

Phyton (Horn, Austria)	Vol. 30	Fasc. 1	89–95	29. 6. 1990
------------------------	---------	---------	-------	-------------

## Phytochrome Effect on the Ethylene Production after Overcrowding in *Spirodela* (*Lemnaceae*)

By

Edgar FÄRBER und Riklef KANDELER \*)

With 2 Figures

Received September 28, 1989

Key words: crowding, end-of-day far red, ethylene, phytochrome, *Spirodela polyrrhiza*.

### Summary

FÄRBER E. & KANDELER R. 1990. Phytochrome effect on the ethylene production after overcrowding in *Spirodela* (*Lemnaceae*). – Phyton (Horn, Austria) 30 (1): 89–95, with 2 figures. – English with German summary.

When freely floating plants of *Spirodela polyrrhiza* P 143 (*Lemnaceae*) are pushed together, the ethylene production of these plants increases immediately. 10 min. of far-red irradiation, given shortly before the plants are pushed together, have no effect on ethylene evolution in darkness. When, however, 10 min. far-red are applied 8 hours before the beginning of plant contact, a significant lowering of the overcrowding effect on ethylene evolution results. Phytochrome seems to be responsible for this far-red effect, because 10 min. of red light, given after far-red irradiation, abolish the far-red effect up to a value which results after red irradiation alone. When 10 min. of far-red are applied 4 hours before the beginning of plant contact, the effect on ethylene evolution is provable, but not so pronounced. Therefore, the effect of phytochrome seems to depend on the length of the period, during which the photoreceptor is staying in the red-absorbing form, before overcrowding occurs. This type of phytochrome reaction has been described for some other physiological processes and named „hour-glass mechanism“.

### Zusammenfassung

FÄRBER E. & KANDELER R. 1990. Phytochrom-Effekt auf die Ethylenbildung nach Pflanzenverdichtung bei *Spirodela* (*Lemnaceae*). – Phyton (Horn, Austria) 30 (1): 89–95, mit 2 Abbildungen. – Englisch mit deutscher Zusammenfassung.

\*) E. FÄRBER and R. KANDELER (reprint requests), Botanisches Institut der Universität für Bodenkultur, A-1180 Wien, Gregor Mendel-Str. 33 (Austria).

Wenn freischwimmende Pflanzen von *Spirodela polyrrhiza* P 143 (*Lemnaceae*) zusammengeschoben werden, steigt ihre Ethylenproduktion unmittelbar danach an. 10 min. Dunkelrot-Bestrahlung, kurz vor dem Zusammenschieben der Pflanzen gegeben, haben keine Wirkung auf die Ethylenbildung im Dunkel. Wenn 10 min. Dunkelrot dagegen 8 Std. vor dem Beginn des Pflanzenkontaktes gegeben werden, ergibt sich eine signifikante Erniedrigung des Verdichtungseffektes auf die Ethylenbildung. Das Phytochrom-System scheint für diese Dunkelrotwirkung verantwortlich zu sein, da 10 min. Rotlicht, im Anschluß an die Dunkelrotbestrahlung gegeben, die Dunkelrotwirkung bis zu dem Wert, der nach Rotlicht-Bestrahlung allein resultiert, aufheben. Wenn 10 min. Dunkelrot 4 Std. vor Beginn des Pflanzenkontaktes appliziert werden, ist der Effekt auf die Ethylenwirkung nach Pflanzenverdichtung nachweisbar, aber nicht so ausgeprägt. Die Phytochrom-Wirkung scheint daher von der Zeitdauer abzuhängen, in der der Photorezeptor vor der Pflanzenverdichtung in der hellrot-absorbierenden Form vorliegt. Dieser Typ der Phytochrom-Reaktion wurde bereits für andere physiologische Prozesse beschrieben und „Sanduhr-Mechanismus“ genannt.

### Introduction

Pushing together duckweeds on the water surface causes a transient increase in ethylene evolution from the plants (FÄRBER & al 1986). The mechanism of this overcrowding effect is not clear, but evidence was presented that calcium may play a role in mediating it (FÄRBER & KANDELER 1989). The close contact of plants seems to induce an increase of calcium uptake into the cytoplasm.

