

ACCUMULATION DE L'ACIDE-1-MALONYL AMINOCYCLO-PROPANE-1-CARBOXYLIQUE (MACC) PAR DES VARIETES MAROCAINES DE BLE EN REPONSE AU DEFICIT HYDRIQUE

BENICHOU, M.,*, EL MOURID, M.,**
et EL BOUSTANI, E.,*

INTRODUCTION

Toutes les étapes de la chaîne de biosynthèse de l'éthylène sont maintenant bien établies (Yang 1980). Elles font intervenir dans la dernière phase, la conversion de l'ACC en éthylène. Récemment, Amrhein et coll. (1982) et Hoffman et coll. (1982) ont montré que l'ACC n'est pas totalement transformé en éthylène, mais peut être conjugué sous la forme N-Malonyl ACC qui est le MACC. A l'exception de Jiao et coll. (1986), la conversion de l'ACC en MACC est irréversible d'après la plupart des auteurs qui ont étudié ce phénomène (Satoh et Esashi 1984, Satoh et coll. 1984). L'action de facteurs externes (ou stress) sur la biosynthèse de l'éthylène est bien étudiée chez plusieurs espèces et au niveau des différents tissus et organes végétaux. La production de l'éthylène et de son précurseur l'ACC augmente rapidement en réponse aux blessures (Yu et Yang 1980), aux infections pathogéniques (Coleman 1984), aux excès d'eau (Bradford et Yang 1980) et au déficit hydrique (Mceon et coll. 1982). L'effet du stress sur la conversion de l'ACC en MACC a été moins étudié. Hoffman et coll. (1983) et Amrhein et al. (1984) ont observé que la déshydratation progressive

* Laboratoire de Biochimie, Département de Biologie, Faculté des Sciences, BP S15 Marrakech, MAROC.

** Département d'Agronomie, Centre d'Aridoculture, INRA, Settat, MAROC.

des feuilles de blé isolées s'accompagne d'une augmentation de la production d'éthylène et d'ACC . Cependant, si le stress hydrique persiste, on assiste à une chute de la synthèse de ces deux composés et à une élévation de celle du MACC. Cette biosynthèse se stabilise et demeure inchangée malgré la réhydratation des feuilles isolées et stressées . Dans ce travail, nous avons étudié l'accumulation du MACC en réponse à des régimes de déficit hydrique appliqués sur les plantes entières de quatre variétés marocaines de blé, cultivées en pot sous serre et dans les conditions au champ . Ceci dans l'objectif de voir si le MACC peut être considéré comme marqueur du stress hydrique .

MATERIEL ET METHODES

Matériel Végétal

Quatre variétés marocaines de blé ont été étudiées . Elles se différencient par la précocité, la hauteur des plantes, le potentiel génétique et l'année de leur obtention . Les variétés de blé tendre (*Triticum aestivum*, L.) sont SAADA et NASMA . Les variétés de blé dur (*T. durum*, Desf) sont COCORIT et MARZAK .

Essai sous Serre

La culture est faite dans des pots en matière plastique de 36 cm de hauteur et 30 cm de diamètre . L'essai a été semé le 6 Mars 1988 à raison de 5 plantes par pot . Le substrat utilisé est un mélange Sol/Sable/Tourbe (1V/1V/1V) . L'expérimentation est faite sous abri avec toit en plastique, dans les conditions ambiantes d'éclairement, de température et d'hygrométrie de l'air à la station expérimentale de l'INRA Settât (MAROC) . Le dispositif expérimental est un "split - plot" à trois répétitions . Les régimes hydriques appliqués sont au nombre de quatre : le régime R1 irrigué régulièrement servira de témoin . Le régime R2 où l'arrosage est suspendu durant trois jours . Le régime R3, non irrigué trois jours, irrigué le 4ème jour puis non irrigué trois jours . Et enfin, le régime R4 où l'arrosage est suspendu durant sept jours .

