

Control de la síntesis de clorofila *a* por el fitocromo y criptocromo en la rodofíceea *Corallina elongata* Ellis et Soland

F. López-Figueroa* y F. X. Niell

Departamento de Ecología
Facultad de Ciencias
Universidad de Málaga
29071 Málaga (España)

(Recibido el 4 de diciembre de 1987)

F. LOPEZ-FIGUEROA and F. X. NIELL. *Control by Phytochrome and Cryptochrome of the Chlorophyll a Synthesis in the Red Alga Corallina elongata Ellis et Soland*. Rev. esp. Fisiol., 44 (3), 287-294, 1988.

Chlorophyll *a* synthesis in the red alga *Corallina elongata* is controlled by phytochrome and by a specific blue light photoreceptor. Although the estimated photoequilibrium of phytochrome is similar in blue and red light, the amount of chlorophyll accumulated is greater in blue light, which implies the action of cryptochrome, according to the criteria for the specific blue light photoreceptor involvement. The amount of chlorophyll synthesized is greater when the level of photoequilibrium approaches 65 % (in blue and red light) than with higher levels (72.7 % in white light and 70.8 % in green light). The action of phytochrome is demonstrated by the induction of chlorophyll synthesis after red pulses and the reversion after far red pulses. The reversion is not complete but the percentage of reversibility is high (85-90 %). The amount of chlorophyll accumulated is greater in darkness after the application of red light pulses than in white light after the same light pulses. The induction of chlorophyll synthesis is greater after red pulses than after continuous red light. The existence of a fast destruction of chlorophyll in continuous light is observed. This destruction is greater in the high photoequilibrium of phytochrome (70-72 %). The turnover times and the induction mechanism of chlorophyll synthesis must be very fast. This indicates the existence of a possible rapid adaptation to the change in light quality and intensity in the marine system.

Key words: Phytochrome, Cryptochrome, Chlorophyll synthesis, Red algae, *Corallina elongata*.

La fotorregulación de la síntesis de clorofila ha sido estudiada principalmente en plantas superiores (22). Se han propuesto dos niveles de control, primero a nivel

de la síntesis del ácido aminolevulínico (ALA), controlada por el fitocromo (19) y, en segundo lugar, en angiospermas etioladas, a nivel de la reducción de protoclorofilida a clorofilida (11). Así, el control de la síntesis de clorofila lo realiza el fitocromo (21). El fitocromo es una cromoproteína de 124 KDa con dos formas

Correspondencia a Dr. F. López-Figueroa, Botanisches Institut der Universität. München, Menzinger Str. 67, D-8000 München 19. Alemania.

interconvertibles, la forma Pr con máximo de absorción en la banda roja del espectro ($A_{max} = 665 \text{ nm}$) y la forma Pfr con máximo de absorción en la banda roja lejana ($A_{max} = 730 \text{ nm}$). La forma Pfr es la molécula activa que controla multitud de respuestas fisiológicas en vegetales superiores, entre ellas la síntesis de clorofila (17, 20). En *Sorghum vulgare* SAWHNEY *et al.* (30) proponen la acción conjunta del fitocromo y de un fotorreceptor específico de luz azul (criptocromo).

En plantas inferiores, concretamente en algas verdes, KOWALLICK y SCHÜRMAN (16) han determinado que la luz azul induce la síntesis de clorofila. En *Euglena gracilis* KAUFMAN y LYMAN (15) han observado que además de la luz azul, la luz roja y la amarilla determinan un incremento en la tasa de síntesis de clorofila, proponen por ello la existencia de un nuevo fotorreceptor con actividad a 600 nm. JEFFREY (13) y SENGER (31) indican además que la mayoría de los procesos fotoregulados en algas (entre ellos la síntesis pigmentaria) están bajo control de un fotorreceptor específico de luz azul (criptocromo). Se desconoce la naturaleza de este fotorreceptor, que se ha identificado como un carotenoide (34), pero la mayoría de los autores consideran que tiene naturaleza flavoproteica (26).