For *Mougeotia* threads, *Onoclea* spores and corn protoplasts it was shown that the red-irradiated form of phytochrome increases the calcium uptake into cells within a short-term reaction (DREYER & WEISENSEEL 1979, WAYNE & HEPLER 1985, DAS & SOPORY 1985). Therefore it was of interest to examine, whether phytochrome can modify the overcrowding effect. In green plants growing under the daily light-dark cycle, the effectiveness of phytochrome can be tested by a short FR and/or R irradiation given after the light period. Till now, only VEROUSTRATE & al 1982 have investigated the effect of end-of-day FR on ethylene production. After irradiation of *Marchantia* thalli with 10 minutes of FR at the end of the light period (short day) they found an increase of ethylene evolution during the first two hours of the following light period. In the case, however, that phytochrome acts on ethylene production through an increase of calcium influx, a short-term effect and a decrease of ethylene evolution after FR would be expected. Our efforts to find out a short-term effect of FR on ethylene evolution in *Spirodela* have led to negative results, but four to eight hours after FR supply a decrease of ethylene production could be demonstrated. Though this result must be considered independently from the above-named calcium uptake, it may be of interest in itself, because it yields a further example of the so-called “hour-glass mechanism” of phytochrome reaction (see Results and Discussion).

### Material and Methods

Cultivation of *Spirodela polyrrhiza* P 143 and the open flow ethylene determination system were essentially as described in FÄRBER & al. 1986. All measurements were carried out in darkness, beginning either 1 hour or 7 hours after the termination of the main light period (16 hours per day). Two hours later plants were pushed together for 30 minutes and then released again. Crowding was performed with the aid of a magnetically moveable bar. In this way the cuvette remained closed and the experimental conditions unchanged during the whole experiment.

The far-red light source consisted of two 60W incandescent lamps filtered with Astralon A 757 foil (Dynamit AG, Troisdorf, FRG) and 3 mm blue Plexiglass 627 (Röhm & Haas GmbH., Darmstadt, FRG). The light irradiance was  $15 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ . The red light source consisted of two 15 W Osram L-Fluora 15 W/77-2 fluorescent light tubes filtered with Astralon A 757 foil. The light irradiance was  $0,85 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ . For the spectral emission of the two light sources see KANDELER 1966. Irradiation times were 10 minutes for red and far-red light each.

The amount of ethylene produced within 3,5 hours from the start of the crowding treatment subtracted from the basic ethylene production was taken as a measure for the effect of a light treatment. Peak area (area under the ethylene production curve) was determined with a planimeter (MAHO, Switzerland). Fresh weight of the plants was determined at the end of a measurement after they had been blotted with tissue paper.

Each experiment was repeated at least three times, but values presented in Fig. 1 are from one typical experiment.

Abbreviations: FR = far red, R = red.

### Results and Discussion

During the first hours of the daily light phase ethylene production of *Spirodela polyrrhiza* P 143 ranges at about  $2 \text{ nl/g FW} \cdot \text{h}$ , but crowding of plants for 30 minutes results in a rapid increase in ethylene evolution peaking at 1,5 hours and decreasing to pretreatment levels within 6–7 hours (FÄRBER & KANDELER 1989). The ethylene production reaches a maximum value of about  $6 \text{ nl/g FW} \cdot \text{h}$ , the amount of ethylene produced within 3,5 hours from the crowding treatment is  $0,37 \text{ nM}$  ethylene (= peak area).

When during the first hours of the normal light phase darkness is applied, ethylene production amounts to  $1,2 \text{ nl/g FW} \cdot \text{h}$  and increases after crowding to a maximum value of  $5 \text{ nl/g FW} \cdot \text{h}$ . Seen in absolute values the dark production is lower than the production in light, but considering the peak area after crowding, the reaction in darkness is as strong as in light ( $0,37 \text{ nM}$ . Fig. 1 and Fig. 2, No. 3). On the other hand, if the plants get overcrowded during the first part of the normal dark period, the amount of ethylene produced is only  $0,13 \text{ nM}$  (Fig. 2, No. 1.). Obviously, the degree of the overcrowding effect depends on the timing during the daily light-dark cycle. This fact could be a hint to the effectiveness of a circadian clock, which has been demonstrated to exist in *Lemnaceae* for control of several physiological processes (see LANDOLT & KANDELER 1987).