Essai au champ

Cet essai a été conduit en 1987-1988 au domaine expérimental de l'INRA à Sidi El Aydi Settât (MAROC). Les sols sont des vertisols avec une capacité au champ de 33% et un point de flétrissement de 17% . Cette campagne agricole a été exceptionnellement humide avec une sévère sécheresse printanière . En effet 95% de la pluviométrie a été reçue entre les mois d'Octobre et Février . Les températures ont été caractérisées par une amplitude thermique faible et une stabilité au cours du cycle du blé . Notre étude a porté sur deux régimes hydriques : un irrigué et un sec qui n'a reçu que la pluviométrie de l'année . Ainsi, la quantité d'eau apportée par irrigation a été de 164 mm en plus de la pluviométrie . Le dispositif expérimental au champ est en "split-plot" avec 4 répétitions . Les prélèvements ont été effectués à 4 dates différentes correspondant chacune à un stade de développement variétal . Pour chaque date, les échantillons sont prélevés à partir de 4 blocs différents et analysés

séparément . L'échantillon est constitué de feuilles prélevées sur des pieds différents mais du même étage foliaire (feuille drapeau) . Les échantillons sont immédiatement congelés et conservés jusqu'aux analyses . Le potentiel hydrique dans les feuilles est mesuré à l'aide d'une chambre à pression SCHOLANDER .

Détermination du MACC

L'extraction de MACC est réalisée sur un gramme de feuilles de blé en poids frais . Les feuilles sont décongelées et broyées dans 10 ml d'éthanol à 80% (v/v) .Après 3 heures d'incubation à 70°C, nous centrifugeons à 10.000 g pendant 15 min .. Le surnageant est évaporé à sec. à 40°C sous vide . Le résidu obtenu est remis en suspension dans 4 ml d'eau distillée et 2 ml de chloroforme . La solution aqueuse obtenue contient l'ACC et le MACC . La méthode de dosage est indirecte et consiste à transformer le MACC en ACC puis ce dernier en éthylène . L'éthylène est dosé par chromatographie en phase gazeuse avec détecteur à ionisation de flamme . La conversion de MACC en ACC est effectuée par hydrolyse acide (HCl 2N) à 100°C pendant 4 heures, suivie d'une neutralisation par NaOH . La conversion de l'ACC en éthylène est réalisée suivant la méthode de Lizada et Yang (1979) modifiée au niveau des concentrations en HgCl₂ et NaOCl et au niveau du temps d'incubation . La quantité de MACC est déterminée par rapport à une gamme étalon avec ACC standard .

Analyse des Données

Pour chaque variété et pour chaque traitement, 4 échantillons sont prélevés (1 par bloc) . Chaque échantillon a subi une extraction et chaque extrait est dosé trois fois . Une analyse de la variance a été effectuée et les traitements sont comparés par la méthode des contrastes utilisant le logiciel SYSTAT MGLH .

RESULTATS

Comportement Variétal en Fonction du régime Hydrique

Le MACC s'accumule chez les 4 variétés et sous les 4 régimes hydriques . Cependant, la quantité accumulée sous déficit hydrique est de 5 à 16 fois importante que celle observée chez les témoins irrigués (tableau I a) . La figure 1 montre qu'après 3 jours sans irrigation (R2), il y a une nette accumulation du MACC chez toutes les variétés comparativement à leurs témoins irrigués (R1) . La quantité accumulée est de 34,89 ; 24,34 ; 18,70 et 40,35 nanomoles par gramme de poids frais respectivement pour SAADA, NASMA, COCORIT et MARZAK . En comparant l'effet des régimes hydriques R3 et R4, la figure 2 ne montre aucune différence significative dans la quantité de MACC accumulée par les variétés NASMA, COCORIT et MARZAK . Cependant, la variété SAADA accuse une baisse après une semaine continue de déficit hydrique (R4) . L'analyse de la variance a révélé des différences hautement significatives (0.01) entre variétés et régimes hydriques et une différence significative (0.05) de l'interaction variété x régime hydrique . La comparaison des moyennes par la

méthode des contrastes, n'a montré aucune différence significative entre le blé dur et le blé tendre .(Tableau Ib) .

