©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Emploi de l'hydrazide maléique (1,2-dihydropyridazine — 3,6-dione) en physiologie végétale

Par

Paul-Emile PILET

(Institut de Botanique, Université de Lausanne)

Reçu le 4 Février 1956

L'emploi de l'hydrazide maléique (HM), dès 1949, dans les recherches de physiologie végétale d'une part et dans les travaux d'agronomie expérimentale d'autre part, a donné des résultats extrèmement intéressants, publiés dans de très nombreux travaux. Notre but, dans ce présent article, est de présenter une vue d'ensemble de ces recherches et, en nous appuyant autant sur les publications de physiologie végétale que celles de pratique agricole, de tirer des nombreuses expériences connues, quelques-unes des propriétés biologiques de cette substance. Ajoutons que certains auteurs ont déjà présenté une analyse partielle des études concernant l'HM, soit en se basant sur les travaux de physiologie pure (9, 117), d'agronomie (21, 140, 161, 165, 168, 181, 183) ou encore en mêlant les observations pratiques aux expériences de laboratoire (54, 56).

Chimie. L'étude des propriétés chimiques et du mode de formation de l'HM a fait l'objet de travaux relativement récents (5), l'HM (1,2-dihydropyridazine-3,6-dione) est une substance cristalline et incolore qu'on peut préparer en partant d'une solution alcoolique d'anhydride maléique, en y ajoutant de l'hydrazine sous forme d'hydrate (6). Sa formule brute est $C_4H_4N_2O_2$, son PM est de 112 et son point de fusion voisin de 260 (d'autres auteurs le situent entre 296 et 298). Cette substance acide forme des sels alcalins solubles dans l'eau et davantage encore dans l'alcool, ils sont pratiquement non toxiques pour l'homme et l'animal (des expériences ont été faites sur le rat et le porc entre autres, 50). Sur les amphibiens, l'HM parût bloquer la croissance embryonnaire et larvaire (66). Plus récemment un brevet américain donne le mode de fabrication suivant de l'HM: 32 gr d'hydrazine et 98 gr d'anhydride maléique dans 300 cc d'eau et 100 cc d'HCl conc. donnent, après 1 h. d'ébullition, 97,3 gr d'HM. (71). Signalons enfin une méthode colorimétrique qui permet de déceler la présence d'HM dans les tissus végétaux et animaux, avec une sensibilité de l'ordre de 0,1 γ/ml (179).

Techniques d'application. L'HM est généralement appliqué en solution aqueuse, parfois alcoolique, sous forme d'hydrazide de l'acide maléique, ou de son sel de Na (25) ou encore sous forme de

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

diéthanolamine d'HM (64, 67, 79, 121, etc.) et de triéthanolamine d'HM (25). Dans la pratique horticole, on asperge cette substance sur les feuilles (aérosol d'HM, 110, 114); on peut aussi procéder au badigeonnage des organes (103), ou à l'aspersion directe du sol. L'emploi de la pâte de lanoline enrichie d'HM a été également proposée pour des traitements de tiges (65) ou de racines (136). Pour des essais plus précis, les milieux solides de Bonner additionnés de vitamine B_1 (144), celui de Knop (9) ont été proposés; les milieux habituellement utilisés pour la culture des tissus in vitro (52, 92) et le milieu de White II (135) appliqué sur filtre ou coton se sont trouvés être d'emploi très commode. Enfin l'utilisation de la sciure stérile (132) et du liquide de Ringer (134) ont donné, pour des expériences particulières, d'excellents résultats.

L'inhibition de croissance. L'HM, dès les premiers essais sur un matériel d'emblée très divers, s'est avéré être un puissant inhibiteur de croissance, avec toutefois un effet stimulant (80, 135, 180) que nous examinerons ultérieurement. Son action dépend évidemment de la durée du traitement, de la concentration utilisée et de l'âge de l'organe traité. Il ressort d'expériences sur les racines du *Lens*, par exemple, que plus l'âge de la racine est avancé au moment de l'application de l'HM, plus l'effet inhibiteur est accru (132, 134, 135); des résultats semblables ont été obtenus sur des plantules du *Citrus* (17), alors que sur les tomates, il semble que l'HM a moins d'action sur leur développement s'il est administré 6 ou 7 semaines après qu'au début de la culture (59). Relevons encore que l'action de l'HM dépend de nombreux facteurs ambiants comme le pH (20, 118) et que la tolérance à l'HM est augmentés si la température nocturne est basse et si la teneur du milieu de culture est faible en nitrates (80). Il faut insister aussi, du moins pour les essais pratiques, sur les transformations chimiques que subit l'HM dans le sol (98). Comme les résultats des traitements dépendent essentiellement de la nature des organes en jeu, nous nous proposons de grouper les observations sur l'HM en analysant successivement son rôle d'inhibiteur de croissance, de la germination, du développement des racines, tiges, feuilles, fleurs et fruits. Puis, avant d'examiner les questions relatives à l'action de l'HM sur le métabolisme, nous aborderons brièvement l'examen de quelques travaux relatifs au rôle de l'HM sur les cultures de tissus, les plantes inférieures et les hormones de croissance.

Germination. L'HM réduit le % de germination des semences de plante de coton traitées dans le premier mois de leur floraison (42). Certaines graines, comme celle du pois, de la moutarde et du blé, sont sensibles à un traitement à l'HM, et si leur germination n'est pas complètement arrêtée, elle est fortement retardée, ce qui n'est pas le cas

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

pour les graines de betterave, de luzerne, de carotte et de tomate (119). L'HM inhibe également le germination des graines du *Rumex* (120).