Debido a que el fitocromo absorbe también en luz azul (4) debe quedar establecido cuando una determinada respuesta está bajo control del fitocromo, criptocromo o de ambos fotorreceptores a la vez (33). MOHR (21) sugirió varios modelos de interacción entre el fitocromo y criptocromo y SCHÄFER (32) propuso un criterio para separar la acción del fitocromo y criptocromo basado en «el principio de fotoequivalencia». Si una respuesta está mediada únicamente por el fitocromo depende del nivel de fotoequilibrio estacionario, si éste es idéntico en luz azul y en luz roja la respuesta debería ser la misma; en cambio si es mayor en luz azul indicaría la presencia del criptocromo.

Por otro lado DRING (6) resalta que en la mayoría de las plantas verdes (incluidas las clorofíceas) se ha demostrado la existencia del fitocromo, pero el criptocromo es el que tiene un papel más importante en el control de las respuestas fotomorfogénicas. Sin embargo, en algunas algas se ha podido demostrar una acción clara del fitocromo, como en la inducción de la síntesis de clorofila en *Scenedesmus* (3) y en algunas respuestas fotoperiódicas en *Porphyra tenera* (6).

En este trabajo se estudia si la síntesis de clorofila a (Cla) en *Corallina elongata* está inducida por la luz y se determina el fotorreceptor que controla su síntesis. Se aplican los criterios de MOHR (20) y SCHÄFER (32), empleados hasta ahora únicamente en plantas superiores, con el fin de demostrar de forma inequívoca el papel de ambos fotorreceptores en el control de la síntesis pigmentaria en algas.

Material y Métodos

El alga roja *Corallina elongata* Ellis et Soland fue recolectada durante el período invernal sobre superficies rocosas en el litoral de Maro (Málaga). Se tomaron plantas de tamaño similar (mismo estado de desarrollo). Para determinar la homogeneidad del material se estimaba la concentración de clorofila en 10 muestras, no observando diferencias significativas ($F < 0,1$). Las algas eran mantenidas en el laboratorio durante 24 horas en oscuridad a la temperatura de 16 °C antes de la aplicación de los tratamientos lumínicos.

Fuentes de luz y medidas de radiación. Por medio de 4 juegos de los tubos fluorescentes Silvania, de 20 W cada uno, se obtuvieron la luz blanca (B) (*Silvania*, F 20W/CW), la luz roja (R) (F 20W/R), la luz azul (A) (F 20W/B) y la luz verde (V) (F 20W/G). La luz roja lejana (FR) se obtuvo con una lámpara halógena tubular de 300 W situada detrás de una cubeta de agua de 10 cm de ancho, empleada como

filtro de calor, y de un filtro FR (Schott, SFK, λ max = 720 nm). En la fig. 1 se muestran los espectros de flujo cuántico de las diferentes fuentes de luz empleadas. El flujo fotónico (FF) entre 400-700 nm (PAR) en luz blanca, azul y verde fue de $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en luz roja de $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y en luz FR de $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El FF fue medido con un espectrorradiómetro modelo Li-1800 UW.

Cálculo del fotoequilibrio del fitocromo. Se aplicó el método de GARDNER y GRAFFEO (9). Se emplearon las eficiencias cuánticas relativas obtenidas por PRATT y BRIGGS (25) al estudiar la fototransformación del fitocromo *in vivo*. El espectro del flujo fotónico en cada fuente de luz se realizó con un espectrorradiómetro modelo Li Cor 1800 UW conectado con una computadora IBM. El producto de los rendimientos cuánticos y flujo fotónico se realizó cada 5 nm en la banda de longitudes de onda de 360 a 800 nm.

Diseño experimental. Las algas (2,5 g de peso fresco), después del tratamiento previo, se introducían en botes de experimentación con 500 ml de agua de mar filtrada a través de un filtro Whatman GF/C de $1,2 \mu\text{m}$ de diámetro de poro y debido a que un agotamiento de nutrientes durante el periodo de experimentación puede causar un decrecimiento en la concentración de pigmento (1), se añadía NO_3^- $5 \mu\text{M}$.