Cependant, des différences hautement significatives (0.01) ont été observées entre SAADA/NASMA ; COCORIT/MARZAK ; SAADA/COCORIT et NASMA/MARZAK . Alors que NASMA/COCORIT n'ont pas été différentes significativement . La différence entre les régimes non irrigué et irrigué a été hautement significative .

Résultats de l'Essai au champ

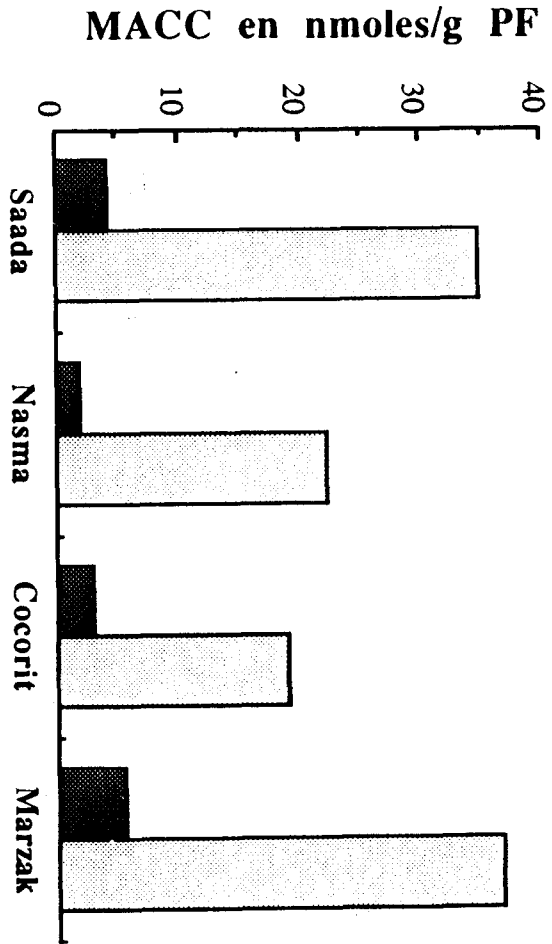
Les valeurs des potentiels hydriques foliaires mesurés à midi se situent entre -0,7 MPa et -3.6 MPa . Les valeurs les plus faibles ont été notées au niveau des traitements non irrigués et de façon plus nette au 4 ème prélèvement au cours du remplissage des grains.

L'accumulation de MACC est en général plus importante chez les plantes non irriguées que chez celles irriguées (Tableau II a) . Les valeurs exprimées en nanomoles de MACC / gramme de poids frais varient de 4 à 24 . Par rapport à leurs témoins irrigués, certaines variétés ont accumulé jusqu'à 5 fois de MACC sous les conditions de déficit hydrique . La figure 3 montre que le MACC s'accumule de façon plus ou moins importante suivant les variétés et pour chaque variété selon le stade de prélèvement (Tableau II b) . En effet, l'analyse de la variance a montré qu'au premier prélèvement, il n'y a pas eu de différence significative (0.05) entre les variétés . Par contre, les effets du stress et l'interaction variété x stress étaient hautement significatifs (0.01) . Au 2ème prélèvement, seule l'interaction entre variétés et stress était significative . Au 3ème prélèvement, l'effet variétal et l'interaction variété x stress étaient hautement significatifs (0.01) . Au 4ème prélèvement, aucun effet n'était significatif . Durant le 3ème prélèvement, le blé dur et le blé tendre se différencient significativement . Le blé dur a accumulé plus de MACC que le blé tendre avec une moyenne respective de 20 contre 8 nMoles / g.P.F.. A l'intérieur du blé dur, la variété COCORIT a accumulé 5 fois plus de MACC que la variété MARZAK . Pour le blé tendre, la différence entre SAADA et NASMA est hautement significative et c'est NASMA qui en a accumulé le plus .

