로 G5는 특히 600nm이하의 짧은 파장에서는 거의 미스포자낭병이 발생하지 않았으며 다만 암소에서 많은 수적 증가를 보였다. C9의 경우도, 대형포자낭병이 매우 적게 또는 거의 자라지 않았다. 한편 포자낭의 수도 적고 그 색깔도 성숙한 포자낭의 것이 아니었다.

4. 미스포자낭병 발생과 대형포자낭병의 발생, 그리고 굴광성과의 길항관계

Fig. 6은 파장별 대형포자낭병의 굴광성 반응과 미스포자낭병 발생에서 보여주는 파장의존적인 길항관계를 명확하게 보여준다. 즉 6가지 털곰팡이의 대형포자낭병이 보여주는 굴광성의 다양함과 미스포자낭병 발생 간의 길항적 파장역을 살펴보면 민감한 굴광성을 나타내는 A56과 G5에 있어서는 적색광역 650nm 부근에서 길항관계가 보이는 데 비해, C9과 DEL의 경우는 620nm 부근에서 보이며 굴광성이 약한 C47은 550nm부근에서부터 길항관계가 성립되었다.

이러한 결과는 Choi 등(1982)이 양상추 종자의 광발아 촉진 및 억제 현상이 550nm부근부터 역치현상을 보여주는 결과와 매우 유사하였다.

그러나 550nm의 광은 A56, G5, DEL, C9 등 거의 모든 변이주에서는 강한 굴광성과 강한 미스포자낭병 억제를 보이는 영역이기 때문에 앞의 결과와 좋은 대조를 보이고 있다.

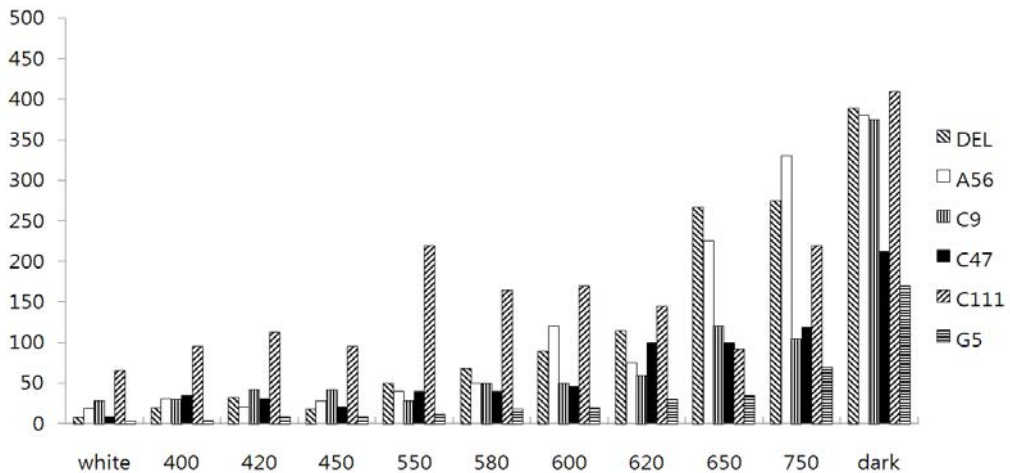


Fig. 5 Number of micro sporangiophores per petri-dish produced under different light wavelengths.