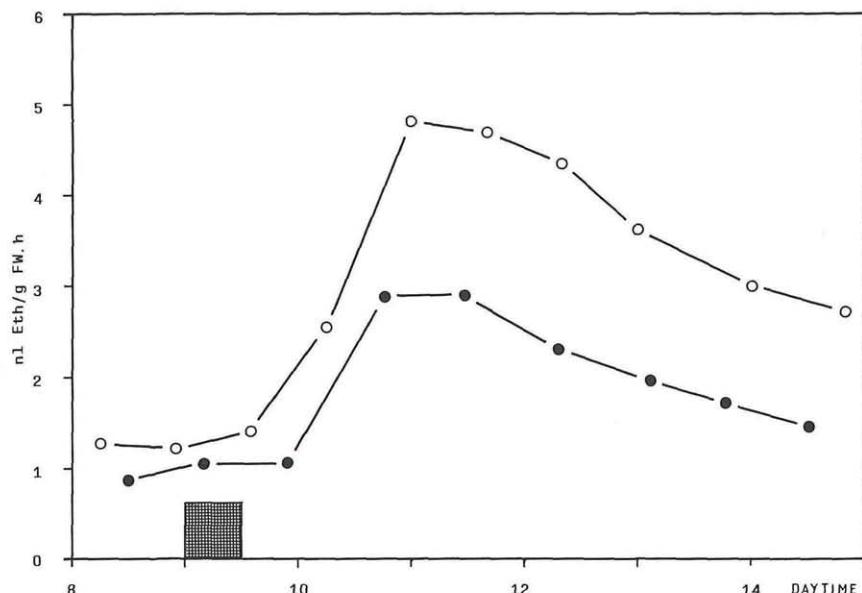


Fig. 1. The effect of overcrowding on ethylene evolution in *Spirodea polyrrhiza* P 143 during a prolonged dark period. The control plants (—○—) were darkened at 0 h daytime and were pushed together for 30 minutes from 9.00 to 9.30 h daytime (see marking). Experimental plants (—●—) received 10 minutes of FR 1 hour after darkening at 0 h daytime and were pushed together at the same time as control plants.

When overcrowding was done three hours after the end of the main light period and 10 minutes of FR were applied during the hour before, there was no effect of FR on ethylene evolution (Fig. 2. Compare No. 1 and 2). Similarly, when crowding proceeds nine hours after the end of the main light period (that means, at a time, in which the plant would await light through the normal light-dark cycle), FR given 30, 20 or 15 minutes before has no effect on ethylene production (Fig. 2 Compare No. 3 and 4). These results show clearly that a short-term action of phytochrome on the overcrowding effect cannot be substantiated. It is evident that the conversion of phytochrome into the inactive form by FR cannot prevent or diminish the effectiveness of the excitation of plants by close contact. The calcium channels within the plasma membrane, which may be opened after (mechanical and/or chemical) plant contact, are not under direct control of phytochrome in *Spirodea*.

Nevertheless, a phytochrome effect on crowding-stimulated ethylene evolution can be proved, when FR treatment and overcrowding are separated by a time interval of 4 to 8 hours. Especially in the case that FR is given one hour after the end of main light period, but overcrowding commences not before 9 hours of darkness, a clear phytochrome action is visible. FR