Tableau 1a. Accumulation du MACC en, % du témoin irrigué, chez différentes variétés soumises à des régimes hydriques différents. Essai sous serre 1988.

Variété	R1*	R2	R3	R4
Saada	100	800	895	504
Nasma	100	1090	1657	1494
Cocorit	100	656	803	582
Marzak	100	660	576	615

* R1 : Témoin irrigué ; R2 : non irrigué 3 j ; R3 : non irrigué 3 j, irrigué 4ème jour puis non irrigué 3 j ; R4 : non irrigué 7 j .



Variétés de blé
 Figure 1 : Teneur en MACC en fonction de la variété suivant les régimes hydriques de 3 jours :
 R1 (■) = Irrigué et R2 (▨) = Non irrigué .

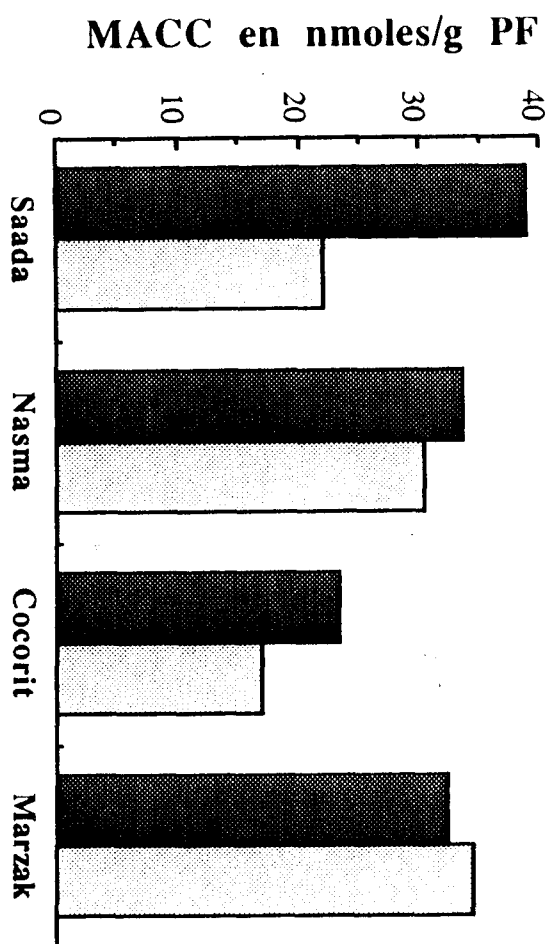


Figure 2 : Teneur en MACC en fonction de la variété suivant les régimes hydriques de 7 jours :
 R3 (■) = Irrigué seulement le 4^{ème} jour et R2 (▨) = Non irrigué.

Tableau 1b. Comparaison des moyennes d'accumulation de MACC par la méthode des contrastes essai sous serre.

	Prélèvement du 2/4/88 (3 jours de stress)	Prélèvement du 17/4/88 (15 jours après irrigation)
C1	**	**
C2	*	**
C3	**	*
C4	**	**
C5	AS	**
C6	**	**
C7	**	NS
C8	**	**
C9	NS	-
C10	NS	-
C11	**	*
C12	-	**
C13	-	**

Légendes

C 6 = Saada x Nasma
 C 7 = Cocorit Marzak
 C 8 = Saada x Cocorit
 C 9 = Saada x Marzak
 C10 = Nasma x Cocorit
 C11 = Nasma x Marzak
 C12 = Régimes R2 x R3
 C13 = Régimes R3 x R4

ns = non significatif
 * = significatif à 0,05
 ** = significatif à 0,01
 C1 = Effet variétal
 C2 = Interaction variété x stress
 C3 = Effet stress
 C4 = Régime R1 x R1
 C5 = Blé dur x blé tendre