Racine. Sur les racines du *Pisum*, il est démontré qu'une solution de 100γ/10 cc du milieu de Bonner entraîne une inhibition de 50% du développement des racines principales. L'ABIA [1]) est d'ailleurs apte à rendre réversible l'effet de l'HM (143). Pour une conc. de 10^{-6}, les racines de pois, de blé sont inhibées dans leur croissance et cette inhibition se poursuit au-delà de 15 j. après le traitement (119). Des racines du *Pisum*, cultivées aseptiquement en milieu synthétique de Bonner avec vit. B_1, l'HM étant ajouté au milieu aux doses de 5 à 10 γ/20 cc, sont inhibées (50%) pour 190 γ; le poids sec diminue aussi (50% d'inhibition pour 70 γ). (143, 144). Les racines de tomate sont également inhibées par l'HM dont l'action diminue au fur et à mesure que la racine est plus longue. Il est intéressant de relever que l'HM accroît la teneur en eau des racines (59). Une inhibition du même ordre est obtenue pour les racines d'*Allium* (63) et pour celles du *Rumex* (120). Sur les racines du *Lens*, nous pouvons résumer ainsi les résultats obtenus: des racines traitées par l'HM sont inhibées quel que soit leur âge pour une conc. supérieure à 10^{-5} M. Si l'HM agit en présence d'ABIA, l'inhibition est moins grande pour de très jeunes racines (effet stimulateur de l'ABIA sur des racines encore pauvres en auxines) que pour des racines plus âgées (132, 133). L'application de lanoline enrichie d'HM entraîne également une inhibition d'allongement des racines traitées (136). Les résultats sont confirmés dans une étude plus complète où il est démontré en outre que plus la racine est âgée au moment du traitement, davantage l'inhibition causée par l'HM est grande. Cette inhibition augmente d'ailleurs avec la concentration. Pour des racines du *Lens* jeunes (1 à 4 mm) et pour des conc. faibles (de 1.10^{-12} à 1.10^{-6} M), l'HM peut entraîner une légère stimulation (jusqu'à + 18%) qui n'est pas due à des variations de pH (maintenu à 6,0) (135). Cette observation peut rejoindre les recherches sur de jeunes racines du *Lolium* où la stimulation par l'HM se manifeste pour des conc. inférieures à 1 ppm et 10 ppm pour celles d'*Agrostis* (180). Citons aussi les expériences sur les jeunes racines du maïs où l'HM, de 1 à 10 ppm, entraîne une accélération de croissance et dès 500 ppm un nette inhibition; dans ce même travail il est démontré que, en dessous d'un pH de 6,l'HM quelle que soit sa concentration, exerce toujours une action inhibitrice sur l'allongement des racines de maïs (20). Signalons pour terminer que, sur des racines du *Lupinus*, l'HM peut atténuer efficacement l'action inhibitrice de fortes concentrations d'ABIA sur l'allongement de la racine principale (13).

---

[1]) Dans la suite de notre exposé, c'est-ainsi que nous désignerons l'acide b-indolyl-acétique.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Rhizogenèse. La croissance des radicelles de pointes de carotte, sectionnées longitudinalement, permet de mettre en évidence l'antagonisme physiologique de l'ABIA et de l'HM (134). A faibles concentrations, l'HM assure une activation de la rhizogenèse des racines latérales de carotte, qu'on peut interpréter par l'action de l'HM sur le péricycle, observation faite sur la racines du *Lens*, traitées par de la lanoline enrichie d'HM (136). A fortes doses, l'HM inhibe nettement la rhizogenèse des racines de carotte, cette inhibition peut être levée d'autant plus fortement que la conc. de l'HM est plus grande (134). La formations de radicelles de *Pisum* est nettement retardée par l'HM est pour la concentration de 70 γ/20 cc de milieu de Knop, on peut noter 50% d'inhibition dans la formation des racines latérales (142). Sur les racines du *Lupinus* (Test de Macht), les radicelles (dont le nombre est mesuré 6 j. après le traitement) se forment davantage en présence de certains conc. d'HM. Ainsi, pour 28 et 29 ppm, l'inhibition est nette; avec 14,5 ppm il y a une légère stimulation, maximum pour 3,625 ppm et qui diminue ensuite (9). Mais pour des concentrations plus élévées (10^{-6} à 10^{-3}) la rhizogenèse diminue et sur le même matériel, il est intéressant de remarquer que si l'ABIA entraîne un accroissement de la rhizogenèse (de 10^{-6} à 10^{-4}), cette substance peut assurer une levée d'inhibition due à l'HM (13). Utilisant des pâtes de lanoline enrichies d'ABIA et d'HM, on a pu observer sur les racines du *Lens* que l'ABIA avait une action stimulante sur la formation des racines latérales et pouvait lever l'inhibition due à l'HM, ces résultats dépendent toutefois très fortement de l'âge des racines au moment du traitement (136).

Tige. Des plantes du *Chrysanthemum*, traitées par de l'HM (1000 ppm) changent complètement d'aspect, l'HM entraîne la supression de la dominance apicale; tous les bourgeons latéraux se développent et, par suite, le nombre des tiges se trouve fortement augmenté, la plante devient ainsi buissonnante (8). A la suite de traitement à l'HM (2000 ppm), un grand nombre de plantes horticoles répondent par une diminution de diamètre de leur tige (58). Si la croissance internoedale des tiges de haricot et de tomate est inhibée par l'HM (activité essentiellement antimitotique), le Tournesol et le *Rudbeckia*, ne présentent pas de diminution de croissance durant le premier mois, après quoi celle-ci reprend (89, 90). D'une façon générale, l'HM, appliqué sur les feuilles, entraîne l'inhibition d'allongement des tiges; signalons toutefois les essais portant sur les tiges *d'Apium* où de l'HM (50 et 100 ppm) peut accélérer la croissance des tiges, surtout lorsque les plantes sont très jeunes (80). Relevons enfin que si l'HM est appliqué sur des tiges du *Datura* (50 mg/l), la croissance est inhibée, mais le développement des tumeurs présentes sur ces plantes n'est pas affecté, par contre l'application de doses plus fortes (800 mg/l) directe-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ment sur les Crown-gall bloque leur croissance sans affecter celle des tiges (103).

Feuille. Des troubles morphologiques résultent souvent, sur les feuilles, d'aspersions d'HM. Ainsi sur le coton, la tomate et la betterave, l'aspersion d'HM (0,4%) entraîne d'importantes modifications comparables à celles que produit le 2,4-D. (28). Si 0,1% d'HM provoque l'accélération de croissance des feuilles de betterave, 1% entraîne nettement leur inhibition, alors que ces traitements ne paraissent pas avoir d'action sur la croissance des tubercules (39, 44). Sur les plantes de tomate, l'HM (2000 ppm) entraîne des malformations foliaires, identiques à celles relevées sur les feuilles de betterave, ainsi que l'apparition abondante d'anthocyanes (60). Les feuilles de pomme de terre, traitées par de l'HM (0,2 à 0,4%) ont tendance à s'enrouler (50). Des déformations foliaires ont également été observées sur des plantes du *Lilium* (157). Il convient de relever encore l'action de l'HM sur la chute des feuilles du cotonier (15).

Bourgeons et points végétatifs. Un traitement à l'HM provoque l'inhibition de croissance des points végétatifs de Canne à sucre, sans freiner pour autant le développement des entrenoeuds embryonnaires (16). La différenciation des points végétatifs de plantes du *Triticum* est fortement ralentie par un traitement à l'HM (de 50 à 1600 ppm, 73). De nombreux travaux ont permis de mettre en évidence le rôle nettement inhibiteur joué par l'HM sur la croissance des bourgeons végétatifs (49, 84, 114, 117, 166). Cette inhibition pourrait s'expliquer par l'action directe de l'HM sur les mitoses des points végétatifs, comme il l'a été démontré avec le sel de diéthanolamine d'HM (0,01 M), sur *Phaseolus* (64).