A continuación se aplicaban los diferentes tratamientos de luz: 1) Exposición en luz continua de diferente calidad espectral (A, V, R y FR) durante 6 h. Se tomaban muestras para la estimación de la concentración de Cla a los 30 min y 1, 2, 3, 4, 5 y 6 h respecto al tiempo inicial, t_i (antes de la aplicación de los tratamientos de luz). 2) Determinación del control de la síntesis de clorofila por el fitocromo, por aplicación de pulsos de luz R y FR: Después de la aplicación de pulsos de luz R durante 30 min se mantenían las algas durante 1 hora en oscuridad y se exponían

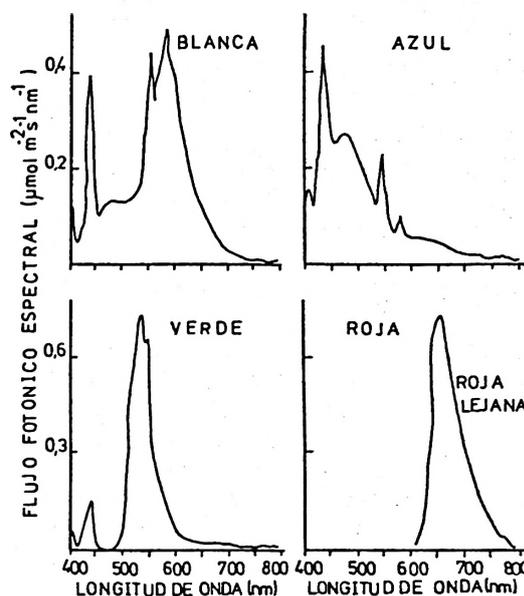


Fig. 1. Flujo fotónico espectral en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{nm}^{-1}$ en las diferentes fuentes de luz empleadas.

durante cuatro horas en la luz blanca continua o bien permanecían cuatro horas más en oscuridad. Para determinar si se producía reversión de la respuesta se aplicaron pulsos de 30 min de luz R seguidos de pulsos de 8 min de luz FR. También se aplicaron independientemente pulsos de 8 min de FR. Una muestra en oscuridad a la que no se aplicaba ningún pulso de luz servía de control. La concentración de clorofila se estimaba antes de todos los tratamientos (en el tiempo inicial, t_i), a los 15 min en oscuridad tras los pulsos y en luz blanca continua a los 5, 15, 30, 60, 120 y 240 min respecto a t_o (final del periodo de 1 h en oscuridad), o a los 5, 30, 60, 120, 180 y 240 min si las plantas permanecían en oscuridad. En cada tiempo indicado se tomaron al menos 3 muestras de algas cortadas longitudinalmente y se estimaba la concentración de clorofila.

La cantidad de clorofila acumulada (Cla A) era valorada de acuerdo con la siguiente expresión:

$$\text{Cla A} = \frac{[\text{Cla}]_{x,tx} - [\text{Cla}]_{d,tx} - [\text{Cla}]_{i_i}}{[\text{Cla}]_{i_i}}$$

Siendo $[\text{Cla}]_{x,tx}$ la concentración de clorofila después de los pulsos R, 1 h en oscuridad y un tiempo determinado tx en luz blanca, en oscuridad o un tiempo en luz continua de una determinada calidad espectral. $[\text{Cla}]_{d,tx}$ es la concentración de clorofila en el control oscuro tras un mismo período. $[\text{Cla}]_{i_i}$ es la concentración de clorofila en el periodo inicial antes de los tratamientos lumínicos. Se divide por $[\text{Cla}]_{i_i}$ ya que la concentración inicial de clorofila no era idéntica en los diferentes experimentos realizados. La acumulación de clorofila se refiere así a la concentración existente antes de aplicar los tratamientos de luz. La concentración de clorofila inicial se estimaba a partir de 10 muestras, calculando la media y desviación típica; en ningún caso las diferencias en la concentración de Cla en estas muestras fue significativa.

Determinación de la concentración de clorofila.— Fue determinada espectrofotométricamente por el método de JEFFREY y HUMPHREY (14), ensayo que no discrimina entre la clorofila a y la clorofilida-a. La extracción se realizó en tejido fresco con acetona (90 %), neutralizada con Na_2CO_3 , en un mortero.