Tableau 2a. Teneur en MACC (nmoles/g poids frais) chez 4 variétés de blé sous des régimes hydriques (I) et sec (S) .
Essai au champ 1987-88

Variété	24 Février 1988		15 Mars 1988		22 Mars 1988		29 Mars 1988	
	I	S	I	S	I	S	I	S
Nasma	4,6	18,8	6,4	8,3	7,8	11,2	6,4	8,7
Saada	3,8	14,9	8,2	10,3	4,1	4,6	4,8	6,7
Cocorit	5,7	10,2	4,3	12,5	4,7	24,3	5,8	8,8
Marzak	6,7	8,1	5,5	16,7	10,5	15,2	4,8	9,4

Tableau 2b. Comparaison des moyennes d'accumulation de MACC par la méthode des contrastes. Essai au champ

	24/2/88	15/3/88	22/3/88	29/3/88
C1	ns	ns	**	ns
C2	**	*	**	ns
C3	*	ns	*	ns
C4	-	-	**	-
C5	-	-	**	-
C6	-	-	ns	-
C7	-	-	**	-
C8	-	-	**	-
C9	-	-	*	-

Légendes

C1 = variétés
 C2 = Variétés x stress
 C3 = Stress
 C4 = Blé dur x blé tendre

C5 = Saada x Nasma
 C6 = Cocorit x Marzak
 C7 = Nasma x Marzak
 C8 = Saada x Marzak
 C9 = Saada x Marzak

ns = non significatif
 * = significatif à 0,005
 ** = significatif à 0,01

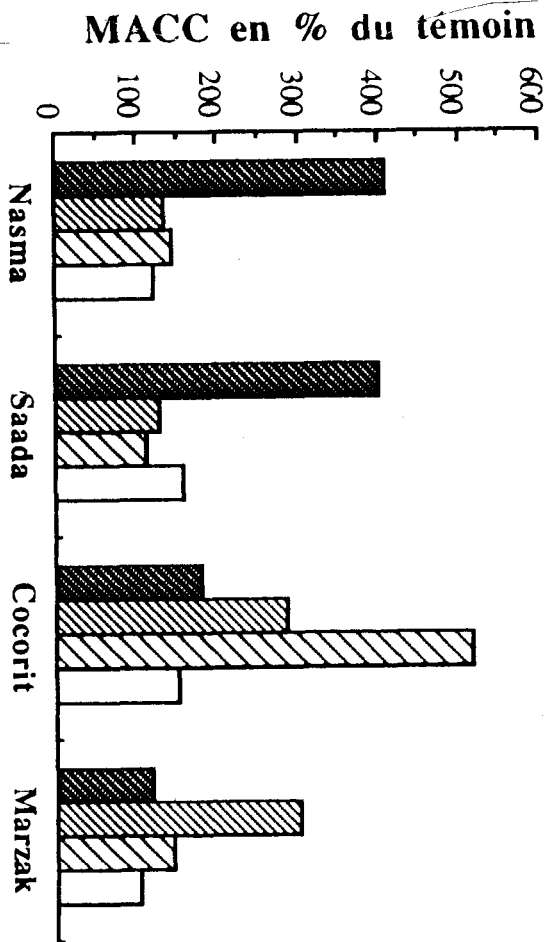


Figure 3 : Accumulation du MACC en % du témoin irrigué par des variétés de blé cultivé au champ durant la campagne 1987-88 (■ 24-2-88, ▨ 16-3-88, ▩ 22-3-88 et □ 29-3-88).

Variétés de blé.