Dominance apicale et corrélations. L'inhibition apicale, partiellement due aux auxines, paraît rompue à la suite d'un traitement à l'HM. Ainsi, en traitant des *Chrysanthemum* avec de l'HM (1000 ppm), on obtient des plantes buissonnantes, exactement comme si on avait supprimé le bourgeon terminal de la tige principale (8). Des observations semblables ont été faites sur le coton (102). Plus récemment sur les tiges d'Osier (*Salix*), un traitement à l'HM (0,1—0,3%) eut pour effet d'entraîner, d'une manière exubérante, le développement des bourgeons latéraux. On pourrait admettre que l'HM neutralise l'activité des auxines (V. plus loin) élaborées par le bourgeon terminal et que celles-ci perdraient la faculté d'inhiber le développement des bourgeons axillaires; mais d'autres interprétations sont possibles, surtout si l'on songe que les processus de dormance de ces bourgeons ne sont pas nécessairement placés sous la contrôle des auxines. Il faudrait admettre l'action directe de l'HM sur les bourgeons axillaires eux-mêmes (101). Des résultats identiques ont été obtenus sur des plantes de betterave

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

(108) et du *Rubus* (110). Cependant, il faut signaler que l'accélération des bourgeons latéraux n'est pas toujours la conséquence d'un traitement à l'HM; dans le cas du tabac par exemple, l'HM entraîne aussi bien l'inhibition des bourgeons apicaux que celle des bourgeons axillaires, avec évidemment un effet supérieur chez les premiers (157).

Fleurs et floraison. L'application d'HM sur les feuilles du *Lactuca sativa* peut avoir lorsque la plante est jeune des effets stimulants sur la floraison (7, 22). Mais ces observations ne sont pas générales et il convient de relever que la plupart des expériences dans ce domaine ont mis en évidence le rôle nettement inhibiteur de l'HM sur la floraison. Ainsi des plantes de tomate, croissant dans un milieu de Knop + HM (62,5 à 1000 ppm) ont montré un net retard dans le développement des boutons floraux; des résultats annalogues ont été obtenus par aspersion des feuilles (HM 125 ppm à 2000) (9). Pour des plantes de tabac, un traitement de 100 ppm retarde la floraison de 7,3 j., de 200 ppm de 8,7 j., de 400 ppm de 10,7 j. et pour 800 ppm, la floraison est totalement inhibée (23), des résultats semblables ont été obtenus sur le coton (42). L'action freinatrice de l'HM sur la formation des fleurs a été retrouvée sur un grand nombre de végétaux, signalons brièvement le nom de quelques plantes sur lesquelles portèrent ces expériences: cacao (140), canne à sucre (16), cerisier (166), coton (42, 102), Chrysanthème (88, 145), épinard (77), fraisier (169), framboisier (84, 85, 110, 166, 169), Gingko (109), haricot (69). laitue (91), lis (157), maïs (114), orge (88), pêcher (166), pomme de terre (187), pommier (166, 169), raisin (169), soya (88), tabac (88, 114, 125, 159), tomate (187), xanthium (114). Relevons encore que l'application de l'HM (375 à 6000 ppm) sur des plantes de pommes de terre a des conséquences différentes sur la formation des tubercules suivant que le traitement a lieu avant, pendant ou après la floraison; plus il est tardif, meilleur est le rendement qui diminue d'ailleurs avec l'augmentation de la conc. de l'HM (34). La chute des pétales du *Magnolia* (67) est retardée en même temps que la floraison. Dans une autre série d'expériences, citons les observations qui ont mis en évidence le rôle de l'HM comme stérilisant. L'application d'HM (250 à 500 ppm) peut entraîner une stérilité temporaire du *Citrullus* (138). La stérilité mâle des épis de maïs est obtenue par traitement des feuilles à l'HM (35, 117), le pollen se forme avec difficulté (83), mais celui qui a pu être analysé microscopiquement ne paraît pas être malformé (45), ce qui n'est pas le cas pour le pollen de *Triticum* (73). On doit signaler finalement que bien souvent le nombre et la taille des grains de pollen de plantes traitées (le blé par exemple) diminue au fur et à mesure qu'augmente la conc. d'HM (74).

Fruit et fructification. Sur quelques arbres ornementaux, dont le *Ginkgo* (18), des expériences ont montré que l'HM pro-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

voquait nettement l'inhibition de la formation des fruits. Des résultats identiques sont obtenus sur le coton (42) et sur diverses plantes comme le framboisier, le mûrier et le pommier (48). Pour certaines variétés d'orange, l'HM (500 et 1000 ppm), appliqué sur l'arbre pendant la floraison, a pour effet d'augmenter le nombre des fruits dont la taille par contre est sensiblement diminuée (43). Pourtant, sur le millet, le nombre des graines récoltées après un traitement à l'HM décroît avec leur taille d'autant plus fortement que la concentration de l'HM augmente (46), de semblables observations ont été faites sur l'*Asclepias* (68), le haricot (69), le coton (102), le cacao (140) et le pommier (147, 148). L'action de l'HM sur le retard de la maturation des fruits a été signalé sur le pommier, le raisin, le fraisier et le framboisier (169, 170).

Quelques propriétés pratiques. En analysant l'action de l'HM sur la croissance des racines et des tiges, sur le développement des feuilles, des fleurs et des fruits, nous avons déjà rencontré quelques applications pratiques possibles. Les grandes institutions de recherches agronomiques ont, depuis quelques années, appliqué, un certain nombre des propriétés précédemment relevées. Il en est d'autres encore que nous nous proposons de résumer très brièvement maintenant.

Conservation des pommes de terre: avant l'encavage, un traitement de pomme de terre par le triethanolamine d'HM (3%) a pour effet d'inhiber fortement la formation des germes alors que le sel de Na de l'HM (0,2%) empêche tout développement des moisissures (25). Un traitement des feuilles de la plante par de l'HM (0,2—0,4%) retarde très fortement le développement des germes (50). La perte de poids des tubercules est ainsi considérablement diminuée (conc. maximum active: 1250 ppm), celle des germes formés aussi évidemment (conc. maximum active 5000 ppm) (51). Relevons qu'un simple trempage des tubercules dans des solutions d'HM ne suffit pas à bloquer la germination, ce qui voudrait dire que la pénétration de cette substance est lente et que son effet est essentiellement métabolique (107). Cette action inhibitrice de l'HM a été étudiée dans de nombreuses et différentes conditions d'expériences (100, 176). Signalons pour terminer une méthode simple et ingénieuse qui consiste à introduire dans les tubercules un cure-dents imprégné d'HM, le développement des germes est rapidement stoppé (122).

Conservation des bulbes d'oignon: la germination des oignons, conservés en cave est freinée par un traitement au triéthanolamine d'HM (3%) (25). L'arrêt de la germination des bulbes d'*Allium cepa* par traitement de l'HM a été également obtenu avec d'autres techniques que nous ne croyons pas utile de citer ici (81, 176, 177, 178).

Lutte contre les mauvaises herbes: de nombreux travaux ont porté sur l'action herbicide de l'HM (99, 149, 163). L'HM

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

(2000 ppm) entraîne la destruction des plantes d'orge de deux semaines, alors que d'autres plantes résistent comme le coton (29) ou les arbres fruitiers (31). Cette propriété herbicide de l'HM est nettement dépendante de la nature chimique et physique des sols traités (98).