Estadística.— En cada punto t_i y t_x se estimaba, sobre las réplicas tomadas, la media y la desviación típica estándar. Se aplicó un análisis de la varianza (ANOVA) para determinar si existían diferencias significativas entre los diferentes tratamientos aplicados.

Resultados

Exposición en luz continua de diferente calidad espectral.— La mayor cantidad de clorofila acumulada se alcanza en luz azul (fig. 2). En luz roja durante las dos pri-

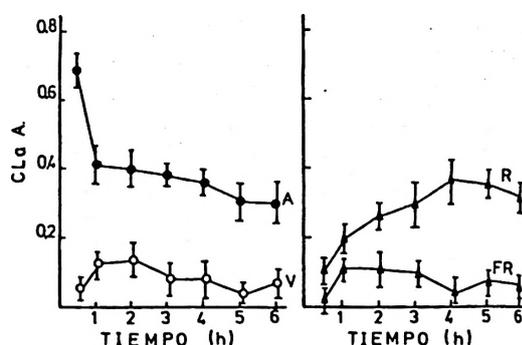


Fig. 2. Cantidad de clorofila acumulada (Cla A) a lo largo del tiempo bajo iluminación continua con luz azul (A), verde (V), roja (R) y roja lejana (FR).

El flujo fotónico (FF) en A y V es de $120 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, en R de $100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y en FR de $60 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

meras horas la Cla A es menor que en luz azul, aunque en las tres últimas horas los valores se aproximan. En luz azul la inducción es sumamente rápida. En luz verde y FR la cantidad de Cla A es similar y mucho más baja que en los tratamientos con luz azul y roja (fig. 2). Las cinéticas de acumulación varían en relación con la calidad espectral. Los tratamientos azul y rojo presentan cinéticas aproximadamente complementarias, mientras que en las primeras horas de exposición la Cla A aumenta en luz R, en luz A disminuye progresivamente tras el aumento que se produce en la primera hora.

En la tabla I se representan los niveles de fotoequilibrio del fitocromo que se alcanzan en las diferentes luces. La cantidad

Tabla I. Niveles de fotoequilibrio (%) del fitocromo que se alcanzan con diferentes luces.

Luz	Fotoequilibrio (%)
Azul	64,7
Verde	70,8
Roja	65,6
Roja lejana	0,12
Blanca	72,7

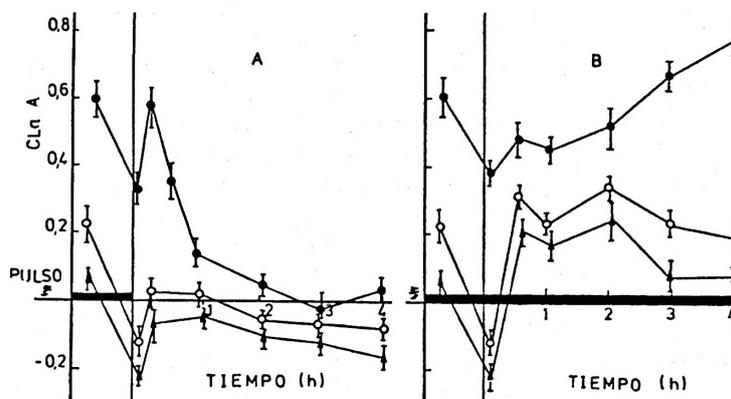


Fig. 3. Cantidad de clorofila acumulada (Cla A) a lo largo del tiempo en oscuridad (A) y en luz blanca (B) tras la aplicación de pulsos de 30 min R (●), pulsos 30 min R + 8 min FR (○) y de 8 min FR (▲). El flujo fotónico (FF) de los pulsos R es de $100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, de los pulsos FR de $60 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y en luz blanca continua de $120 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

de Cla A menor corresponde con los valores más altos de fotoequilibrio (luz verde) y en los más bajos (luz FR).

Al aplicar un ANOVA se observó que existían diferencias significativas en la Cla A en los tratamientos Azul y Rojo respecto a los tratamientos Verde y FR ($F < 0,05$), en cambio no existían diferencias significativas entre los tratamientos V y FR.