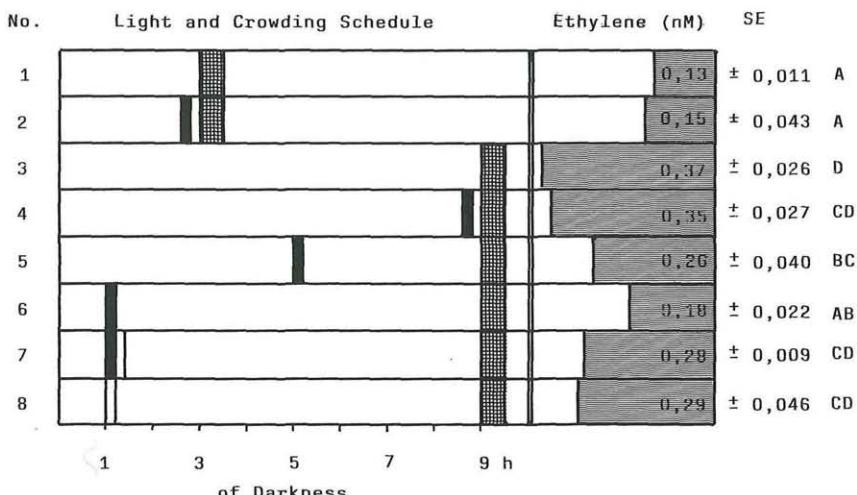


Fig. 2. Ethylene evolution in darkness within 3,5 hours after the beginning of 30 minutes overcrowding in *Spirodesla polyrrhiza* P 143. Light pretreatment of the various experimental groups has been illustrated by a scheme: A black bar means far-red irradiation, a blank bar means red irradiation. The time of crowding is marked by a hatched bar. Ethylene values are given in nM – graphically and in Figures – followed by standard error. A, B, C, and D are homogenous groups (95 percent LSD intervals) after multiple range analysis.

diminishes the ethylene production seriously (Fig. 2. Compare No. 3 and 6) and this FR effect can be canceled by a short R treatment after FR (Fig. 2. No. 7) till a value which results after supply of R alone (Fig. 2. No. 8). When FR is given 4 hours before crowding, a lower but significant effect on ethylene production can be seen (Fig. 2. Compare No. 3 and 5). This means that the effectiveness of FR is highest when given as an end-of-day treatment and is lowered gradually the later during dark phase the treatment is managed. Such a more or less linear decrease of FR night-break effectivity has been found for some other phytochrome-dependent processes, as anthocyanin production in *Fuchsia* (VINCE-PRUE 1975), stem growth in *Fuchsia* and *Phaseolus* (VINCE-PRUE 1975, DOWNS & al. 1957), and flowering in *Lemna gibba* and *Pharbitis nil* (KANDELER 1956, TAKIMOTO & HAMNER 1965). For distinction of this phytochrome action, which occurs in green plants held under normal light-dark cycles but does not depend on the circadian clock, the name „hour-glass“ mechanism has been used (VINCE-PRUE 1975, for example).

In principle, the ecological relevance of the end-of-day FR action lies in the fact that plants react on a light schedule, which simulates evening shading by leaves of competing plants. Thus the promotion of stem elongation in *Fuchsia* and *Phaseolus* by end-of-day FR is understandable as a

reaction which increases the ability to compete with neighbour plants. Most of the other end-of-day FR reactions can be interpreted as an adaptation to a situation, in which the photosynthetic capacity remains restricted for a longer time. Plants have to economize the photosynthetic assimilates and therefore reduce anthocyanin production (VINCE-PRUE 1975), starch degradation (KANDELER & al. 1980), development of vegetative organs (KANDELER 1963), of dormant storage organs (HÜGEL & al. 1979) and of flowers (in some short-day plants only, see TAKIMOTO & HAMNER 1965, for example). Whether the FR dependence of the overcrowding reaction can be interpreted in this context, is a matter of speculation. Beside ethylene production, overcrowding promotes formation of dormant storage organs (turions) in *Spirodela polyrrhiza* (CZCOPEK 1963). Primarily this reaction may be inhibited by end-of-day FR. In any case, the FR effect on ethylene production is rather indirect, because only the crowding-stimulated production, but not the basal production is influenced by FR.

#### Acknowledgements

The authors wish to thank Ing. P. PESENDORFER for carefully attending to the sterile plant cultures. Financial support from the „Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung“ of the Republik of Austria is gratefully acknowledged.

#### References

- CZCOPEK M. 1963. Studies on the external factors inducing the formation of turions in *Spirodela polyrrhiza* (L.) SCHLEIDEN. – Acta Soc. Bot. Poloniae 32: 199–211.
- DAS R. & SOPORY S. K. 1985. Evidence of regulation of calcium uptake by phytochrome in maize protoplasts. – Biochem. Biophys. Res. Comm. 128: 1455–1460.
- DOWNS R. J., HENDRICKS S. B. & BORTHWICK H. A. 1957. Photoreversible control of elongation of pinto beans and other plants under normal conditions of growth. – Bot. Gaz. 118: 199–208.
- DREYER E. M. & WEISENSEEL M. H. 1979. Phytochrome-mediated uptake of calcium in *Mougeotia* cells. – Planta 146: 31–39.
- FÄRBER E. & KANDELER R. 1989. Significance of calcium ions in the overcrowding effect in *Spirodela polyrrhiza* P 143. – J. Plant Physiol. 135: 94–98.
- , KÖNIGSHOFER H. & KANDELER R. 1986. Ethylene production and overcrowding in *Lemnaceae*. – J. Plant Physiol. 124: 379–384.
- HÜGEL B., ROTTENBURG TH. & KANDELER R. 1979. Phytochromsteuerung der Turionenbildung und anderer Entwicklungsprozesse bei *Lemna perpusilla* P 146. – Biochem. Physiol. Pflanzen. 174: 761–771.
- KANDELER R. 1956. Über die Blütenbildung bei *Lemna gibba* L. II. Das Wirkungsspektrum von blühförderndem Schwachlicht. – Z. Bot. 44: 153–174.
- 1963. Phytochrom-Wirkung auf die vegetative Entwicklung von *Lemna gibba*. – Naturwiss. 50: 551–552.
- 1966. Trennung zweier Dunkelrotwirkungen bei der Lichtsteuerung der Sproßvermehrung von *Lemna gibba*. – Z. Pflanzenphysiol. 54: 161–173.