Résistance aux basses températures: sur les framboisiers, l'aspersion de 750 ppm d'HM (aérosol) paraît favoriser la résistance de ces plantes au froid (110), des observations identiques ont été faites pour des plantes du *Citrus* (141).

Cultures de tissus in vitro. L'emploi des cultures de tissus, pour l'étude des propriétés de l'HM s'est montré très utile et de nombreux résultats, spécialement relatifs à l'action de cette substance sur le métabolisme, ont pu être obtenus, nous les analyserons plus loin et nous nous attacherons ici à examiner seulement l'action de l'HM sur la croissance des cultures in vitro.

Sur les cultures de tissus de *Parthenocissus* et d'*Helianthus*, l'HM n'a pas favorisé la formation de cals (9, 11); un traitement, par l'HM, de cultures de tissus provenant de racines du *Cichorium* qui peuvent proliférer sans ABIA, entraîne l'arrêt total du développement. Pour les tissus de tubercules d'*Helianthus*, la prolifération induite par l'ABIA (10^{-5}) est complètement stoppée par l'HM (10^{-6} à 10^{-4}) (12). Dans le cas des tissus de carotte, plus sensibles que ceux d'endive, l'HM est nettement un inhibiteur de prolifération doué d'une faible toxicité (52). Sur les cultures de tissus de topinambour, l'HM provoque la deshydratation des cellules; à faibles doses elle renforce l'action stimulante de l'ABIA, alors qu'à fortes conc. ces substances sont antagonistes. Les néoformations produites par l'ABIA + HM sont plus abondantes qu'avec l'ABIA seul (53) . . sur les mêmes cultures et sur celles d'hybrides de soleil et de topinambour, l'HM à faibles conc. ne modifie pas les processus d'histogenèse provoqués par l'ABIA, alors qu'à fortes doses, l'HM agit sur la structure des tissus, se comportant dans une certaine mesure comme la colchicine (54). Sur les tissus de carotte, l'HM accroît leur teneur en saccharose, sans modifier la formation d'amidon ou d'holosides hydro-solubles autres que ce glucide (55). Des expériences sur des cultures de Crown-gall semblent montrer que l'HM demeure sans action (87). Les variations du métabolisme des glucides sur les cultures de tissus libérien de carotte (128, 130) et de topinambour (129, 131) sous l'action de l'HM, seront examinées plus loin. Signalons encore, sans entrer dans le détail, les recherches faites sur les cultures de Crown-gall de scorsonère (92) où l'HM inhibe d'autant plus le développement (dès 10^{-7}) que sa concentration est plus forte et sur les topinambour (93, 94) où il est montré que l'HM n'agit pas sur la teneur en auxines des tissus traités.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Plantes inférieures. Comparés aux travaux portant sur les plantes supérieures (Phanérogames), les recherches qui ont trait aux végétaux inférieurs sont relativement peu abondantes. Signalons les essais entrepris sur *Spirodela polyrrhiza*, cultivé dans l'eau + HM (125 ppm à 2000) et qui ont montré que l'HM n'entraînait pas de modifications importantes dans la croissance; les frondes cependant furent réduites de $^1/_3$ à $^1/_4$ (9). Une série d'expériences sur une filicinée, *Gymnogramme* (150) doivent être mentionnées, elles ont permis bien mettre en évidence le rôle de l'HM sur la germination des spores (152), sur le développement (151), la morphologie (153) et la sexualité (154) des prothalles. Sur les champignons, les recherches sont encore moins nombreuses. L'HM appliqué sous forme de sel de Na (0,2%) stoppe complètement, tout développement des moisissures qui ont l'habitude de se former sur les pommes de terre conservées en cave (25). L'HM réduit la croissance d'*Allomyces javanicus* (phase sporophytique) sur milieu synthétique liquide, dès la conc. 10^{-3}. Un petit nombre de zygotes germent encore en présence de $5 . 10^{-3}$ M, mais leur croissance mycélienne est totalement inhibée; l'adjonction simultanée d'une dose favorable d'ABIA ($5 . 10^{-5}$ M) n'a pas atténué la toxicité d'une conc. demi-léthale d'HM ($2{,}5 . 10^{-3}$ M) (160). Sur les bactéries du sol, on doit mentionner quelques recherches intéressantes. Si l'HM ne semble pas avoir d'action sur le développement de l'*Azotobacter*, bactérie fixatrice d'N, à $3 . 10^{-8}$ et $3 . 10^{-7}$, cette substance accélère la croissance du *Cytophaga Hutchinsoni*, cultivé sur plaques de silico-gel; $3 . 10^{-4}$ entraîne alors une forte inhibition (33). Le *Rhizobium* paraît être un des microorganismes du sol le plus sensible à l'action de l'HM (diethanolamine), l'inhibition commençant à 280 ppm, alors que pour d'autres bactéries il faut utiliser au moins 1000 ppm pour freiner leur croissance (121).

Troubles morphologiques. Si l'HM entraîne presque toujours une inhibition de croissance, il était intéressant de savoir dans quelle mesure son action portait sur la structure des organes traités, un certain nombre de publications, que nous allons passer en revue, ont été consacrées à ce sujet.