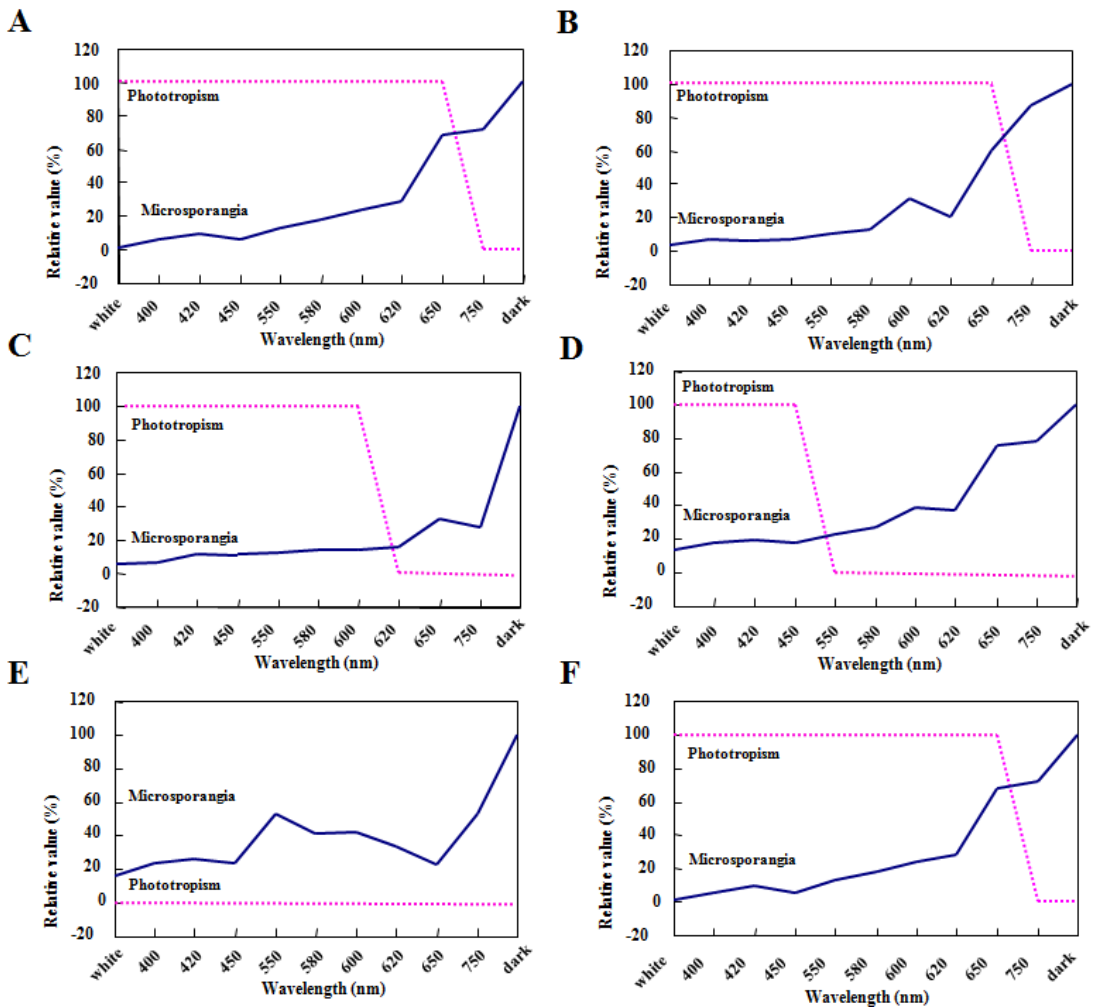


Fig. 6 Antagonistic relationships between the development of micro sporangiophores(solid lines) and phototropism(dotted lines) depending on light wavelengths during growth period in DEL and five different mutants.

Fig. 6의 결과는 파장에 따른 대형포자낭병의 굴광성 반응과 미소포자낭병 발생 간에서 보여주는 파장의존성의 길항 관계를 명확하게 보여준다. 광감수성을 갖지 않는 C111을 제외한 5가지 털곰팡이 모두 대형포자낭병의 굴광성을 청색광에서 강하게 보여 줄때 미소포자낭병의 발생은

강하게 억제되지만 파장이 길어짐에 따라 굴광성이 떨어지게 되면 이 때 서서히 미소포자낭병의 발생은 증가하는 길항관계를 보여 준다. 이때 A56과 G5에 있어서는 적색광역 650nm부근에서부터 길항관계가 성립되는데 비해, C9과 DEL의 경우는 620nm부근에서 보이며 굴광성이 약한 C47은

550nm부근에서부터 길항관계가 성립되었다.

결론적으로 이들 대형포자낭병의 굴광성에 대한 광 감수성과 미스포자낭병의 발생간에는 길항적인 관계가 성립됨이 확인되었다. 즉 돌연변이된 6균주 모두 대형포자낭병의 굴광성이 단파장의 청색광하에서 강하게 나타나다가 장파장의 적색광역에선 그 반응이 감소되면서 미스포자낭병의 발생이 오히려 증가되었다.