Pulsos de luz.— Para demostrar la acción del fitocromo es necesaria la aplicación de pulsos R y determinar la existencia de reversión de la respuesta (síntesis de Cla) tras pulsos R + FR. En la fig. 3 se representa la cantidad de clorofila acumulada tras la aplicación de pulsos R, FR y R + FR en luz blanca continua o en oscuridad. En primer lugar, la Cla A es mayor tras pulsos R que tras pulsos R + FR, tanto en luz blanca como en oscuridad. La Cla A tras pulsos FR es menor que tras R y R + FR. No se produce así una reversión completa, pero el porcentaje de reversión calculado, de acuerdo con la fórmula propuesta por OELZE-KAROW *et al.* (23), es no obstante alto (80-90 %). La inducción tras pulsos de luz R es muy rá-

pida. En oscuridad la Cla A es mayor que en luz blanca en donde se produce una destrucción de parte de los pigmentos sintetizados en la primera media hora y es probable también que la tasa de síntesis disminuya al prolongar el período de exposición. En oscuridad, en cambio, se produce un aumento progresivo en la Cla A a lo largo del tiempo.

Al aplicar un ANOVA se han determinado diferencias significativas ($F < 0,05$) entre los valores de Cla A en los tratamientos R y R + FR.

Discusión

Se demuestra la acción del fitocromo en el control de la síntesis de clorofila en el alga roja *Corallina elongata* mediante la aplicación del criterio de MOHR (22). La inducción de la síntesis de clorofila en luz roja está mediada por el fitocromo, ya que se produce reversión de la respuesta al aplicar pulsos R + FR aunque ésta no sea completa; se produce la inducción mayor en luz azul continua. Este resultado plantea el problema de determinar si la respuesta se debe a la acción de un fotorre-

ceptor específico de luz azul (criptocromo), a la acción del fitocromo o a la de ambos a la vez. En primer lugar se observa que la inducción es más rápida en luz azul que en luz roja; esto indirectamente indicaría la presencia del criptocromo (8). En segundo lugar, al aplicar «el principio de fotoequivalencia» de SCHÄFER (32) se observa cómo a pesar de alcanzarse niveles de fotoequilibrio del fitocromo en luz azul y rojo similares (64,7 % y 65,8 % respectivamente) la cantidad de Cla A es significativamente mayor en luz azul. Este resultado indica la presencia del criptocromo actuando junto al fitocromo (33).

KOWALLICK y SCHÜRMAN (16) observaron que en algas verdes la síntesis de clorofila es mayor en luz azul que en luz roja, pero debido al diseño experimental empleado no determinaron qué fotorreceptor actúa. En *Corallina elongata* se produce una acción conjunta del fitocromo y criptocromo como en las plantas superiores *Sorghum vulgare* (30), *Sorghum bicolor* (28) y *Sinapis alba* (23). En *Corallina*, al contrario que en plantas superiores la acción de la luz azul mediada por el criptocromo es más importante que la acción de la luz roja mediada por el fitocromo. DRING (6) llegó a estas mismas conclusiones al hacer una revisión de la calidad de luz que induce más la síntesis de clorofila en diferentes algas. En el alga roja *Porphyra umbilicalis* y en el alga verde *Ulva rigida* se ha demostrado igualmente la acción del fitocromo en la síntesis de clorofila, además se ha detectado fitocromo mediante el método propuesto por TOKUHISA *et al.* (35) en *Ulva*, *Corallina* y *Porphyra* (18).

Otro resultado importante es la existencia de una fotoinducción de la síntesis de clorofila muy rápida. En la primera hora tanto tras pulsos de luz roja como en luz roja y azul continua se alcanza un nivel de inducción alto. La síntesis de Cla es mayor en oscuridad que en luz blanca tras la aplicación de los pulsos. En realización con este resultado se propone la existencia de

fotodescomposición de Cla durante el período de iluminación continua. Además, se observa que donde se alcanza un fotoequilibrio del fitocromo más alto la Cla es menor, por lo que se propone una relación entre nivel de fotoequilibrio y fotodescomposición y tasa de renovación de la Cla. La existencia de una alta tasa de renovación de Cla en *Corallina* ya observada por ALGARRA (1), podría tener un significado ecológico: la adaptación rápida a los cambios en la calidad e intensidad de luz que se producen en el medio marino. CUSHMAN y PRICE (5) indicaron que una síntesis rápida de Cla en las algas permite una adaptación eficaz a los cambios en la intensidad de luz en el medio marino y, por o tanto, permitiría mantener un nivel adecuado de fotosíntesis. En otras algas se han estimado, igualmente, tiempos de renovación de la síntesis de Cla mucho más rápidos que en plantas superiores, como en *Chlorella pyrenoidosa* (12), en *Skeletonema costatum* (24) y en *Euglena gracilis* (5).