Anatomie: des racines du *Lens*, traitées par de la lanoline enrichie d'HM, ont montré, sous la région d'application, un étranglement causé vraissemblablement par la deshydratation des tissus et une courbure apparaissait. Il convient de relever aussi que, sur le même matériel, l'accélération de la rhizogenèse et la formation plus abondante des poils absorbants, pour certaines concentrations et pour des racines d'un âge déterminé, modifiaient l'allure générale des racines traitées (136). Sur des plantes de coton, de betterave et de tomate, un traitement à l'HM (0,4%) entraînait presque toujours des malformations foliaires comparables à celles obtenues par application du 2,4 D (128).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Histologie: si, pour certains chercheurs, un traitement à l'HM n'entraîne pas de modifications dans la structure des tissus (119) et sur la prolifération cellulaire de cultures de tissus de *Parthenocissus*, *Cichorium* et *Helianthus* (11), sur les tissus tumoraux du *Rumex* (120) et sur les tiges du *Phaseolus* (162), la plupart des observations indiquent que l'HM entraînent des troubles histologiques d'importance. Sur les tiges de tomate, de tournesol, de *Rudbeckia*, et de haricot, de nombreux essais ont été faits et ont mis en évidence l'action très nette de l'HM sur la structure des tissus traités. Retenons brièvement que l'HM ralentit très fortement la formation du bois secondaire, et que si ce corps n'agit pas sur les dimensions des cellules épidermiques et vasculaires, il entraîne l'allongement des cellules du parenchyme cortical (65). Sur le *Phaseolus*, l'application d'HM a pour conséquence le développement exagéré de la zone d'abcission du pétiole, accélérant ainsi la chute des feuilles (162). Dans les tiges et les feuilles du *Lilium*, on peut observer la destruction du phloème à la suite d'applications d'HM, les cellules sont, de plus, généralement aggrandies et les espaces intercellulaires augmentent de dimensions (156). Cette nécrose des tissus libériens peut être également relevée dans les tissus du *Brassica*, de l'orge et du haricot (30). Mais si, sur les tiges du *Lilium*, l'HM assure l'apparition de cellules géantes (156), qu'on retrouve dans les tiges de coton (102) et les cultures de tissus in vitro de rhizome de topinambour (54), dans les tiges de tomate, le phénomène inverse a été observé puisqu'un traitement à l'HM a pour conséquence d'inhiber l'accroissement diamétral des cellules médullaires (65). L'action inhibitrice de l'HM sur l'activité des assises génératrices a été signalée particulièrement en ce qui concerne le phellogène, et par suite la formation de liège (137). (V. à ce propos la note page 288). L'étude histologique des racines du *Lens*, traitées par une pâte de lanoline enrichie d'HM devait permettre les conclusions suivantes: l'augmentation des tissus subérifiés en présence d'HM paraît plutôt due à la lanoline, mais l'HM provoque une légère augmentation de la cuticule, ainsi qu'une faible activation du péricycle, ce qui a pour conséquence, suivant l'âge des racines traitées, la durée de l'application et la conc. utilisée, la formation légèrement accélérée des racines latérales (136). Cette action de l'HM sur l'assise génératrice des radicelles a été également relevée sur les racines du *Lupinus* (9), alors que sur celles du *Pisum* et du *Triticum*, il y aurait plutôt inhibition péricyclique (119). L'application d'HM, sur les racines du *Lens* a de plus pour effet de deshydrater les tissus (136). L'étude de la structure des tissus cultivés in vitro de rhizomes de topinambour, et d'hybrides de soleil et de topinambour en présence d'ABIA et d'HM permet de préciser qu'à des concentrations de l'ordre de 10^{-8} à 10^{-6}, l'HM ne modifie pas les phénomènes d'histogenèse provoqués par l'ABIA. A plus fortes doses, (10^{-5}), l'HM manifeste une certaine activité en modifiant la

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

structure des néoformations. Associé à l'ABIA (10^{-6}), l'HM (10^{-5}) provoque la formation de cellules géantes, déjà rencontrées dans les tissus de plantes traitées par aspersion de leurs feuilles. Les troubles histologiques résultant de l'action de l'HM sont, pour les cultures de tissus précédemment citées, comparables à ceux que produit la colchicine (54).

Sur les racines du *Lens*, traitées par l'HM au moment de leur germination sur papier filtre, on pourra relever encore certains troubles histologiques caractéristiques et qui dépendent essentiellement de l'âge et de la conc. Pour $1 . 10^{-4}$ M, les pôles de bois ont une différenciation plus accusée que les témoins, pour $2{,}4 . 10^{-4}$ M, le péricycle est légèrement activé et les cadres endodermiques de Caspary sont plus volumineux, avec $3{,}7 . 10^{-4}$ M, les lacunes ont tendance à se substituer aux faisceaux vasculaires et la moelle commence à se lignifier (105).

Cytologie: l'action de l'HM sur le noyau et les mitoses a été étudiée avec soin et le rôle antimitotique et radiomimétique de cet inhibiteur très souvent signalé (1). Son action directe sur les mitoses a été mise en évidence sur les racines du *Vicia Faba* qui, plongées dans une solution d'HM (0,0005 M) à 12—14° C, durant 24 h. n'ont montré aucune mitose pendant 2 jours. Pour des conc. plus faibles, la division cellulaire n'est pas stoppée, mais il y a rupture de chromosomes, phénomène cependant pas général (il n'a pas été observé sur *Rhoeo discolor*, *Muscaria plumosus*, et *Scilla sibirica*). L'HM agirait sur l'hétérochromatine et non, comme beaucoup de substances antimitotiques sur l'euchromatine (32). Sur les racines d'*Allium*, l'HM se comporte comme un inhibiteur de l'entrée en mitose, sans causer des troubles mitoclasiques (36). Le rôle de l'HM ne consiste pas dans le blocage du métabolisme des acides nucléiques par substitution du barbiturique à l'uracile car sur des plantules de *Pisum* et des racines d'*Allium*, l'addition d'uracile n'atténue pas l'action mito-dépressive de l'HM, comme le fait le barbital (37). Ainsi, toujours sur les racines d'*Allium*, l'HM n'entraîne pas une inhibition préprophasique mais provoque une diminution progressive du nombre des mitoses. Les propriétés des divers stades de la division cellulaire ne sont jamais changées de façon notable, cependant, dans certains cas, la proportion des télophases est légèrement modifiée (38). L'HM, qui, ainsi qu'on vient de le voir, est nettement antimitotique ne se comporte pas de la même façon, à concentrations équivalentes, sur les méristèmes de bourgeon apical et sur celui de la racine du *Pisum*; le méristème radiculaire étant apparemment plus sensible (27), Relevons aussi, pour les racines d'*Allium*, que l'HM entraîne à la fois une inhibition de la division cellulaire et de l'élongation, alors qu'à faibles concentrations, seule l'inhibition mitotique demeure (63). Des résultats différents ont été obtenus sur les prothalles du *Gymnogramme* et il a été montré que l'HM, à des concentrations inférieures à $1 . 10^{-5}$, n'agit

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ni sur l'élongation, ni sur l'activité mitotique. Entre 10^{-5} et $5 . 10^{-5}$, l'élongation est inhibée, mais la fréquence des mitoses est encore normale, à 10^{-4}, l'élongation est toujours ralentie et la division des cellules est freinée (152). Sur les racines du *Lens*, il devait être montré que l'inhibition mitotique due à l'HM est d'autant plus forte que la conc. est plus élevée; l'action freinatrice de l'HM est persistante. Cet inhibiteur ne joue pas seulement un rôle dans l'entrée des cellules méristématiques en division, mais aussi dans la durée de leur cinèse (105). Plus particulièrement, l'étude des variations de l'index mitotique (nombre de cinèses/1000 cellules) de tissus méristématiques des racines du *Lens*, devait montrer que le nombre des mitoses diminue d'autant plus fortement que la concentration est légèrement plus élevée (inhibition de 50% pour $2{,}4 . 10^{-4}$ M) (106, 135). Signalons pour terminer que l'action antimitotique mise en évidence sur les bourgeons apicaux des plantes du *Phaseolus*, permet non seulement de comprendre l'action inhibitrice de l'HM sur la croissance des tiges, mais encore son rôle dans la levée de la dominance apicale (V. plus haut) (64).

