

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen

DER LICHT EINFLUSS AUF DIE HAARBILDUNG
AM HYPOKOTYL VON *SINAPIS ALBA* L.

Von

HANS MOHR

Mit 3 Textabbildungen

(Eingegangen am 19. Januar 1959)

1. Einleitung

In der vorangegangenen Arbeit dieser Reihe (MOHR 1957) ist der Einfluß des Lichts (400—800 $m\mu$) auf das Längenwachstum des Hypokotyls und auf die Bildung von Anthocyan bei frühen, im Dunkeln entstandenen Keimlingsstadien von *Sinapis alba* untersucht worden. Dabei hat sich gezeigt, daß die beobachteten Effekte der Bestrahlung sich nur deuten lassen, wenn man annimmt, daß neben dem bekannten Reversiblen Hellrot-Dunkelrot-Reaktionssystem (vgl. z. B. BORTHWICK u. Mitarb. 1954; HENDRICKS u. Mitarb. 1956; WITHROW u. Mitarb. 1957; MOHR 1959) noch ein weiteres Reaktionssystem wirksam ist¹. Während das Reversible HR-DR-Reaktionssystem schon bei Einstrahlung einer relativ geringen Energiemenge des wirksamen Spektralbereichs nachgewiesen werden kann (Niederenergiereaktion¹), wird das andere Reaktionssystem erst nachweisbar, wenn eine größere Energiemenge bei höherer Intensität eingestrahlt wird (Hochenergiereaktion¹). Das vorläufige, nur ungenügend für den Einfluß der NER korrigierte Wirkungsspektrum der HER wurde näherungsweise zwischen 400 und 800 $m\mu$ bestimmt. Es ist zweigipfelig: Die Gipfel liegen im Dunkelrot und im Blau (deshalb: Blau-DR-Reaktionssystem).

Die bisher bekannten Fakten lassen sich einfach durch folgende Vorstellung deuten: Das primäre Ereignis, das letztlich die Photomorphose im Gefolge hat, ist die Energieabsorption in 2 Pigmentsystemen (Reversibles HR-DR-Pigmentsystem bzw. Blau-DR-Pigmentsystem). Diese Energieabsorption ermöglicht photochemische Reaktionen. Diese führen zu fundamentalen Umsteuerungen des Stoffwechsels der Zellen, was sich letztlich in den von uns beobachteten Photomorphosen äußert. Die Energieabsorption in *beiden* Pigmentsystemen führt letztlich zu *denselben* Veränderungen im Stoffwechsel der Zellen (und damit zu denselben Photomorphosen), obgleich die durch die Strahlungsabsorption ermöglichten photochemischen Reaktionen in beiden Fällen ver-

¹ Folgende Abkürzungen werden verwendet: HR = Hellrot, DR = Dunkelrot, NER = Niederenergiereaktion, HER = Hochenergiereaktion.

schieden sein müssen, denn die Systeme arbeiten weitgehend unabhängig voneinander.

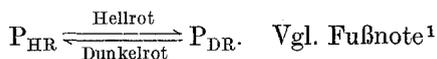
Die chemische Natur der Pigmentsysteme ist, trotz entsprechender Arbeiten, in beiden Fällen noch unbekannt. Es scheint, daß zumindest das Reversible HR-DR-Pigmentsystem in Zellen praktisch aller oberirdischen Organe der höheren Pflanze vorkommt (vgl. z. B. die Arbeiten über die Reaktionsfähigkeit isolierter Organe bzw. Organteile, LIVERMAN und BONNER 1953, LIVERMAN u. Mitarb. 1955, WITHROW u. Mitarb. 1957). Ob es in *allen* Zellen dieser Organe vorkommt, ist eine noch ungeklärte Frage.

Die weitere Untersuchung der Photomorphogenese der jungen Keimlinge von *Sinapis alba* hat folgende Ziele:

a) Wir wollen wissen, ob man auch die anderen, leicht registrierbaren Photomorphosen auf die Energieabsorption in jenen 2 Pigmentsystemen zurückführen kann. Mit anderen Worten: Wir wollen erfahren, ob alle erfaßbaren Photomorphosen als Manifestationen ein und derselben fundamentalen Umsteuerung des Zellstoffwechsels aufgefaßt werden können. Je nach der Organzugehörigkeit der Zellen würden dann die spezifischen Photomorphosen auftreten.

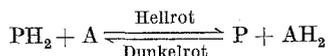
b) Wir wollen versuchen, die beiden Reaktionssysteme physiologisch schärfer zu trennen und besonders die HER besser zu charakterisieren. Es soll z. B. genau festgestellt werden, welcher Anteil der photomorphogenetischen Gesamtreaktion nach Einstrahlung einer bestimmten Zahl von Quanten während einer bestimmten Zeit auf die Energieabsorption in dem einen Pigmentsystem zurückgeht und welcher Anteil auf die Energieabsorption in dem anderen Pigmentsystem.

c) Man kann das Reversible HR-DR-Pigmentsystem folgendermaßen formulieren (reversible Isomerisation); vgl. hierzu BORTHWICK u. Mitarb. 1954) und MOHR (1959):



P_{DR} ist die physiologisch „aktive“ Form (vielleicht Teil eines Enzyms, das eine wichtige Reaktion katalysiert). Das Ausmaß der beobachtbaren Photomorphose (Mittelwert einer Population) hängt von der Menge des

¹ P_{HR} = Pigment mit Absorptionsgipfel im hellroten Spektralbereich. P_{DR} = Pigment mit Absorptionsgipfel im dunkelroten Spektralbereich. HENDRICKS u. Mitarb. ziehen neuerdings die bimolekulare Formulierung vor:



A bzw. AH_2 sind Reaktanten, A wird als H-Acceptor, AH_2 als H-Donator betrachtet. Da noch nicht eindeutig entschieden ist, ob dieser Formulierung der Vorzug zu geben ist, verwenden wir, um der Einfachheit willen, vorläufig die Formulierung als Isomerisation. Unsere experimentellen Befunde lassen sich natürlich auch mit der bimolekularen Formulierung entsprechend interpretieren.

vorhandenen P_{DR} (ebenfalls Mittelwert einer Population) ab (eine quantitativ abgestufte, auf das Reversible HR-DR-System zurückführbare photomorphogenetische Reaktion einer *Einzelzelle* ist bisher wohl noch nicht erfaßt worden). In den Zellen des etiolierenden Dunkelkeimlings von *Sinapis alba* liegt das Gleichgewicht dieser Reaktion ganz auf der Seite des P_{HR} . Wird der Dunkelkeimling mit HR bestrahlt, so wird P_{HR} in P_{DR} umgewandelt. Nun kann, da das Gleichgewicht zwischen P_{HR} und seiner Vorstufe gestört ist, P_{HR} nachgebildet werden. Dies führt dazu, daß einige Zeit nach einer saturierenden Bestrahlung mit HR wieder eine „Empfindlichkeit“ für HR auftritt. Eine erneute Bestrahlung mit HR führt nun zu einer weiteren Bildung von P_{DR} und damit zu einer Steigerung der beobachtbaren photomorphogenetischen Reaktion. — Es soll in dieser Arbeit untersucht werden, ob sich diese Vorstellungen bei entsprechenden Versuchsansätzen bewähren¹.