이러한 결과로 미루어 볼 때 이들 대형포자낭의 발생 및 굴광성과 미스포자낭병 발생 간에는 광과장의 인식인자(광수용체)가 하나의 공통적 기작에 의해 조절된다는 사실을 시사한다.

적요

털곰팡이 야생종(DEL)과 5균주의 돌연변이(A56, C9, C47, C111, G5)를 명소에서 6일간의 생장을 조사한 결과 생육일수에 따른 생 증량의 증가나 건물 중의 증가는 공시한 6균주가 동일한 경향을 보여 돌연변이 균주간의 차이는 인정할 수 없었다. 그러나 생증량과 건물중의 패턴 변화는 큰 차이를 보여 공시 균주 모두 배양 후 3일 이후부터는 건물 중의 증가는 뚜렷하지 않으나 생증량만은 계속 증가하였다. 이러한 사실은 배양 3일 이후에 형성되는 대형포자낭병의 발생과 굴광성이 건물생장에 의한 것이 아니라 오로지 수분유입팽창력 따른 편차생장 때문임을 강하게 시사하고 있다. 균주 간에서 보이는 파장별 굴광성의 감수성은 A56과 DEL, G5에서 가장 강하게 나타나 적색광의 파장역에서도 굴광성을 보이는 반면 C9 과 C47은 청색광 영역에서만 약한 감수성을 나타내었다. 그리고 C111은 전혀 굴광성을 나타내지 않았다. 이들 대형포자낭의 굴광성에 대한 광 감수성과 미스포자낭병의 발생 간에 어

떤 길항적인 관계가 성립됨이 확인되었다. 즉 6균주 모두 대형포자낭의 굴광성이 청색광역에서 강하게 나타나다가 적색광역에선 그 반응이 감소되면서 미스포자낭병의 발생이 오히려 증가되었다. 이러한 결과로 미루어 볼 때 이들 대형포자낭의 발생 및 굴광성과 미스포자낭병의 발생 간에는 광과장의 인식인자(광수용체)가 하나의 공통적 기작에 의해 조절된다는 사실을 강하게 시사했다.

참고문헌

1. Agardh, C. A. 1817. Synopsis Algarum Scandinaviae adjecta dispositione unversali algarum. Ex officinia Berlingiana, Lundae (see p.46).
2. Alvarez M. I., Eslava A. P. and Lipson E. D. 1989. Phototropism mutants of *Phycomyces blakesleeanus* isolated at low light intensity. *Experimental Mycology* 13 : 38-48.
3. Avalos J., Corrochano L. M. and Brenner S. 1996. Genomic organization of the fungus *Phycomyces*. *Gene* 174 : 43-50.
4. Burgeff, H. 1914. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität, und Erbllichkeit bei *Phycomyces nitens* Kunze. I. *Flora* 107:259.
5. Burgeff, H. 1925. Über Arten und Artkreuzung in der Gattung *Phycomyces* Kunze. *Flora* 118-119: 40.
6. Campuzano V., Galland P., Senger H., Alvarez M. I., Eslava A. P. 1994. Isolation and characterization of phototropism mutants of *Phycomyces* insensitive to ultraviolet *Curr Genet.* 26 : 49-53.
7. Campuzano V., Galland P., Eslava A. P. and Alvarez M. I. 1995. Genetic characterization of two phototropism mutants of *Phycomyces* with