DISCUSSION

L'essai installé sous serre en pots avait pour objectif l'évaluation de l'accumulation de MACC sous différents régimes hydriques par des variétés de blé dur et de blé tendre . Pour les différents génotypes de blé étudiés, les résultats que nous avons obtenus, montrent que le MACC s'accumule jusqu'à 16 fois plus chez les plantes soumises à un déficit hydrique que chez leurs témoins irrigués . Ces résultats sont comparables avec ceux obtenus, au niveau de la feuille de blé excisée, par Hoffman et coll. (1983) et Amrheim et coll. (1984) .

En comparant les variétés sous déficit hydrique, nous constatons que c'est NASMA qui a accumulé plus de MACC sous les différentes contraintes hydriques . Des études sur la performance agronomique des variétés au champ, réalisés par El Mourid (1988) ont montré que la variété NASMA est plus sensible à la sénescence et perd ses feuilles plus précocement que les autres variétés . Il a été montré aussi que cette variété est plus tolérante à la sécheresse . A partir de ces données, peut-on lier la résistance ou la sensibilité d'une variété à son pouvoir, plus ou moins important, d'accumuler le MACC ? Et comment le MACC peut-il jouer un rôle dans ces phénomènes d'adaptation ?

En réponse à divers stress, les tissus végétaux montrent une production d'éthylène et de son précurseur l'ACC (Yu et Yng 1980 ; Alpelbaum et Yang 1984) . Cette réponse est instantanée et n'est pas corrélée avec la sévérité du stress . Par contre, le MACC est produit de façon cumulative en réponse à différents degrés de stress et atteint un plateau persistant même après la disparition de ce dernier (Loon et Fontaine 1984) . Sous déficit hydrique, la production d'éthylène entraîne l'abscission des feuilles et ceci a pour résultat de réduire les pertes en eau par transpiration (Elbeltagy et coll. 1974) . Sous l'action de l'éthylène, la sénescence des végétaux devient précoce ce qui permet d'accélérer le cycle biologique de la plante et par conséquent d'éviter les périodes sèches (Yang et Hoffman 1984) . En effet, la biosynthèse de l'éthylène, sous stress, est régulée par divers facteurs dont la voie de MACC est la plus importante . Cette dernière est déclenchée pour dissiper l'excès d'ACC qui serait transformé en éthylène (Liu et coll. 1985, Hadas et coll. 1985) .

Nos résultats ont montré qu'il n'y a pas eu de différence significative dans l'accumulation de MACC entre trois jours et sept jours de déficit hydrique . Ces mêmes constatations ont été rapportées par Hoffman et coll. (1984) avec une accumulation stable de MACC à partir d'une perte de poids frais de 9% jusqu'à 30% par la feuille de blé isolée . Il resterait donc à montrer si le plateau atteint avec la sévérité du stress était une conséquence de la saturation de la Malonyl transférase (ACC---MACC) ou de l'induction d'une acylase (MACC---ACC) d'après Jiao et coll. en 1986 .

L'essai au champ a donné les mêmes résultats que précédemment avec une accumulation de MACC par toutes les variétés testées et de façon plus importante sous le régime de déficit hydrique . Les variations observées pourraient être dues au fait que les variétés se différencient entre elles ou qu'elles n'étaient pas au même stade de développement lors des prélèvements . Ces

variations en relation avec le stade de développement pourraient être liées à des phénomènes de transport de MACC d'un organe à l'autre . Ce phénomène physiologique a été observé par d'autres auteurs pour l'ACC (Fuhrer et Fries 1985) et pour d'autres métabolites (Timpa et coll. 1986; Gomez et coll. 1988) . Cependant, aucun travail n'a été mené dans le cas de MACC sur la plante entière et dans les conditions au champ . En plus de ces phénomènes de translocation de métabolites entre les organes, les variations observées pourraient être liées au catabolisme de MACC qui n'a été rapporté que par Jiao et coll. (1986) bien qu'ils n'aient pas indiqué de seuil d'induction de cette voie métabolique .