Gewisse Epidermiszellen des Hypokotyls der jungen Keimlinge von *Sinapis alba* sind in der Lage, zu einzelligen Haaren auszuwachsen. Diese Haarbildung kann, wie uns schon früher aufgefallen ist, durch Belichtung sehr stark gefördert werden. Die Haarbildung kann deshalb als „Photomorphose“ aufgefaßt werden. In der vorliegenden Arbeit registrieren wir lediglich eine bestimmte Zeit nach der Belichtung, ob (bezogen auf die Einzelzelle!) eine relativ kurze Belichtung der jungen Dunkelkeimlinge eine Haarbildung auslöst oder nicht (im Sinne einer „Alles-oder-Nichts-Reaktion“). Über einen Einfluß des Lichts auf Form oder Länge der Haare wird in dieser Arbeit nichts ausgesagt.

Eine zur Haarbildung befähigte Epidermiszelle kann mit einer hinsichtlich der Keimung lichtbedürftigen Spore (z.B. Farnspore) verglichen werden. In beiden Fällen reagieren Einzelzellen mit einer „Alles-oder-Nichts-Reaktion“ auf Belichtung. Dies ist wertvoll, denn die Reaktion eines Kollektivs von Einzelzellen ist bei theoretischen Formulierungen viel einfacher zu behandeln als die Reaktion eines Kollektivs vielzelliger Gebilde (z.B. Samenkeimung). Während also die Reaktion der einzelnen Epidermiszelle eine „Alles-oder-Nichts-Reaktion“ sein dürfte, ist die Reaktion des Kollektivs von haarbildenden Epidermiszellen quantitativ abgestuft, da die Zellen sich hinsichtlich ihres Bedarfs an Strahlung unterscheiden. Die Messung der Reaktion des Kollektivs gestattet wohl begründete Aussagen hinsichtlich der auf die Strahlungsabsorption folgenden Vorgänge in der Einzelzelle!

2. Methodik

a) *Material*: Das verwendete Samenmaterial von *Sinapis alba* L. hat mir Dr. H. A. BORTHWICK, Plant Industry Station, Beltsville, Md., USA, überlassen (Ernte 1956). Es handelt sich hinsichtlich aller bisher untersuchten Reaktionen um ein sehr homogenes Material (sichtbar geschädigte und grüne Samen werden verworfen). Die Samen keimen sehr gleichmäßig und praktisch zu 100%. Über längere Zeiten werden die Samen im Kühlschrank bei $+2-4^{\circ}\text{C}$ aufbewahrt.

¹ Wir vernachlässigen in dieser Arbeit die strahlungsunabhängige, thermische Rückbildung von P_{DR} in P_{HR} , die unter unseren Bedingungen quantitativ gering sein dürfte; vgl. MOHR (1959).

b) *Der allgemeine Versuchsansatz:* Alle Versuche werden bei 25° C durchgeführt. Die Samen werden auf 3 Lagen Keimpapier (Charvbidis-Löschpapier 9142/11) in farblosen Kunststoffbehältern („Gerda“-Kühlschrankbehälter) ausgesät. Das Keimpapier wird vor der Saat 15 Std in Leitungswasser gequollen, dann wird das freie Wasser abgegossen. Pro Behälter werden 25 Samen ausgesät (etwa äquidistant auf 3 konzentrischen Kreisen mit Radius 2,5, 1,5 und 0,5 cm). Nach der Saat werden 4 ml Leitungswasser zugefügt. Bei Beendigung der Versuche ist stets noch freies Wasser vorhanden. Die relative Luftfeuchtigkeit in den Behältern ist also während der Dauer der Versuche hoch und konstant. 24 Std nach der Aussaat erfolgt die Bestrahlung, die maximal 256 min dauert. 24 Std nach der

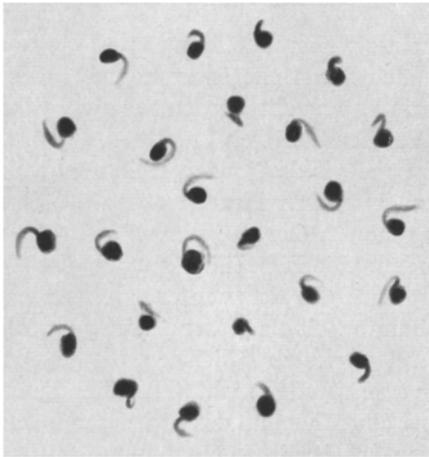


Abb. 1. Der Keimungszustand der verwendeten Samen von *Sinapis alba* L. 24 Std nach der Aussaat (25° C)

Aussaat haben praktisch alle Samen gekeimt (Abb. 1). Während der Bestrahlung sind die Gefäße mit Glasplatten (anstelle des Deckels) abgedeckt. 72 Std nach der Aussaat erfolgt die mikroskopische Auszählung der gebildeten Haare. Es werden die bei einer bestimmten Einstellung des Mikroskops (medianer, optischer Längsschnitt durch das Hypokotyl, 3,5fache Objektivvergrößerung) feststellbaren Haare an den unteren 8,6 mm des Hypokotyls (gemessen vom Wurzelansatz an) gezählt („Relative Haarzahl“). Die Auszählung der Haare ist eine schwierige und mühsame Arbeit. Um subjektive Einflüsse möglichst auszuschalten, wurden die meisten Experimente von derselben Person ausgewertet. Der Meßwert braucht jedoch nicht erheblich von der auswertenden Person abzuhängen,

denn bei einem notwendig gewordenen Wechsel der Hilfskraft zeigten entsprechende Teste, daß sich die Meßwerte kaum änderten:

Wir verwenden also als Bezugssystem einen bestimmten Längenabschnitt des Hypokotyls. Ein gewisser Fehler könnte dadurch auftreten, daß die Bestrahlung nicht nur Haarbildung auslöst, sondern auch das Längenwachstum des Hypokotyls hemmend beeinflusst, so daß die jeweils benützten 8,6 mm nicht mehr genau vergleichbar sind. Bleibt auch die Zahl der zu Haaren auswachsenden Zellen konstant, so wird sich doch die „Relative Haarzahl“ erhöhen, falls das Längenwachstum des betreffenden Hypokotylabschnitts durch die Bestrahlung gehemmt wird. Tabelle I zeigt jedoch deutlich, daß die starke Erhöhung der „Relativen Haarzahl“ durch eine einmalige Bestrahlung nicht auf eine Etiolementverhinderung des Hypokotyls zurückgehen kann. Auch alle anderen daraufhin durchgeführten Versuche lassen den Schluß zu, daß die Beeinflussung des Längenwachstums des Hypokotyls innerhalb der von uns verwendeten Bestrahlungszeiten keinen wesentlichen Einfluß auf die „Relative Haarzahl“ hat. Geringere Einflüsse könnten jedoch vorhanden sein. Aus mehreren Gründen wurde die maximale Bestrahlungszeit von 1 × 4 Std nicht überschritten. Erstens sollte eine Beeinflussung des Längenwachstums des Hypokotyls möglichst vermieden werden und zweitens wird die Auszählung der Haare bei hohen „Relativen Haarzahlen“ sehr schwierig.