- defects in the genes *madI* and *madJ* *Curr Genet.* 27 : 524-527
8. Campuzano V., Galland P., Alvarez M. I. and Eslava A. P. 1996. Blue-light receptor requirement for gravitropism, autochemotropism and ethylene response in *Phycomyces*. *Photochemistry and Photobiology* 63 : 686-694.
 9. Carnoy, J. B. 1870. Recherches anatomiques et physiologiques sur les champignons. *Bull. Soc. R. Bor. Belg.* 9: 157.
 10. Choi K. S., Ishiguri Y., Takahash N. 1982. Modification of Spectral Dependency in Germination of Immature and Post-Harvest Lettuce Seed. *The Reports of the Institute for Agricultural Research, Tohoku University, Vol. 33*, 35-43.
 11. Corrochano L. M., Galland P., Lipson E. D. and Olmedo E. C. 1988. Photomorphogenesis in *Phycomyces* : Fluence-response curves and action spectra. *Planta* 174 : 315-320.
 12. Corrochano, L. M., Enrique C. O. 1990. Photomorphogenesis in *Phycomyces* : Competence period and stimulus-response relationships. *J. of Photochemistry and Photobiology* 5 : 255-266.
 13. Corrochano L. M. and Olmedo E. C. 1991. Photomorphogenesis in *Phycomyces* and in other fungi. *Photochemistry and Photobiology* 54(2)319-327.
 14. Delbrück, M., Katzir A. and Presti D. 1976. Responses of *Phycomyces* indicating optical excitation of the lowest triplet state of riboflavin. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 73 : 1969-1973.
 15. Delbrück, M. and Galle H. K. 1978. *Phycomyces blakesleeanus*(Mucorales). Vegetative life cycle. Film E 2159 der Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen.
 16. De Wevre, A. 1891. Recherches experimentales sur le *Phycomyces nitens*(Kunze). *Bull. Soc. R. Bot. Belg.* 30: 1627.
 17. Díaz L. and Olmedo E.C. 1981. Light-controlled photogenesis and mycelial growth in *Phycomyces* mutants. *Curr. Genet* 3 : 23-26.
 18. Enrique C. O. and Lipson E. D. 1987. "PHYCOMYCES" Cold Harbor Laboratory, New York State. ISBN 0-87969-199-9.
 19. Galland P. and Lipson E. D. 1987. Blue-light reception in *Phycomyces* phototropism : Evidence for two photosystems operating in low- and high-intensity ranges. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 84 : 104-108.
 20. Galland, P., Eslava A. P. and Alvarez M. I. 1997. Photoreception and phototropism in *Phycomyces* : Antagonistic interactions between Far-UV, Blue, and Red light. *Photochemistry and Photobiology* 66 : 879-884.
 21. Iino M. and Schäfer E. 1984. Phototropic response of the stage I *Phycomyces* sporangiophore to a pulse of blue light. *Proc. Natl Acad. Sci.* 81 : 7103-7107.
 22. Josef Maier and Helga Ninnemann 1995. Inhibition of light-dependent photomorphogenesis of sporangiophores from *Phycomyces blakesleeanus* by application of pteridine biosynthesis inhibitors. *Photochemistry and Photobiology* 61 : 206-209.
 23. Kunze, G. and Schmidt J. C. 1823. *Mycologische Hefte. Vol. 2. Leipzig*(see p. 113).
 24. Leonian, L. H. and Lilly V. G. 1940. Studies on the nutrition of fungi. *Am. J. Bot.* 27:18.S
 25. Morales M. and Ruiz-Herrera J. 1990. Light-induced changes in the vesicular apparatus of *Phycomyces* sporangiophores during the phototropic response. *Photochemistry and Photobiology* 52 : 223-227.
 26. Ortega J. K. E., Harris J. F. and Gamow R. I. 1974. The analysis of growth in *Phycomyces*

- using a novel optical method. *Plant Physiology* 53 : 485-490.
27. Rudolph, H. (1958) Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Sporangiothecen von *Phycomyces blakesleeanae*. *Biol. Zentralb.* 77: 387.
28. Salgado L. M., Bejarano E. R. and Olmedo E.C. 1989. Carotene-Superproducing Mutants of *Phycomyces blakesleeanae*. *Experimental Mycology* 13 : 332-336.
29. Tamotsu O. and Tsuru T. 1993. Diphasic negative phototropism of sporangiothecae of the polyploid mutant of *Phycomyces blakesleeanae*. *Experimental Mycology* 17 : 103-108.
30. Thornton, R. M. 1972. Alternative fruiting pathways in *Phycomyces*. *Plant Physiology* 49 : 194.
31. Van Tieghem, P. and G. Le Monnier. 1873. Recherches sur les Mucorinees. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 17: 261
32. Werner S. and Galland P. 1999. Light-induced absorbance changes in *Phycomyces* : evidence for cryptochrome-associated flavosemiquinones. *Planta* 208 : 274-282.