En conclusion à ce travail, nous pouvons retenir que le MACC s'accumule plus sous stress hydrique et pourrait être utilisé comme traceur du stress dans des études comparatives . Cependant, il est prématuré d'envisager l'utilisation du MACC comme critère de sélection variétale . Des études plus détaillées sont nécessaires pour confirmer ou infirmer son utilisation dans des programmes d'amélioration .

RESUME

L'accumulation de l'acide -1- malonyl aminocyclopropane -1- carboxylique (MACC) est étudiée chez le blé dur (*Triticum durum*, desf.) et le blé tendre (*Triticum aestivum*, L.). Cette accumulation est évaluée chez 4 variétés soumises à des régimes hydriques différents au champ et sous serre. Toutes les variétés testées ont accumulé le MACC sous les différents régimes hydriques. Cependant, l'accumulation de MACC est plus élevée en réponse à un déficit hydrique. Une différence significative a été montrée entre variétés mais avec des variations selon le degré du déficit hydrique et suivant les stades de développement. L'utilisation de MACC comme marqueur de stress hydrique est discutée.

MOTS CLES : MACC, accumulation, déficit hydrique, blé.

ABSTRACT

The accumulation of 1-malonyl aminocyclopropane-1-carboxylic acid (MACC) was studied in durum wheat (*Triticum durum*, desf.), and common wheat (*Triticum aestivum* L.). The accumulation was evaluated in 4 varieties under different water regimes in the field and greenhouse. All varieties tested accumulated MACC under different water regimes. However, the accumulation of MACC was more elevated in response to a water deficit. A significant difference was shown between varieties but with the variations according to the degree of the water deficit and following the stage of development. The utilization of MACC as a marker of water stress is discussed.

KEY WORDS : MACC, accumulation, water deficit, wheat.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier sincèrement Mr HASSANI Lahcen pour son aide lors de la réalisation de cet article.

Cette recherche a été financée partiellement par le Projet INRA/MIAC USAID : USAID Project N° 608-0136 et en partie par la bourse FIS-Stokholm Suede N° C/1237-1.

ملخص

درس تكديس، حامض، 1 - مانوليل امينو سيكلو بروبان - 1 -
كاربوكسيليك (MACC) عند القمح الصلب والقمح الطري. وقد ضمن هذا
التكديس عند أربعة أنواع من الحبوب التي خضعت لأنظمة مختلفة للسقي وذلك
في الحقل وفي البيوت الزجاجية.

جميع الأنواع التي اختبرت كدست (MACC) و ذلك في مختلف الانظمة
المائية، لكن اتضح ان هذا التكديس يكون مرتفعا في حالة نقصان الماء.
التحليلات الإحصائية اظهرت فوارق متباينة بين أصناف الحبوب، وقد
تختلف هذه الفوارق حسب درجة نقصان الماء ومرحلة النباتي.
استعمال (MACC) كعلاقة لنقصان الماء لا يزال في طور البحث.

الكلمات المفاتيح : - MACC - تكديس - نقصان الماء - قمح .