Tabelle I

Der Einfluß einer einmaligen Bestrahlung mit „Weißlicht“ (Leuchtstoffröhren, 4600 Lux) auf die Haarbildung und auf die Länge des Hypokotyls (Auswertung: 48 Std nach Belichtung).

Bestrahlungszeit (min)	Hypokotyl-Länge (mm)	Relative Haarzahl
0	32,6	2,0
120	31,3	55,6

Während der 4 Std, innerhalb derer alle unsere Bestrahlungsprogramme ablaufen, konnten wir keine signifikante Änderung der „Empfindlichkeit“ für eine bestimmte Dosis Strahlung feststellen.

c) Alle in dieser Arbeit verwendeten Bestrahlungsanlagen sind bei MOHR und SCHOSER (1959) genau beschrieben. Bezüglich aller Einzelheiten (z. B. HR- bzw. DR-Feld, Interferenzfilter-Monochromatorsystem, „Weißlicht“-Feld, Meßtechnik) sei darauf verwiesen. Erwähnt sei nur, daß das DR mit Hilfe von Cellophan-Farbfiltren hergestellt wurde.

d) *Fehlerbetrachtung*: Im Einzelexperiment werden 25 Samen pro Gefäß ausgesät, 20 Keimlinge verwendet, die 5 kleinsten Keimlinge (hinsichtlich der Länge des Hypokotyls) verworfen. Die Streuung im Einzelexperiment (20 Keimlinge) ist beträchtlich: Der relative mittlere Fehler beträgt im allgemeinen etwa 5—10%. In den Tabellen und Kurven dieser Arbeit sind Mittelwerte aus mehreren gleichsinnigen Experimenten angegeben. Dadurch erniedrigt sich der mittlere Fehler entsprechend.

3. Experimentelle Ergebnisse und ihre Deutung

a) Die Grundexperimente im HR- und im DR-Feld: Die Keimlinge werden im Standard-HR-Feld bzw. im Standard-DR-Feld bei konstanter Intensität verschieden lange bestrahlt. Abb. 2 zeigt die resultierenden Energie-Effekt-Kurven. Abb. 3 demonstriert die Reversibilisierung einer HR-Induktion durch nachfolgendes DR. Die Kurven der Abb. 2 und 3 sind sehr ähnlich wie die entsprechenden Kurven für die Induktion der Anthocyanbildung bei Keimlingen von *Sinapis alba* (MOHR 1957). Man darf sich also vorstellen, daß Anthocyanbildung und Haarbildung nur verschiedenartige Manifestationen ein- und derselben, durch die Strahlungsabsorption induzierten, fundamentalen Änderung des Stoffwechsels der betreffenden Zellen sind (vgl. Einleitung). Offenbar erfolgt auch bei der Haarbildung die wirksame Strahlungsabsorption sowohl im Reversiblen HR-DR-Pigmentsystem wie auch in einem Pigmentsystem, das erst nachweisbar wird, wenn größere Energiemengen eingestrahlt werden (HER-System).

b) Die Trennung der „Niederenergie-Reaktion“ von der „Hochenergie-Reaktion“: Die Frage ist, wieviel des Totaleffekts von 256 min HR bzw. DR auf die NER und wieviel auf die HER zurückgeht. Das

Problem wird in folgender Weise gelöst: Aus Abb. 2 (obere Kurve) geht hervor, daß schon 1 min HR das Reversible HR-DR-Reaktionssystem praktisch mit HR saturiert. Wir können annehmen, daß sich schon nach 1 min HR in den haarbildenden Zellen ein der spektralen Energieverteilung unseres HR entsprechendes dynamisches Gleichgewicht zwischen P_{HR} und P_{DR} eingestellt hat. Dieses Gleichgewicht liegt stark auf der Seite des P_{DR} . Weil nun das Gleichgewicht zwischen P_{HR} und

seiner Vorstufe gestört ist, so wird P_{HR} nachgebildet. Sobald mehr P_{HR} vorhanden ist, als dem durch das HR gegebenen Gleichgewicht entspricht, wird P_{HR} in P_{DR} um-

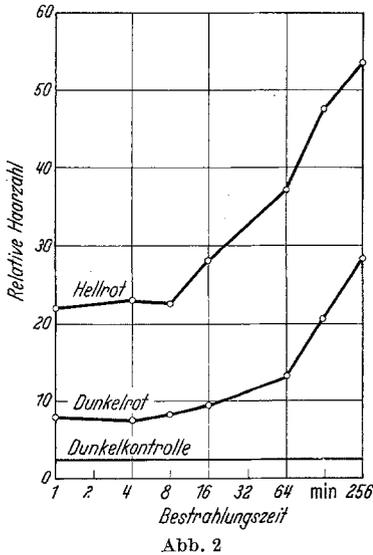


Abb. 2

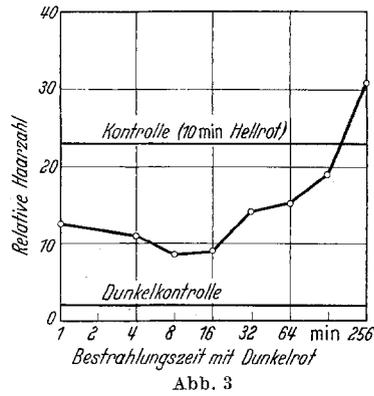


Abb. 3

Abb. 2. Die „Relative Haarzahl“ in Abhängigkeit von der Bestrahlungszeit im Standard-Hellrot- bzw. Standard-Dunkelrotfeld