Teneur en auxines. Pour expliquer l'action inhibitrice de l'HM sur la croissance, il était normal de rechercher les relations qui pouvaient bien exister entre cette substance et les hormones de croissance, facteurs responsables de la croissance des tissus végétaux. On imagina d'abord qu'il y avait entre l'HM et l'ABIA un antagonisme physiologique (98), et que l'HM devait être considéré comme une antiauxine (97). L'inhibition par l'HM ne saurait être expliquée pas l'éventuelle combinaison de ce corps avec les auxines (un mélange d'HM et d'ABIA, a une vitesse de diffusion qui reste égale à celle de l'ABIA seul), mais par son action probable sur l'oxydation de l'ABIA (1). Des expériences montrèrent en effet, sur des tissus de tiges du *Pisum*, que l'HM faciliterait la destruction des auxines en agissant sur les systèmes auxines-oxydasiques, le maximum d'oxydation aurait lieu à 34° C et pour un pH de 5,6. L'intensité des phénomènes oxydatifs serait doublée pour $1.25 . 10^{-3}$ M et la lumière accélérerait cette inactivation (4). Il est intéressant de relever que la scopolétine agit exactement en sens inverse (2). Or si l'HM, pour reprendre les recherches citées sur son éventuelle propriété d'activer les systèmes enzymatiques assurant la dégradation des auxines, agissait sur le métabolisme hormonal, un traitement par cet inhibiteur devrait avoir pour conséquence immédiate de causer la diminution de la teneur en auxines des tissus. Sur des cultures de Crown-gall de scorsonère (92) et sur des cultures de tissus de topinambour cultivés in vitro (93, 94), d'une part, dans les méristèmes de racines du *Lens* (132, 133, 135) et sur des plantules de *Pisum* (3), d'autre part, il devait être démontré que l'application d'HM ne modifie en rien la teneur en auxines des tissus traités. Ajoutons que si un trai-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

tement à l'ABIA ou au DL-tryptophane assure une élévation de la teneur en auxines des méristèmes radiculaires du *Lens*, l'application supplémentaire d'HM ne change pas l'état auxinique des tissus, autrement dit l'augmentation de la conc. en hormones est encore assurée (135). Ces remarques, sont, nous semble-t-il, essentielles, car il était facile d'attribuer à l'HM, inhibiteur de croissance typique, un rôle sur les auxines et d'expliquer l'arrêt de développement résultant de l'application de cette substance, par une diminution de la teneur en hormones. Les observations précédemment citées sont caractéristiques à cet égard et si l'on peut envisager tout de même que l'HM peut agir d'une façon indirecte sur le mécanisme d'action des auxines, en exerçant son action non pas sur les auxines proprement dites, mais sur les substances qui en dérivent (94), il faut chercher ailleurs, et particulièrement dans les variations du métabolisme, les perturbations internes qui découlent de l'application de l'HM.

HM et substances de croissance. L'étude des réactions de croissance d'un tissus traité simultanément par l'HM et des substances de croissance, peut nous apporter quelques renseignements sur les rapports qui lient cet inhibiteur avec des agents du développement. L'antagonisme physiologique, déjà signalé plus haut, a été mis en évidence pour l'ABIA, le 2,4-D et l'acide naphtalène acétique avec l'HM (1). Ces mêmes propriétés ont été signalées sur les cultures de tissus de topinambour où il fut démontré que, aux conc. d'ABIA inférieures ou égales à 10^{-5}, l'addition d'HM se traduit par une inhibition de croissance d'autant plus accentuée que la dose ajoutée est plus élévée. Aux très fortes concentrations d'ABIA (10^{-4}), l'HM diminue la toxicité de cette substance. Ces observations (94) confirment les résultats obtenus sur des tissus identiques et où il avait été trouvé que l'HM, à faibles doses, renforce l'action stimulante de l'ABIA, et à fortes conc. devient antagoniste (53), et celles portant sur la culture de tissus de tubercules d'*Helianthus* où la prolifération cellulaire, induite par 10^{-5} d'ABIA, était complètement stoppée par l'HM (10^{-6} à 10^{-4}) (12). Sur les tissus de topinambour, l'HM provoque une inhibition de l'action stimulante du 2,4-D et de l'acide naphtoxyacétique sans que la teneur en auxines des tissus traités ne soit influencée (94). Sur les racines du *Lens*, l'inhibition de croissance causée par l'application de l'HM ou de l'ABIA augmente si la conc. de ces substances et si l'âge des racines traitées augmentent. D'autre part l'inhibition provoquée par un double traitement d'HM et d'ABIA est plus forte que celle qui résultait de l'application d'une de ces substances à concentrations équivalentes (135). Ces observations sont donc en accord avec celles portant sur l'action de l'ABIA sur les cultures de tissus (94), mais s'opposent aux recherches concernant l'action de l'HM sur les racines principales du *Lupinus* qui

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

indiquent que l'HM peut atténuer l'action inhibitrice de fortes conc. d'ABIA (13). D'ailleurs l'action inhibitrice de l'HM et de l'ABIA a été également signalée sur d'autres racines (82) et sur celles du *Pisum* il a été observé que l'inhibition due à l'HM peut être levée partiellement par l'ABIA (142). Relevons encore que si l'ABIA inhibe la formation de radicelles de pointes de carotte sectionnées longitudinalement et cultivées aseptiquement (conc. dès $5 . 10^{-5}$ M), cette inhibition peut être levée d'autant plus fortement que la conc. d'HM, appliquée en même temps que l'ABIA est plus élevée (134). Sur des cultures de carotte in vitro, un certain nombre d'essais furent tentés dans le but de savoir si les propriétés de l'HM étaient liées à la fonction hydrazide. A cet effet le groupe acide d'une substance de croissance, l'acide a-naphtyl-acétique, fut remplacé par le groupe hydrazide. Les résultats montrèrent qu'on ne peut en aucun cas attribuer les propriétés particulières de l'HM à la fonction hydrazide elle-même puisque le produit ainsi formé conservait encore toutes les propriétés de l'acide a-naphtyl-acétique (14)[1]). Signalons, pour terminer qu'un mélange d'HM et de 2,4-D conserve les propriétés simultanées des deux substances, puisqu'il entraîne un retard dans la maturité (HM) et dans la chute des fruits (2,4-D) (147, 148).

HM et précurseurs auxiniques. L'étude de l'action combinée de l'HM et de précurseurs auxiniques devait apporter quelques données intéressantes relativement aux relations possibles entre cet inhibiteur et le métabolisme biochimique de l'ABIA. Sur des tissus de topinambour cultivés in vitro, l'application de tryptophane (10^{-4}), parallèlement à l'HM (de 10^{-6} à 10^{-4}) a été faite, mais aucune mesure relative à la croissance des cultures n'a été malheureusement donnée. Retenons de ces essais que la production d'auxines par les tissus n'est pas modifiée par l'HM (93, 94). Sur les racines du *Lens*, il convient de relever qu'un traitement à l'HM seul entraîne une inhibition toujours supérieure à celle que produit le DL-tryptophane à conc. équivalentes. L'inhibition provoquée par un double traitement de DL-tryptophane et d'ABIA est plus forte que celle qui résultait d'une application d'une de ces substances seule. Il convient de remarquer qu'un traitement au DL-tryptophane entraîne une légère augmentation de la teneur en auxines des tissus méristématiques; cet accroissement n'est pas modifié par l'HM (135).