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMRHEIN, N., BRENING, F., EBERLE, J., SCORUPA, H. and TOPHOF, S. 1982 . The metabolism of Aminocyclopropane-1- Carboxylic Acid . In : Plant growth substance 1982, ed. P. F. WAREING, PP. 249-258 . Academic Press, London, New York .
- AMRHEIN, N., DORZOK, U., KIONKA, C., KONDZIOLKA, U., SKORUPA, H. and TOPHOF, S. 1984 . The biochemistry and physiology of ACC conjugation . In : "Ethylene : biochemical, physiological and applied aspects . " FUSHS, Y. and CHALUTS, E. (eds.) ISBN 90-247-2984 . Netherlands .
- APELBAUM, A. and YANG, S. F. 1974. Biosynthesis of stress ethylene induced by water deficit . *Plant physiol.* 68 : 594-596 .
- BRADFORD, J. K. and YANG, S. F. 1980. Stress induced ethylene production in the ethylene - requiring tomato mutant *diageotropica* . *Plant Physiol.* 65 : 327-330 .
- COLEMAN, L. W. 1984 . Determination of ACC synthase in *Poa pratensis* induced by mechanical or biotic factors and characteristics of the assay for ACC. PHD Horticulture . IOWA State University Ames, Iowa .
- EL BELTAGY, A. S. and HALL, M. A. 1974. Effect of water stress upon endogenous ethylene levels in *Vicia faba* . *New Phytol.* 73 : 60-67
- EL MOURID, M. 1988. Performance of wheat and barley cultivars under different soil moisture regimes in semi arid region . PHD crop production and physiology . IOWA State University, Ames .
- FISHER, R. A. and MAURER, R. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars grain yield responses . *Aust. Agr. Res.* 29 : 897-917 .
- FUHRER, J. and FUHRER, C. B. 1985 . Formation and transport of ACC in pea plants . *Phytochemistry.* 24 : 19-22 .
- GOMEZ, J. M., VILARDELL, J., GODAY, A., NIEBLA, M. and PAGES, M. 1988 . Induction de l'expression des genes induits par l'ABA en réponse au stress hydrique chez le maïs . *Nature.* 344-342 .
- HADAS, S. P., MEIR, S. and AHARONI, N. 1985 . Autoinhibition of ethylene production in tobacco leaf discs : enhancement of ACC conjugation . *Physiol . Plant .* 63 : 431-437 .
- HOFFMAN, N. E. and yang, S. F. 1982 . Identification of MACC as a major conjugate of ACC an ethylene precursor in higher plants . *Bioch. Bioph.Res. Com.* 104 : 765-770 .
- HOFFMAN, N. E, LIU, Y. and YANG, S. F. 1983 . Changes in MACC content

in wilted wheat leaves in relation to their ethylene production rates and ACC content . *Planta* 157 : 518-523 .

JIAO, X. Z., HADAS, S. F., SU, Y. and YANG, S. F. 1986 . The conversion of MACC to ACC in plant tissue . *Plant.physio.* . 81 : 637-641 .

LIU, Y., SU, L. Y. and YANG, S. F. 1985 . Ethylene promotes the capability to malonylate ACC and D-amino acids in preclimacteric tomato fruits . *Plant Physiol.* 77 : 891-895 .

LIZADA, M. C. C. and YANG, S. F. 1979 . A simple and sensitive assay for ACC . *Bioph. Bioch.* 100 : 140-145.

LOON, L. C. V. and FONTAINE, J. J. H. 1984. Accumulation of MACC in ethylene synthesising tobacco leaves . *Plant Growth Regulation* 2 : 227-234 .

MCKEON, T. A., HOFFMAN, N. E. and YANG, S. F. 1982 . The effect of plant hormone pretreatments on ethylene production and synthesis of ACC in water stressed wheat leaves . *Planta* 155 : 437-443 .

SATOH, S. and ESASHI, Y. 1984. Identification of MACC in germinating cocklebur seeds . *Plant Cell Physiol.* 25 : 583-587 .

SATOH, S. and ESASHI, Y. 1984. Changes in ethylene production and in ACC and MACC contents of cocklebur seeds during their development . *Plant Cell Physiol.* 25 : 1277-1283 .

TIMPA, J. D., BURK, J. D., BURK, J. J., QUISENBERRY, J. E. and WENDT, C. W. 1986 . Effect of water stress on the organic acid and carbohydrate compositions of cotton plants . *Plant Physiol.* 82 : 742-728 .

YANG, S. F. 1980 . Regulation of ethylene biosynthesis . *Hort. Sc.* 15 : 238-243 .

YANG, S. F. and HOFFMAN, N. E. 1984 . Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants . *Ann. Plant Physiol.* 155-159 .

YU, Y. B. and YANG, S. F. 1980 . Biosynthesis of wound ethylene . *Plant Physiol.* 66 : 130-135 .