Abb. 3. Die „Reversibilisierung“ der Hellrotinduktion durch nachfolgende Dunkelrotbestrahlung verschiedener Dauer. Die Dunkelrotbestrahlung setzt sofort nach Beendigung der 10minütigen Hellrot-Vorbestrahlung ein

gewandelt usw. Das Resultat ist, daß sich bei andauernder Bestrahlung mit HR die Menge an P_{DR} in den Zellen erhöht und entsprechend der beobachtbare Effekt (Relative Haarzahl) gesteigert wird. Wir können uns nämlich vorstellen, daß ein bestimmter Schwellenwert an P_{DR} in den Epidermiszellen vorhanden sein muß, damit die Reaktionen, die letztlich zur Haarbildung führen, in Gang kommen können (Alles-oder-Nichts-Reaktion). Bei einer bestimmten Zahl potentieller Haarbildner genügt schon eine einmalige Einstellung des Gleichgewichts mit HR zur Erreichung des Schwellenwerts an P_{DR} , bei anderen Zellen jedoch ist eine einmalige saturierende Bestrahlung mit HR hierfür nicht ausreichend. Hier kann jedoch der Schwellenwert schließlich doch erreicht werden, wenn man der Zelle Gelegenheit gibt, P_{HR} nachzubilden, und wenn man dann mit HR dieses P_{HR} in P_{DR}

umwandelt. Anstatt nun mit HR dauernd zu bestrahlen, kann man auch — nach der ersten saturierenden Bestrahlung — abwarten, bis sich einiges P_{HR} nachgebildet hat, und dieses dann mit einer weiteren saturierenden Bestrahlung (z. B. 1 min HR) der Gleichgewichtseinstellung entsprechend umwandeln. Mit Hilfe einiger solcher kurzer „HR-Stöße“, die entsprechend über den Zeitraum von 4 Std verteilt sind, kann man, ohne die HER meßbar zu beeinflussen, feststellen, wieviel die NER in einem Zeitraum von 4 Std in unserem genau definierten HR-Feld maximal leistet (Tabelle 2). Die maximale Leistung der NER wird

Tabelle 2

Aufteilung von 6 min Hellrot über einen Zeitraum von 4 Std. (Aus Abb. 2 geht hervor, daß das dem hier verwendeten Hellrot entsprechende Gleichgewicht des Reversiblen Hellrot-Dunkelrot-Pigmentsystems bereits nach 1 min Hellrot praktisch eingestellt sein dürfte.) HR = Hellrot, D = Dunkel, die Zahlen im Bestrahlungsprogramm bedeuten Minuten.

Bestrahlungsprogramm	Relative Haarzahl
6HR — 240D	25,3
2HR — 120D — 2HR — 120D — 2HR	46,8
2HR — 60D — 1HR — 60D — 1HR — 60D — 1HR — 60D — 1HR	45,8
5HR — 240D — 5HR	42,0
240HR	51,5
Dunkelkontrolle	2,0

offenbar durch die Geschwindigkeit der Nachbildung von P_{HR} begrenzt. Man sieht, daß fast die gesamte, durch 240 min HR induzierte „Relative Haarzahl“ auf die Wirkung der NER zurückgeht. Es bleibt nur ein kleiner Rest, den man der HER zuweisen kann. — Anders dagegen sind die Resultate entsprechender Experimente mit DR. Unser DR wirkt, wie man aus der Abb. 2 (untere Kurve) ersieht, etwas im Sinne von HR, falls man damit bisher unbestrahlte Dunkelkeimlinge bestrahlt. Dies bedeutet: Das der spektralen Energieverteilung unseres DR entsprechende Gleichgewicht des Reversiblen HR-DR-Pigmentsystems liegt weniger extrem auf der Seite des P_{HR} als das Dunkelgleichgewicht. Dadurch wird in einigen Zellen bereits der Schwellenwert an P_{DR} überschritten. Das Gleichgewicht zwischen P_{HR} und seiner Vorstufe aber ist gestört, etwas P_{HR} wird nachgebildet. Bestrahlt man nun mit DR fortgesetzt oder mit „DR-Stößen“, so kann man den schwachen „HR-Effekt“ des DR in einem bestimmten Ausmaß ähnlich akkumulieren wie den HR-Effekt des HR. Aus der Tabelle 3 geht jedoch hervor, daß nur ein Teil der Wirkung von 4 Std DR auf diese Akkumulation des schwachen „HR-Effekts“ zurückgeführt werden kann, ein anderer Teil des Totaleffekts von 240 min DR geht offenbar auf ein anderes

Tabelle 3

Aufteilung von 12 min Dunkelrot über einen Zeitraum von 4 Std. (Aus Abb. 2 geht hervor, daß das dem hier verwendeten Dunkelrot entsprechende Gleichgewicht des Reversiblen Hellrot-Dunkelrot-Pigmentsystems bereits nach 2 min Dunkelrot praktisch eingestellt sein dürfte.) DR = Dunkelrot, D = Dunkel, die Zahlen im Bestrahlungsprogramm bedeuten Minuten.

Bestrahlungsprogramm	Relative Haarzahl
12 DR — 240 D	9,5
4 DR — 120 D — 4 DR — 120 D — 4 DR	18,2
4 DR — 60 D — 2 DR	18,2
5 DR — 240 D — 5 DR	17,8
240 DR	28,0
Dunkelkontrolle	2,0

Reaktionssystem zurück, eben auf die HER. Daß diese HER auch hier offensichtlich auf der Strahlungsabsorption des Blau-Dunkelrot-Pigmentsystems beruht, deutet Tabelle 4 an. Wichtig ist in dieser Tabelle vor allem, daß die Werte für Blau und DR erheblich *höher* liegen als der Wert

Tabelle 4

Versuche mit monochromatischer Strahlung (Interferenzfilter-Monochromatorsystem) gleicher Intensität in Quanten/cm² · sec (Intensität in Energie pro cm² · sec bei $\lambda = 454 \text{ m}\mu$: 2860 erg/cm² · sec). Vor und nach der 4stündigen monochromatischen Bestrahlung wurde je 5 min mit Hellrot vor- bzw. nachbelichtet (Saturierung der Niederenergiereaktion mit Hellrot).

λ_{Max}	Relative Haarzahl
454 m μ	56,1
554 m μ	43,3
660 m μ	50,8
714 m μ	61,8
Kontrolle (nur Vor- und Nachbelichtung)	42,0

für HR, obgleich HR über die NER während der 4 Std monochromatischer Strahlung weitaus am stärksten wirkt, und obgleich der Induktionseffekt der ersten 5 min HR durch die unmittelbar folgende Strahlung von $\lambda = 714 \text{ m}\mu$ (also DR) wieder weitgehend reversibilisiert wird.

Das Wirkungsspektrum der HER haben wir für die Haarbildung nicht weiter ausgearbeitet. Wegen der schwierigen Auswertung und der relativ starken Streuung würde das Wirkungsspektrum nicht genau genug werden und den Aufwand nicht lohnen. Dagegen haben wir für eine andere Photomorphose der Keimlinge von *Sinapis alba*, nämlich für das lichtabhängige Wachstum der Kotyledonen, welches ebenfalls von der NER und der HER beeinflusst wird, das genaue Wirkungsspektrum, näherungsweise korrigiert für den Einfluß der NER, aufgestellt (MOHR und LÜNENSCHLOSS 1958). Eine ausführliche Publikation darüber ist in Vorbereitung.