Las oscilaciones de corto período en la síntesis de clorofila en *Corallina* producidas tras la aplicación de pulsos de luz es el resultado de una alta tasa de renovación pigmentaria y tendrían un claro sentido adaptativo. Estas oscilaciones reflejarían la acción de sistemas autocatalíticos o de sistemas de retroalimentación negativa. Algunos autores han detectado ritmos de períodos cortos en la fluorescencia de clorofila en organismos fitoplanctónicos marinos (7, 27) y RAMUS *et al.* (29) ha observado igualmente en algas macrófitas cambios muy rápidos en la síntesis de clorofila frente a las variaciones lumínicas (29). Estas oscilaciones son de período más corto que las observadas en plantas superiores terrestres (2, 10).

Se puede concluir que en *Corallina elongata* la síntesis de clorofila está bajo control de dos fotorreceptores (Fitocromo y Criptocromo) y que los sistemas de fotorrecepción responden muy rápido a los tratamientos lumínicos, por lo que, al pa-

recer, la propuesta de MOHR (22) en relación con los fotorreceptores que regulan respuestas fotomorfológicas en algas y en plantas superiores queda invalidada.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado en el marco del proyecto de la «Comisión Asesora de Investigación Científica y Técnica» PR 1063/84 (España).

Resumen

Se demuestra en el alga roja *Corallina elongata* el control de la síntesis de clorofila *a* (Cla) por el fitocromo y un fotorreceptor específico de luz azul (Criptocromo). La inducción de la síntesis de Cla bajo iluminación continua, es más alta en luz azul que en luz roja, a pesar de alcanzarse un nivel similar de fotoequilibrio del fitocromo con ambas luces, lo que demuestra la presencia del criptocromo. La cantidad de clorofila sintetizada es mayor en las calidades de luz donde se alcanza un nivel de fotoequilibrio del fitocromo próximo al 65 % (azul y roja) que en luces donde el fotoequilibrio es mayor: blanca (72,7 %) y verde (70,8 %). Se demuestra la acción del fitocromo al observar la inducción de la síntesis de clorofila *a* tras pulsos de luz roja y reversión del efecto tras la aplicación de pulsos de luz roja lejana. La reversión no es completa, aunque el porcentaje de reversión obtenido es alto (85-90 %). La cantidad de clorofila *a* sintetizada es mayor en oscuridad que en luz blanca, tras la aplicación de pulsos de luz roja y que en luz roja continua. Se plantea la existencia de fotodescomposición de clorofila *a* a lo largo del período en luz continua. Esta destrucción es mayor en las luces donde se alcanza un fotoequilibrio del fitocromo mayor. La tasa de renovación y mecanismos de inducción de la síntesis de clorofila son muy rápidos, lo que supone una ventaja selectiva ya que permitiría una adaptación rápida a los cambios en calidad e intensidad de luz que se producen en el medio marino.

Palabras clave: Fitocromo, Criptocromo, Síntesis de Clorofila *a*, Algas rojas, *Corallina elongata*.