Teneur en eau. L'action de l'HM sur la teneur en eau des tissus a été mise en évidence sur des cultures de tissus de topinambour;

---

[1]) Dans un travail général sur le rôle des hydrazides sur l'histogenèse de certains arbres forestiers (C. Jacquiot, C. R. Acad. Sc., 256, 958, 1953), des conclusions différentes sont tirées et il est observé que la fonction hydrazide empêche d'une façon constante, et ceci pour de nombreuses substances, toute différenciation assurant la formation d'assises génératrices.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

pour une concentration de 10^{-4} d'HM, le rapport entre le poids frais et le poids sec est de 4,0, pour 10^{-5} on trouve 4,21 alors que les témoins donnent un rapport qui oscille entre 5,63 et 6,26. L'HM entraîne donc une deshydratation appréciable des tissus (53). L'HM provoquerait aussi une diminution du poids total des tissus, plus par une perte d'eau que par un ralentissement de leur croissance (96). Sur des plantes de tomate, il a été observé que si l'HM entraînait une forte perte d'eau des tissus de la tige, dans les racines on devait relever une légère hydratation (59). Pourtant, à la suite d'application de lanoline enrichie d'HM, les tissus des racines du *Lens* montraient, dans la zone traitée, une nette deshydratation (136). Signalons encore que la nébulisation d'HM (0,2%) des feuilles de betterave 20 j. avant la récolte des tubercules, avait pour effet (les observations sont faites 40 j. après la récolte) d'assurer la deshydratation des tubercules, alors qu'un même traitement, quelques heures avant la récolte, demeurait sans effet (24).

Métabolisme glucidique. Si l'activité photosynthétique de plantes traitées par l'HM ne paraît pas modifiée par cet inhibiteur (par. ex. betterave, 44) bien que cette substance agisse sur la genèse des chlorophylles (V. plus loin), les réserves glucidiques (oses et osides) subissent souvent d'importantes modifications et les travaux qui suivent rendent compte des résultats, souvent contradictoires, obtenus. Relevons tout d'abord que l'HM assure une diminution du transport descendant des glucides dans les vaisseaux libériens (56). La teneur en saccharose de tubercules de betterave est nettement réduite 40 j. après la récolte lorsque les feuilles des plantes ont reçu, 20 j. avant, 0,2% d'HM (24, 26, 164). Cependant dans d'autres conditions d'expériences et de conservation, les tubercules ont montré une légère augmentation de leur teneur en saccharose (108, 137) sans présenter aucun changement dans leur conc. en sucres réducteurs (40). Sur la pomme de terre, l'aspersion des feuilles par 1000 à 2500 ppm d'HM n'a pas entraîné de modifications dans la teneur en sucres réducteurs (72) alors que pour l'oignon, ceux-ci paraissent devenir plus abondants (123), ce qui est aussi le cas pour les plantes de tabac (126). Les divergences présentées, surtout en ce qui concerne les changements dans le taux en saccharose, qui ne semble pas modifié, pour certains auteurs (155, 174) pourraient s'expliquer d'une part par le fait que les conditions d'expérience et de culture sont souvent bien différentes et d'autre part par les modifications importantes que subissent les réserves de saccharose dans les tissus témoins, Des tubercules non traités perdent du saccharose et l'HM, suivant sa concentration empêcherait plus ou moins ces dégradations (175). Ainsi, on peut l'imaginer, suivant l'importance de l'action de l'HM, il y en aurait plus, autant ou moins. Sur des cultures de tissus in vitro de carotte, l'HM provoque aussi une augmentation du taux en saccharose qui cependant diminue

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

avec l'élévation de la concentration (55). Des observations identiques sont faites pour des feuilles de maïs, avec la remarque supplémentaire que le dextrose ne subit pas de modifications (115). Dans le cas des feuilles de coton traitées par l'HM (2400 à 4800 ppm), on peut observer une nette réduction des réserves glucidiques, due vraissemblablement au dérangement fonctionnel des vaisseaux libériens, à la suite de formation de collapses (102). Cette étude permettrait de comprendre aussi pourquoi l'HM assure un ralentissement de la vitesse de la sève organique (56). Des expériences intéressantes ont été faites avec précision sur les tissus libériens de racine de carotte cultivés in vitro. A la suite d'un traitement par l'HM, on peut relever d'abord une diminution de la teneur en sucres totaux. L'HM, de plus, ne favorise la synthèse du saccharose que pendant les 16 premiers jours; la production est ensuite freinée, puis on assite à une diminution de la teneur en saccharose, due sans doute à l'action proprement toxique de l'HM sur les mécanismes enzymatiques. Cependant que la teneur en fructose qui augmente dans les tissus témoins, reste constante dans les lots traités. A 10^{-3}, l'HM est nettement toxique et l'augmentation de la concentration en glucose observée pour cette conc., resulterait de l'inhibition du tissu mort par le liquide du milieu (128, 130).

Les résultats obtenus quant aux variations de la teneur en amidon des tissus traités par l'HM sont plus constants et, dans une certaine mesure, moins décevants que ceux qui portèrent sur l'effet de l'HM sur les réserves de saccharose. Sur les tiges de choux et d'orge, l'application d'HM a pour effet d'augmenter le poids sec des tissus après 12 j., avec une accumulation de polyholosides et de fructosane. Si le 2,4-D stoppe partiellement l'effet de l'HM, cet inhibiteur provoque avec le 2,4-D, sur l'axe hypocotilé du haricot, une nette augmentation du taux en amidon (30). Pourtant, sur des cultures de tissus de carotte in vitro, si l'HM entraîne l'accroissement de la conc. en saccharose, il n'y a pas de formation supplémentaire d'amidon, ni de diholosides solubles, autres que le saccharose (55). Des observations histochimiques sur les racines du *Lens* ont montré que si l'ABIA entraînait une forte diminution du taux en amidon, un traitement à l'HM, au-contraire, paraissait accélérer l'accumulation des réserves amylacées (137). Sur la tomate et le haricot âgés de 5 semaines, l'HM (2000 ppm) est pulvérisé. Les plantes sont placées à l'obscurité et on peut observer que les feuilles traitées contiennent plus d'amidon que les témoins; à l'obscurité, les feuilles attachées à la tige perdent plus rapidement leur amidon si elles n'ont pas été traitées à l'HM, c'est l'inverse pour les feuilles détachées. Dans une seconde série d'expériences, des haricots de 16 j. et des tomates de 60 j. sont placés à l'obscurité jusqu'à ce qu'ils n'aient plus d'amidon. La moitié des plantes sont alors traitées par l'HM (2000 ppm) et restent 60 h. à l'obscurité après quelques jours

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

dans des conditions normales, on peut observer que toutes les plantes, traitées ou témoins, sont également riches en amidon, d'où l'on peut conclure que l'HM ne bloque pas la synthèse de l'amidon, mais retarde l'amylolyse (62). Signalons enfin, dans les feuilles du *Pisum* traitées par de fortes conc. d'HM la présence de grosses inclusions cellulaires, sans qu'on puisse préciser la nature chimique de ces réserves (probablement des polyholosides autres que l'amidon), mais qui indique (V. plus loin) que l'HM réduit les processus respiratoires (29). Pour terminer cette étude de l'action de l'HM sur le métabolisme glucidique, signalons les recherches portant sur l'inuline. Dans des tissus de topinambour cultivés in vitro, l'HM inhibe la synthèse de l'inuline (129, 131), ces observations indiquent nettement l'action directe de cet inhibiteur sur les processus enzymatiques.