Es wurde bei der Haarbildung versucht, die Intensitätsabhängigkeit der HER wenigstens in groben Zügen festzustellen. Dafür wurde 4 Std lang im Weißlichtfeld (3 „weiße“ Leuchtstoffröhren, 2 HNT, 1 HNW, 3000 Lux) bestrahlt. Die Intensitätsabstufung erfolgte mit geeichten Neutralgläsern (Schott und Gen., Mainz). Zu Beginn und am Ende der 240 min erhielten alle Behälter je 5 min die volle Intensität (Saturierung der NER). Das Ergebnis (Tabelle 5) zeigt, daß die HER nur untersucht werden kann, wenn mit relativ hohen Intensitäten über

Tabelle 5

Die Abhängigkeit der Hochenergiereaktion von der Lichtintensität („Weißlicht“feld, 3000 Lux). Zu Beginn und am Ende der Belichtungszeit (4 Std) erhalten alle Behälter je 5 min die volle Intensität (Saturierung der Niederenergiereaktion). HR = Hellrot, D = Dunkel, NER = Niederenergiereaktion.

Beleuchtungsstärke (Lux)	Relative Haarzahl
3	38,6
30	42,8
300	45,9
3000	56,4
Kontrollen:	
5 min HR — 240 min D — 5 min HR	42,0
Maximale Leistung der NER in 4 Std (vgl. Tabelle 2)	45,8

einen längeren Zeitraum hinweg bestrahlt wird. (Man muß allerdings beachten, daß dem hier verwendeten „Weißlicht“ das bei der HER am stärksten wirksame DR weitgehend fehlt.)

c) Die Deutung der Reversibilisierungskurve (Abb. 3): Durch 10 min HR wird in einer bestimmten Zahl von Epidermiszellen der Schwellenwert an P_{DR} überschritten, die Haarbildung also induziert. Wird nun anschließend an das HR mit DR bestrahlt, so wird P_{DR} wieder in P_{HR} rückverwandelt, und zwar so lange, bis das Gleichgewicht $P_{HR} \rightleftharpoons P_{DR}$ erreicht ist, das der spektralen Energieverteilung unseres DR entspricht (vgl. Abb. 2). Es ist klar, daß die Reversibilisierung nicht bis zur „Dunkelkontrolle“ gehen kann, wenn wir ein DR verwenden, das an sich schon, allein geboten, einen leichten „HR-Effekt“ zeigt. Der Anstieg der Kurve bei längerer Bestrahlung als 16 min ist, genau wie in Abb. 2, auf die kombinierte Wirkung der NER und der HER zurückzuführen.

Bestrahlten wir 240 min mit HR (Relative Haarzahl 54,0) und gaben gleich anschließend 8 min DR, so wurde die relative Haarzahl auf 25,4 reduziert. Man würde vielleicht zunächst eine niedrigere Zahl erwarten, jedoch muß man damit rechnen, daß nach 4 Std ein Teil der HR-Induktion nicht mehr reversibel ist, weil sich das Vorhandensein von P_{DR}

bereits auf den Stoffwechsel ausgewirkt hat. Gaben wir das Bestrahlungsprogramm 240 min HR — 8 min DR — 5 min HR, so erhielten wir die Relative Haarzahl 57,0.

d) Die weitgehende Unabhängigkeit von Nieder- und Hochenergiereaktion: Sind die unmittelbar auf die Strahlungsabsorption folgenden Reaktionsschritte bei den beiden Reaktionssystemen verschieden, obgleich späterhin beide Reaktionssysteme zu denselben Photomorphosen führen, so darf die Zahl der über die HER induzierten Haare nicht beeinflusst werden, wenn mit dem Reversiblen HR-DR-Pigmentsystem operiert wird. Dies ist tatsächlich so (Tabelle 6).

Tabelle 6

Die Wirkung einer kurzen Zusatzbestrahlung mit Hellrot bzw. mit Hellrot gefolgt von Dunkelrot, nach einer langen Bestrahlung mit Dunkelrot. Der durch die lange Dunkelrotbestrahlung induzierte Effekt, der zu einem gewissen Prozentsatz auf die Hochenergiereaktion zurückgeht (vgl. Tabelle 3), wird durch die Zusatzbestrahlung nicht signifikant beeinflusst. HR = Hellrot, DR = Dunkelrot, die Zahlen im Bestrahlungsprogramm bedeuten Minuten.

Bestrahlungsprogramm	Relative Haarzahl
240 DR	28
240 DR — 5 HR	62
240 DR — 5 HR — 8 DR	32

e) Weitere Tests für die Brauchbarkeit der Theorie: Gab man nach 5 min DR (Relative Haarzahl 8,6) sofort 5 min HR, so erhielten wir eine Relative Haarzahl von 25,1, also praktisch den Wert, den 5 min HR allein induzieren. Dies war zu erwarten, denn es stellt sich eben das dem HR entsprechende Gleichgewicht ein. Das vorher eingestellte DR-Gleichgewicht spielt keine Rolle mehr. Gab man aber 5 min DR und erst nach 240 min Dunkelheit die 5 min HR, so addierten sich die Einzeleffekte weitgehend (Relative Haarzahl 32,5), denn während der Dunkelperiode ist das durch das DR umgewandelte P_{HR} nachgebildet worden. Bestrahlten wir mit 5 min HR, unmittelbar gefolgt von 10 min DR, so ergab sich die Relative Haarzahl 9,5. Wie schon oben erläutert (vgl. Abb. 3), wird unter diesen Bedingungen die ursprüngliche HR-Induktion praktisch bis zu dem durch die spektrale Energieverteilung unseres DR bestimmten Zustand des P_{HR} - P_{DR} -Gleichgewichts reduziert. Gaben wir dann zusätzlich zu der Bestrahlung 5 min HR — 10 min DR nach einer Dunkelperiode von 240 min 5 min HR, so resultierte eine Relative Haarzahl von 35,4. Die ursprüngliche Induktion und die Induktionswirkung der zweiten Bestrahlung addieren sich also, wie zu erwarten ist, wenn man die Möglichkeit der Nachbildung von P_{HR} im Dunkeln berücksichtigt.