- , LÖPPERT H., ROTTENBURG TH. & SCHARFETTER E. 1980. Early effects of phytochrome in *Lemna*. In: DE GREEF J. (ed.), Photoreceptors and plant development, pp. 485–492. – Antwerpen University Press, Antwerpen.
- LANDOLT E. & KANDELER R. 1987. The family of *Lemnaceae* – a monographic study, Vol. 2. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 95. Heft.
- TAKIMOTO A. & HAMNER K. C. 1965. Effect of far-red light and its interaction with red light in the photoperiodic response of *Pharbitis nil*. – Plant Physiol. 40: 859–864.
- VEROUSTRATE F., FREDERICQ H., VAN WIEMERSCH L. & DE GREEF J. 1982. Specific photoregulation by phytochrome of epinasty and light-induced ethylene production in *Marchantia polymorpha*. – Photochem. Photobiol. 35: 261–264.
- VINCE-PRUE D. 1975. Photoperiodism in plants. – McGraw-Hill, London.
- WAYNE R. & HEPLER P. K. 1985. Red light stimulates an increase in intracellular calcium in the spores of *Onoclea sensibilis*. – Plant Physiol. 77: 8–11.

Phyton (Horn, Austria)	<b>Vol. 30</b>	Fasc. 1	95–96	29. 6. 1990
------------------------	----------------	---------	-------	-------------

## Recensiones

**LINSKENS H. F. & JACKSON J. F. (Eds.) 1989. Plant Fibers.** Modern Methods of Plant Analysis, New Series, Vol. 10. – Gr.-8°, XXIII + 377 Seiten mit 96 Abbildungen, harter Kunsteineneinband. – Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo. – DM 328,-, für Bezieher der ganzen Serie DM 278,-. – ISBN 3-540-18822-3.

Auf den ersten Blick könnte der Titel eine falsche Assoziation wecken. Das Werk bringt keine Fasermikroskopie, sondern, der Zielsetzung der Reihe entsprechend, eine, es sei gleich vorweggenommen, ausgezeichnete Übersicht über die heute aktuellen Methoden der chemischen Faseranalyse in weitestem Umfang, 39 Spezialisten aus USA, Japan, Australien mit Neuseeland, der BRD, aus Indien und Griechenland (in abnehmender Häufigkeit gereiht) teilen sich die Autorschaft der 19 Beiträge. Einleitend werden Methoden zur Untersuchung der Biosynthese der Zellwandkomponenten vorgestellt (WASSERMAN & al.). FRY behandelt die intermolekularen Brücken („cross-links“) in der Zellwand, ihr Verhalten beim Wandwachstum und die Methoden ihrer Untersuchung durch Zelluloseabbau. Zu Bedeutung ist dabei in letzter Zeit die an sich bereits altbekannte Methode der Solvolyse durch wasserfreies HF gelangt (ausführlicher Beitrag von MORT & al.). Eine recht junge Methode zur Untersuchung der Wandkomponenten ist die Immuncytochemie mit Goldmarkierung (MOORE). Derartige Methoden werden auch bei der Untersuchung des Cytoskeletts eingesetzt (WILLIAMSON & al.). Das Extensin, ein für das Wachstum primärer Wände als wichtig erkanntes Glykoproteid, behandeln SWORDS & STAHELIN. Der Beitrag von STERNBERG hat den Einsatz von H- und O-Isotopen in der Zelluloseanalyse zum Gegenstand. Dem Lignin und dessen Abbau sind drei Beiträge gewidmet (AZUMA, UMEZAWA & HIGUCHI, KUWAHARA). Unter den Methoden zur Untersuchung der Glukane (HAYASHI) ist die Fluorometrie (z. B. von Callose) immer noch aktuell (KAUSS). Das letzte Drittel des Buches ist der Analyse der für die Nahrungsmittel wichtigen Fasern gewidmet