Bibliografía

- Algarra, P.: Mecanismos de respuestas adaptativas a corto plazo del equipo pigmentario de dos morfotipos de *Corallina elongata* Ellis et Soland. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga. 1986.
- Auclair, J. C., Demers, S., Frechette, E. M., Legendre, C. L. y Trump, C.: *Limnol. Oceanogr.*, 27, 348-352, 1982.
- Brinkmann, G. y Senger, H.: En «Photoreceptor and Plant Development». (J. A. de Greef., ed.). University Press. Antwerpen, 1980, pp. 204-218.
- Butler, W. L., Hendricks, S. B. y Siegelman, S.: *Photochem. Photobiol.*, 3, 521-528, 1964.
- Cushman, J. C. y Price, C. A.: *Plant Physiol.*, 82, 97-977, 1986.
- Dring, M. J.: En «Progress in Phycological Research», (R. Chapman, ed.), 1984, vol. 3, pp. 159-192.
- Falkowski, P. C.: *J. Mar. Res.*, 41, 215-237, 1983.
- Gaba V. y Black, M.: *Nature*, 278, 51-54, 1979.
- Gardner, G. y Graceffo, M. A.: *Photochem. Photobiol.*, 16, 349-354, 1982.
- Gehring, H., Kasemir, H. y Mohr, H.: *Planta*, 133, 295-302, 1977.
- Griffiths, W. T. y Oliver, R. P.: En «Chloroplast Biogenesis» (R. J. Ellis, ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 1984, pp. 247-253.
- Grumbach, K. H., Lichtenthaler, H. K. y Erisman, K. H.: *Planta*, 140, 37-43, 1978.
- Jeffrey, S.W.: En «Encyclopedia of Plant Physiology» (A. Pirson & M. H. Zimmermann, ed.). Springer-Verlag. Berlin, 1981, vol. 12A, pp. 249-276.
- Jeffrey, S. W. y Humphrey, C. G.: *Biochem. Physiol.*, 167, 191-194, 1975.
- Kaufmann, L. S. y Lyman, H.: *Plant Sci. Letters*, 26, 293-299, 1982.
- Kowallick, W. y Schürmann, R.: En «Blue light effects in biological systems» (H. Senger, ed.). Springer-Verlag, Berlín, 1984, pp. 352-358.
- Lagarias, C.: *Photochem. Photobiol.*, 42, 811-820, 1985.
- López-Figueroa, F.: Fotorregulación de la síntesis pigmentaria en algas. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga, 1986.
- Masoner, M. y Kasemir, H.: *Planta*, 126, 111-117, 1975.
- Mohr H.: Lectures on Photomorphogenesis. Springer-Verlag, Berlín, 1972.
- Mohr, H.: En «The Blue Light Syndrome» (Senger, H., ed.). Springer-Verlag, Berlín, 1980, pp. 97-109.
- Mohr, H.: En «Techniques in Photomorphogenesis». (H. Smith, ed.). Academic Press, London, 1984, pp. 13-41.

23. Oelze-Karow, H., Rösch, H. y Mohr, H.: *Photochem. Photobiol.*, 37, 565-569, 1983.
24. Owen, T. G., Ripper, D. y Falkowski, G.: *Plant Physiol.*, 62, 516-521, 1978.
25. Pratt, L. H. y Briggs, W. R.: *Plant Physiol.*, 41, 467-474, 1966.
26. Presti, D. y Delbrück, M.: *Plant Cell Environ.*, 1, 81-100, 1978.
27. Prezelin, B. B. y Ley, A. C.: *Mar. Biol.*, 55, 295-307, 1980.
28. Rajasekhar, V. K., Rao, L. W., Spira, G. y Sopory, S. K.: *Plant Cell Physiol.*, 22, 773-780, 1981.
29. Ramus, J., Lemons, F. y Zimetan, C.: *Mar. Biol.*, 42, 293-303, 1977.
30. Sawhney, S., Oelze-Karow, H. Sawhney, N. y Mohr, H.: *Photochem. Photobiol.*, 32, 787-792, 1980.
31. Senger, H.: *Photochem. Photobiol.*, 35, 911-920, 1982.
32. Schäffer, E.: En «Plants and Daylight Spectrum» (H. Smith., ed.). Academic Press, London, 1981, pp. 461-480.
33. Schäffer, E. y Haupt, W.: En «Encyclopedia of Plant Physiology», (W. Shropshire y H. Mohr, ed.). Springer-Verlag, Berlín, 1983, pp. 722-744.
34. Schletz, K.: *Z. Pflanzenphysiol.*, 77, 189-211, 1975.
35. Tokuhisa, J. G., Daniels, S. M. y Quail, P. H.: *Planta*, 164, 321-332, 1985.