f) Der Einfluß der Temperatur auf die Nachbildung von P_{HR} (Tabelle 7): Wir nehmen also an, daß die allmähliche Restaurierung der „HR-Empfindlichkeit“ nach einer saturierenden Bestrahlung im HR-Feld darauf beruht, daß P_{HR} aus seiner Vorstufe nachgebildet wird (in einer „Dunkelreaktion“!). Wenn diese Vorstellung richtig ist, so dürfte der Restaurierungsvorgang durch einen Temperaturwechsel zu beeinflussen sein: Bei niedriger Temperatur muß die Restaurierung verzögert sein! Dies läßt sich tatsächlich mit folgender Anordnung leicht nachweisen: Es wird zweimal mit je 5 min HR bestrahlt. Die beiden Bestrahlungen sind durch eine Dunkelperiode von 240 min getrennt. Die Temperatur während dieser Dunkelperiode wird variiert. (Obgleich man annehmen kann, vgl. z.B. BORTHWICK u. Mitarb. 1954, daß die Temperatur während der HR-Bestrahlung auf das Ausmaß der Induktion keinen Einfluß hat, wurden die Gefäße doch 15 min vor der zweiten Bestrahlung in 25° C gebracht, um wenigstens einen gewissen Temperatureausgleich herzustellen.) Einen erheblichen Einfluß der 4stündigen Temperaturbehandlung auf die Länge der Hypokotyle konnten wir *nicht* feststellen. Freilich ist der Befund (Tabelle 7), daß niedrige Temperatur die Restaurierung der „HR-Empfindlichkeit“ hemmt, kein direkter Beweis dafür, daß das allgemeine Schema des Reversiblen HR-DR-

Tabelle 7

Der Einfluß der Temperatur auf die Nachbildung von P_{HR} . Es wird zweimal mit je 5 min Hellrot bestrahlt. Die beiden Bestrahlungen sind durch eine Dunkelperiode von 240 min getrennt. Die Resultate lassen sich leicht damit erklären, daß die Temperatur während dieser Dunkelperiode die Geschwindigkeit der Nachbildung von P_{HR} bestimmt.

Temperatur während der Dunkelperiode ¹ (240 min)	Bestrahlungsprogramm ²	Relative Haarzahl
25° C	—	2,3
3° C	—	2,3
25° C	5 HR — 240 D	21,0
1° C	5 HR — 240 D	22,7
25° C	5 HR — 240 D — 5 HR	38,3
1° C	5 HR — 240 D — 5 HR	22,5

¹ Die angegebene tiefe Temperatur ist die Kühlschranktemperatur in der unmittelbaren Umgebung der Gefäße. Wir haben gemessen, wie schnell sich die Temperatur in den Gefäßen (Temperatur des freien Wassers) der Außentemperatur im Kühlschrank angleicht. Bei einer Ausgangstemperatur von 25° C und einer Kühlschranktemperatur von 3° C haben wir z.B. nach 15 min 11° C, nach 30 min 7° C und nach 60 min 5° C gemessen.

² HR = Hellrot, D = Dunkel, die Zahlen im Bestrahlungsprogramm bedeuten Minuten.

Pigmentsystems richtig ist. Wir wollen lediglich zeigen, daß die Resultate der Temperaturexperimente mit diesem Schema in vollem Einklang stehen.

4. Diskussion

a) In dieser Arbeit wurden junge Dunkelkeimlinge benützt und an ihnen der Einfluß relativ kurzer Belichtungen auf ein bestimmtes Differenzierungsgeschehen, nämlich auf die Bildung von Haaren aus den Epidermiszellen des Hypokotyls, studiert. Wir haben zeigen können, daß sich die Ergebnisse dieser Experimente am einfachsten dadurch deuten lassen, daß man mit der Beteiligung zweier Photo-Reaktionssysteme rechnet: Reversibles Hellrot-Dunkelrot-Reaktionssystem und Blau-Dunkelrot-Reaktionssystem. Dem Reversiblen Hellrot-Dunkelrot-Reaktionssystem liegt das Reversible Hellrot-Dunkelrot-Pigmentsystem zugrunde, das schon in der Einleitung kurz skizziert wurde. Über dieses System ist in den vergangenen Jahren viel berichtet und diskutiert worden (z. B. BORTHWICK u. Mitarb. 1952, 1954; TOOLE u. Mitarb. 1955; DOWNS 1955; MOHR 1956; HENDRICKS u. Mitarb. 1956; WITHROW u. Mitarb. 1957; SIEGELMAN und HENDRICKS 1957; MOHR 1957). Dieses System scheint in der Photomorphogenese der grünen Pflanzen eine ähnlich fundamentale Bedeutung zu haben wie das Chlorophyll in der Photosynthese. Hinsichtlich der bisher beschriebenen Details muß auf zusammenfassende Darstellungen, z. B. BORTHWICK und HENDRICKS (1959) oder MOHR (1959), verwiesen werden.

Im Gegensatz dazu ist die Hochenergiereaktion, die wir auf Grund der Zweigipfeligkeit ihres Wirkungsspektrums „Blau-Dunkelrot-Reaktion“ nennen wollen und der die Strahlungsabsorption in einem „Blau-Dunkelrot-Pigmentsystem“ zugrunde liegen dürfte, erst kürzlich aufgefunden worden, besonders bei der Untersuchung des Lichteinflusses auf die Bildung von Anthocyan (MOHR 1957; SIEGELMAN und HENDRICKS 1957, 1958). MOHR (1957) konnte dann zeigen, daß auch die Hemmung des Längenwachstums des Hypokotyls bei *Sinapis alba*-Keimlingen durch Licht wenigstens zum Teil auf dieses Reaktionssystem zurückgeht. Damit war schon ein Hinweis dafür vorhanden, daß die HER weiter verbreitet und vielleicht ebenfalls universell wichtig ist. Die HER ist im Labor nicht leicht nachweisbar, da man zu ihrem Nachweis wirksame Strahlung von relativ hoher Intensität über eine längere Zeit hinweg einstrahlen muß. Für einen photobiologisch korrekten Nachweis dieses Reaktionssystems braucht man also weitgehend monochromatische Strahlung von relativ hoher Intensität. Diese aber steht selten zur Verfügung (vgl. MOHR und SCHOSER 1959). Dies ist wohl einer der Gründe, weshalb dieses Reaktionssystem bisher nicht erfaßt wurde. Eine eingehende Diskussion des Blau-Dunkelrot-Reaktionssystems (einschließlich der Vermutungen hinsichtlich der chemischen Natur des

Blau-Dunkelrot-Pigmentsystems) ist für eine folgende Arbeit, in der über den Lichteinfluß auf das Wachstum der Kotyledonen der jungen Keimlinge von *Sinapis alba* berichtet werden soll, vorgesehen.