(SELVENDRAN & al., YOSHIDA & KUWANO), ferner den Baumwollfasern (WELLS), der die Härte von Samen (REID) und die Teigbildung bestimmenden Faktoren (MITCHELL), die Gelation von Soja-Protein (NAKAMURA), und schließlich Trocknungsmethoden (BANSAH & SODHA). Angesichts der enormen wirtschaftlichen Bedeutung pflanzlicher Fasern ein sicher weithin willkommenes Buch. Die umfassende Berücksichtigung der für Wissenschaft wie Praxis wichtigen aktuellen Untersuchungsmethoden sichert ihm einen großen Interessentenkreis und einen Platz in vielen Bibliotheken.

O. HÄRTEL

**REMMERT Hermann 1988. Naturschutz.** Ein Lesebuch nicht nur für Planer, Politiker und Polizisten, Publizisten und Juristen. – Kl.-8°, 202 Seiten, broschiert. – Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo. – DM 14,80. – ISBN 3-540-19377-4.

Obwohl der Naturschutzbegriff schon eine über hundertjährige Vergangenheit hat und der Mensch seit seiner Existenz mit Naturschutzfragen konfrontiert wird, ist in den letzten Jahren weniger von Naturschutz als vielmehr und häufiger vom Umweltschutz die Rede, der eher einseitig auf die Umwelt des Menschen, also stark anthropozentrisch orientiert ist. Es ist daher begrüßenswert, daß REMMERT, bekannt auch durch sein Ökologie-Lehrbuch, dieses leicht verständliche Naturschutz-Lesebuch für alle, auch für Urlauber in fremden Ländern, geschrieben hat. Der Autor geht von der natürlichen Waldlandschaft in Mitteleuropa aus und zeigt an zahlreichen Beispielen auf, wie der Mensch seit Anbeginn im Zuge der kulturellen Evolution, bereits als Jäger, später durch den Ackerbau, durch die Viehzucht und die Siedlungstätigkeit in die Ökosysteme eingegriffen und sie verändert bis zerstört hat. Nach der Klärung der Frage, was Naturschutz ist, nämlich angewandte Ökologie, beantwortet der Autor, allerdings aus sehr persönlicher Sicht, konkrete Fragen, warum wir den Naturschutz brauchen, welche Aufgaben er hat, was er zu schützen hat und wie groß schließlich Naturschutzgebiete sein müssen. Da bekanntlich manche Ökosysteme (besonders Sonderstandorte), die von besonderem Naturschutzinteresse sind, eher kleinflächig anzutreffen sind, kann einer Größenangabe für Naturschutzgebiete von 50 ha nicht uneingeschränkt zugestimmt werden. Kurz und eher zu knapp ausgefallen sind die Hinweise auf Institutionen und Organisationen, einschließlich der Universitäten, die sich mit der „Naturschutz-Ausbildung“, bzw. mit praktischer Naturschutzarbeit befassen. Vom vielfältigen publizistischen Angebot auf diesem Sektor werden überhaupt nur drei Zeitschriften aufgezählt. Sehr kurz werden auch die rechtlichen Fragen besprochen. Die in der „Quintessenz“ zusammengefaßten Vorschläge sind heute eigentlich allen politischen Entscheidungsträgern bekannt. In der Praxis besteht auf dem Naturschutzsektor jedoch weiterhin ein großes Vollzugsdefizit, nicht zuletzt deshalb, weil die Entscheidungen überwiegend nicht nach ökologischen Erkenntnissen, sondern nach parteipolitischen und ökonomischen Gesichtspunkten gefällt werden. Auf Abbildungen sowie auf ein Schriftenverzeichnis wurde im „Naturschutz-Lesebuch“ verzichtet.

F. WOLKINGER

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [30\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Färber Edgar, Kandeler Riklef

Artikel/Article: [Phytochrome Effect on the Ethylene Production after Overcrowding in Spirodela \(Lemnaceae\). 89-95](#)