b) Die vorliegende Arbeit zeigt, daß nicht nur die früher (MOHR 1957) beschriebenen Photomorphosen der jungen Keimlinge von *Sinapis alba* (Anthocyanbildung und Etiolementverhinderung des Hypokotyls) von denselben Photo-Reaktionssystemen gesteuert werden, sondern daß eben dieselben Reaktionssysteme auch die Bildung von Haaren aus gewissen Epidermiszellen des Hypokotyls beeinflussen. Unsere Vorstellung scheint also berechtigt zu sein, daß die verschiedenartigen, von uns leicht registrierbaren Photomorphosen nur Manifestationen ein und derselben fundamentalen Änderung im Stoffwechsel derjenigen Zellen sind, die diese Reaktionssysteme enthalten. Obwohl in den beiden Reaktionssystemen die ersten chemischen Reaktionsschritte, die auf die Strahlungsabsorption folgen, verschieden sein müssen (die Systeme arbeiten ja weitgehend unabhängig voneinander!), so ist man doch zu der Vorstellung genötigt, daß auf beiden Wegen letztlich *dieselbe* Stoffwechseländerung entsteht, deren unmittelbar faßbarer Ausdruck die spezifischen Photomorphosen sind. Die Art der Reaktion der Zellen (also die Art der Photomorphose) hängt dann von der Organzugehörigkeit der Zellen ab.

c) In dieser Arbeit wird ein Beitrag, zunächst in mehr qualitativer Form, zur Theorie des Reversiblen Hellrot-Dunkelrot-Pigmentsystems geliefert (vgl. die Einleitung). Eine korrekte und möglichst quantitative Ausarbeitung muß einer künftigen Arbeit vorbehalten bleiben. Es handelt sich hier bei *Sinapis alba* im wesentlichen um die Lösung der Frage, wieviel dieses System während einer bestimmten Bestrahlungszeit (z. B. 4 Std HR-Standard-Feld) maximal leisten kann. Wir haben gesehen, daß man die hierbei beobachteten Verhältnisse am einfachsten mit der Annahme erklären kann, daß die Nachbildung von P_{HR} aus seiner Vorstufe unter diesen Umständen der begrenzende Faktor für die Anhäufung von P_{DR} ist. Diese Bildung von P_{HR} scheint zunächst, unter den von uns gewählten Bedingungen wenigstens, eine „Dunkelreaktion“ zu sein, d. h. ein unmittelbarer Einfluß des Lichts auf diese Reaktion liegt, zumindest bei der Verwendung von HR, nicht vor (Tabelle 2 läßt vermuten, daß die Nachbildung im Dauerlicht praktisch dieselbe ist wie in Dunkelheit, die nur durch wenige kurze „HR-Stöße“ unterbrochen ist). Die Frage, ob die Nachbildung von P_{HR} in irgendeiner Weise strahlungsabhängig ist oder nicht, muß jedoch noch offen bleiben. Es könnte sein, daß die HER einen Einfluß auf die Bildung von P_{HR} hat, oder daß die Nachbildung von P_{HR} durch die von P_{DR} ausgehenden Reaktionen mit gesteuert wird. Nimmt man z. B. an, daß bei längerer Dauer der Belichtung die Nachbildung von P_{HR} zuweilen gehemmt sein

kann, so lassen sich vielleicht die Ergebnisse von ISIKAWA (1954) erklären, wonach die von ihm untersuchten Samen im Dauerlicht schlechter keimen als bei kürzeren täglichen Belichtungszeiten. Auch andere Fälle, wo durch Dunkelperioden getrennte „Lichtstöße“ stärker wirken als Dauerlicht (z. B. BINET 1956, ISIKAWA und OOHUSA 1956), lassen sich so erklären. — Wie wir in dieser Arbeit gesehen haben, verhindert eine starke Erniedrigung der Temperatur die Nachbildung von P_{HR} praktisch ganz.

In vielen Fällen — vor allem dann, wenn über eine längere Zeit hinweg kontinuierlich mit Strahlung, die viel HR enthält, bestrahlt wird —, wird also nicht die Zahl der eingestrahnten Quanten der limitierende Faktor für das Ausmaß der beobachtbaren Reaktion sein, sondern die Geschwindigkeit der Nachbildung von P_{HR} wird die Menge an erzielbarem P_{DR} bestimmen. Wenn die Verhältnisse so liegen wie bei den *Sinapis alba*-Keimlingen, dann sollte offenbar bei korrekten, quantitativen Vergleichen der Wirksamkeit verschiedener Wellenlängen die Bestrahlungszeit möglichst so kurz gehalten werden, daß die Nachbildung von P_{HR} während der Bestrahlungszeit keine Rolle spielt. Dies ist ein wichtiger allgemeiner Gesichtspunkt für die Aufstellung von Wirkungsspektren. Man kann erwarten, daß bei verschiedenen Organismen die Geschwindigkeit der Nachbildung etwas verschieden sein wird.

Wir haben gesehen, daß der Reversibilisierungseffekt des DR keineswegs um so größer wird, je länger man DR einstrahlt, sondern daß aus zwei Gründen (1. gewisse Akkumulation des schwachen „HR-Effekts“ des DR, 2. Einfluß der HER, wobei DR *gleichsinnig* wirkt wie HR bei der NER) der Reversibilisierungseffekt zurückgeht, wenn man über eine hierfür optimale Zeit hinaus bestrahlt (vgl. Abb. 3). Dies ist früher wohl schon beobachtet worden (z. B. HENDRICKS und BORTHWICK 1954; DOWNS 1956; CATHEY und BORTHWICK 1957), konnte aber nicht gedeutet werden.

Diese Vorstellungen über die Nachbildung von P_{HR} deuten also die Befunde (z. B. auch BORTHWICK 1957; TOOLE u. Mitarb. 1958a, b) über die Ersetzbarkeit längerer Bestrahlungszeiten durch kurze saturierende „Lichtstöße“, die durch längere Dunkelperioden getrennt sind. Ein sehr gutes Beispiel für die Richtigkeit dieser Vorstellungen hinsichtlich des Reversiblen HR-DR-Pigmentsystems und hinsichtlich der Nachbildung von P_{HR} liefern auch die Resultate von Experimenten über die Samenkeimung bei *Paulownia tomentosa* (TOOLE u. Mitarb. 1958a). Eine Belichtung dieser obligaten Lichtkeimer mit einer HR-Dosis, die für 100% Keimung bei *Lepidium*-Samen ausreicht, bewirkt hier praktisch nichts. Wird jedoch für 48 Std Dauerlicht gegeben, so ist die Keimung induziert. Das Dauerlicht kann durch mehrere „Lichtstöße“, über den entsprechenden Zeitraum verteilt, ersetzt werden. Werden nach 48 Std Dauerlicht ein paar Minuten DR gegeben, so tritt keine Keimung ein. Gibt man nach dem DR wieder einige Minuten HR, so tritt volle Keimung ein. Wir halten folgende Deutung für die derzeit richtige: Im Verlauf von 48 Std wird bei der dauernden Umwandlung so viel P_{HR} nachgebildet,

daß der Schwellenwert an P_{DR} bei den meisten Samen erreicht wird. Die zu Beginn der Belichtung vorliegende Menge von P_{HR} reicht dagegen nicht zur Erzielung des Schwellenwertes an P_{DR} aus. Nach 48 Std Licht ist also der Schwellenwert an P_{DR} überschritten. Wird nun mit DR bestrahlt, so wird ein Großteil dieses P_{DR} wieder in P_{HR} verwandelt und der Schwellenwert unterschritten. Bestrahlung mit HR wandelt das P_{HR} wieder entsprechend in P_{DR} um, wodurch der Schwellenwert wieder überschritten wird.

d) Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die Verhältnisse, die wir für P_{HR} , seine Umwandlung in P_{DR} und seine Nachbildung aus der Vorstufe erschlossen haben, in mancherlei Hinsicht sehr ähnlich sind wie die neuerdings entdeckten Zusammenhänge zwischen der Bildung von Protochlorophyll und Chlorophyll a (vgl. z. B. VIRGIN 1955). Freilich ist die photochemische Reaktion in diesem Fall nicht reversibel.

Summary

In an earlier paper (MOHR 1957) it was described that the formation of anthocyanin and the inhibition of lengthening of the hypocotyl of dark grown seedlings (*Sinapis alba*) is governed by the action of two photomorphogenic action systems. The one system is the well known "reversible red far-red reaction system" (low energy reaction), the other one is a high energy reaction system which can be called — in reference to the action peaks in the far-red and in the blue — "blue far-red reaction system". The chemical nature of the absorbing pigments is still unknown.

In the present paper another photomorphogenic response of the young dark grown seedlings of *Sinapis alba*, the light dependent formation of unicellular hairs from epidermal cells of the hypocotyl, has been investigated. It has been shown that this response is also governed by these two reaction systems. These systems have been physiologically separated. Experiments have been presented which evaluate the importance of the assumption that the red absorbing pigment of the reversible red far-red pigment system is reformed from a precursor when the pigment present before irradiation is transformed into the far-red absorbing pigment by an irradiation with red.

Herrn Prof. Dr. E. BÜNNING danke ich für die beständige Unterstützung meiner Arbeit. Fräulein K. AXT und Fräulein R. ZIMMER danke ich für ihre Hilfe bei der Durchführung und Auswertung der Experimente. Auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Literatur

BLNET, P.: Lumière et germination de *Zygophyllum album* L. C. R. Acad. Sci. (Paris) **243**, 397—399 (1956). — BORTHWICK, H. A.: Light effects on tree growth and seed germination. Ohio J. Sci. **57**, 357—364 (1957). — BORTHWICK, H. A., and S. B. HENDRICKS: Effects of radiation on growth and development. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 16. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer. (In Vorbereitung.) — BORTHWICK, H. A., S. B. HENDRICKS, M. W. PARKER,

E. H. TOOLE and V. K. TOOLE: A reversible photoreaction controlling seed germination. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **38**, 662—666 (1952). — BORTHWICK, H. A., S. B. HENDRICKS, E. H. TOOLE and V. K. TOOLE: Action of light on lettuce — seed germination. Bot. Gaz. **115**, 205—225 (1954). — CATHEY, H. M., and H. A. BORTHWICK: Photoreversibility of floral initiation in *Chrysanthemum*. Bot. Gaz. **119**, 71—76 (1957). — DOWNS, R. J.: Photoreversibility of leaf and hypocotyl elongation of dark grown red kidney bean seedlings. Plant Physiol. **30**, 468—473 (1955). — Photoreversibility of flower initiation. Plant Physiol. **31**, 279—284 (1956). — HENDRICKS, S. B., and H. A. BORTHWICK: Time dependencies in photoperiodism. 8. Congr. Int. de Botanique, Sect. 11 et 12, p. 323—324, 1954. — HENDRICKS, S. B., H. A. BORTHWICK and R. J. DOWNS: Pigment conversion in the formative responses of plants to radiation. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **42**, 19—26 (1956). — ISIKAWA, S.: Light-sensitivity against the germination. I. „Photoperiodism“ of seeds. Bot. Mag. (Tokyo) **67**, 51—56 (1954). — ISIKAWA, S., and T. OOHUSA: Effects of light upon the germination of spores of ferns. II. Two light-periods of *Dryopteris crassirhizoma* Nakai. Bot. Mag. (Tokyo) **69**, 132—137 (1956). — LIVERMAN, J. L., and J. BONNER: The interaction of auxin and light in the growth response of plants. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **39**, 905—916 (1953). — LIVERMAN, J. L., N. P. JOHNSON and L. STARR: Reversible photoreaction controlling expansion of etiolated bean leaf disks. Science **121**, 440—441 (1955). — MOHR, H.: Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren. Planta (Berl.) **46**, 534—551 (1956). — Der Einfluß monochromatischer Strahlung auf das Längenwachstum des Hypokotyls und auf die Anthocyanbildung bei Keimlingen von *Sinapis alba* L. (= *Brassica alba* Boiss.). Planta (Berl.) **49**, 389—405 (1957). — Photomorphogenetische Reaktionssysteme in Pflanzen, Teil 1. In: Ergebnisse der Biologie, Bd. 22. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer. (Im Druck.) — MOHR, H., u. A. LÜNENSCHLOSS: Weitere Studien zur Photomorphogenese der Keimlinge von *Sinapis alba* L. Naturwiss. **45**, 578—579 (1958). — MOHR, H., u. G. SCHOSER: Eine Interferenzfilter-Monochromatoranlage für photobiologische Zwecke. Planta (Berl.) **53**, 1—17 (1959). — SIEGELMAN, H. W., and S. B. HENDRICKS: Photocontrol of anthocyanin formation in turnip and red cabbage seedlings. Plant Physiol. **32**, 393—398 (1957). — Photocontrol of anthocyanin synthesis in apple skin. Plant Physiol. **33**, 185—190 (1958). — TOOLE, E. H., V. K. TOOLE, H. A. BORTHWICK and S. B. HENDRICKS: Photocontrol of *Lepidium* seed germination. Plant Physiol. **30**, 15—21 (1955). — TOOLE, E. H., V. K. TOOLE, H. A. BORTHWICK, S. B. HENDRICKS and R. J. DOWNS: Action of light on germination of seeds of *Paulownia tomentosa*. Plant. Physiol. **33**, Suppl. XXIII (1958a). — TOOLE, V. K., H. A. BORTHWICK, E. H. TOOLE and A. G. SNOW: The germination response of seeds of *Pinus taeda* to light. Plant Physiol. **33**, Suppl. XXIII (1958b). — VIRGIN, H. I.: Protochlorophyll formation and greening in etiolated barley leaves. Physiol. Plantarum (Cph.) **8**, 630—643 (1955). — WITHEROW, R. B., W. H. KLEIN and V. ELSTAD: Action spectra of photomorphogenic induction and its photoinactivation. Plant Physiol. **32**, 453—462 (1957)

Dr. HANS MOHR,

Tübingen, Botanisches Institut der Universität, Wilhelmstr. 5