Métabolisme azoté. A la récolte, des betteraves, traitées 15 j. avant par l'HM (aspersion foliaire) ont un taux en N aminique légèrement accru et ceci d'autant plus fortement que la conc. de l'HM est plus élevée; après quelques semaines de conservation, c'est l'inverse qui se produit et les tubercules traités contiennent moins d'N que les témoins (40). Des pétioles d'*Apium* présentent une nette diminution en composés azotés solubles lorsque les plantes, cultivées dans des sols contenant 10, 20 et 75 ppm de nitrates sont traitées par de l'HM (100 à 250 ppm (80). Sur des plantes de tabac, traitées par l'HM, les amides sont plus abondantes et les réserves en protéines N moins nombreuses que dans les témoins (126).

Chlorophylles. L'HM, appliqué sur des gazons, a pour effet de les rendre chlorotiques; mais 6 semaines après le traitement, les chlorophylles sont totalement régénérées (41). Des observations identiques ont été faites sur le pétiole et les feuilles d'*Apium* (80) et sur les feuilles de pomme de terre (86). Sur des plantes du *Pisum*, enfin, l'HM agit sur la biosynthèse des chlorophylles en freinant la formation de ces pigments (taux d'inhibition de 50% pour 26 mg) (144) [1]).

Caroténoïdes. Un traitement par l'HM des feuilles de pomme de terre, ne paraît pas modifier l'accumulation des caroténoïdes dans cette plante et particulièrement dans les racines, par contre la teneur en provitamine A est différente de celle des témoins (47). L'action de l'HM sur la genèse des caroténoïdes a été toutefois nettement relevée dans des observations sur les plantules du *Pisum* et il a été démontré

[1]) Signalons encore une étude, lue en cours d'impression (R. BADKE, Gartenwelt, 56, 11, 1956), dans laquelle il est cité des essais d'application d'HM (1,5 kg/100 l) sur un gazon qui, 8. j. après le traitement se colore en vert foncé (résultats apparemment contradictoires); les feuilles du *Trifolium* présentaient 13 j. après le même traitement une coloration brunâtre.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

que l'HM entraîne un net ralentissement dans la biogenèse des caroténoïdes. Il suffit de 12,4 mg pour causer une inhibition de 50% dans l'élaboration de ces pigments, l'HM est donc un anticarotinogène assez actif, son effet sur les chlorophylles est plus faible (26 mg pour une inhibition de 50% de la biosynthèse (144).

Anthocyanes. L'aspersions des feuilles de tomates par l'HM (2000 ppm) a souvent pour conséquences l'apparition, dans les feuilles, de grandes quantités d'anthocyanes (60). Des observations comparables ont été faites sur les plantules de *Poa, Phaseolus* et maïs (11, 112).

Substances minérales. Sur des plantes de tabac, traitées par l'HM, le calcium et le magnésium sont plus abondants que dans les tissus témoins, par contre le phosphore paraît diminuer et les tissus non traités en contiennent davantage (126). L'action de l'HM sur l'évolution chimique des phosphates dans les tissus a été mise en évidence sur les racines du maïs. Si l'HM entraîne, pour un pH de 6, un ralentissement de l'allongement des racines, cette inhibition peut être levée par adjonction de KH_2PO_4, ce qui semble indiquer l'action de cette substance sur les réserves en phosphore (20).

Respiration. D'après ce qui précède, on peut déjà dire que l'HM, dont l'application entraîne d'importantes modifications dans le métabolisme des réserves, agit vraissemblablement sur l'amplitude des échanges respiratoires. L'HM aurait un effet retardateur sur les processus respiratoires de pétales de *Magnolia* (67) et sur les tissus de pomme (147, 148). L'intensité des phénomènes respiratoires de cultures de tissus in vitro d'*Allium* est fortement diminuée à la suite de traitements à l'HM (78). L'adjonction de succinate augmente la respiration de fragments de bulbes d'oignons hâchés, traités par de faibles doses d'HM (500 ppm). Par contre si ces mêmes tissus ont été traités par des doses d'HM plus élevées (4000 ppm), l'application de succinate demeure sans effet. (79). Une intéressante étude portant sur le maïs (A), l'orge (B), le blé (C), l'avoine (D), le pois (E), le tournesol (F) et la tomate (G) a permis de préciser le rôle de l'HM sur les processus respiratoires. Pour un pH de 4, l'HM stimule l'absorption d'oxygène des plantes A, E et F, alors qu'il entraîne une nette diminution de cette absorption chez les autres végétaux précédement cités. Pour un pH de 6, la respiration ne paraît pas affectée. Il convient de relever encore que les racines des végétaux B, C et D sont plus sensibles que celles des autres (118). Ajoutons, pour appuyer cette discussion relative à l'action de l'HM sur la respiration, que des mesures thermoélectriques ont montré, sur les racines de betterave, que les plantes traitées avaient une température légèrement inférieure (quelques degrés en moins) à celles des témoins (173), ce qui voudrait bien dire que l'HM, ralentissant les échanges respiratoires et par suite les dégradations des réserves,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

joue un rôle direct sur la production d'énergie des tissus végétaux traités.

Activité enzymatique. L'action de l'HM sur le métabolisme n'est possible que si cet inhibiteur joue un rôle dans l'activation ou l'inactivation des processus enzymatiques in vivo. Nous avons déjà relevé que si certains auteurs supposaient (1, 97, 98) ou observaient (2, 4) une action de l'HM sur les auxines-oxydases et par suite sur la teneur en auxines des tissus, d'autres montraient au-contraire, que cet inhibiteur ne modifiait pas la concentration en hormones des tissus traités et ne saurait par conséquent agir sur les systèmes enzymatiques contrôlant le métabolisme biochimique des hormones de croissance (92, 93, 94, 132, 135). D'une façon générale on trouve indiqué dans les recherches relatives à l'action de l'HM sur l'activité enzymatique des tissus, que cet inhibiteur présente un effet toxique sur tous les processus enzymatiques et sur le cytoplasme (1). Sur des cultures de carotte in vitro (128, 130) et sur celles de topinambour (129, 131), l'action de l'HM sur les différents systèmes enzymatiques réglant le métabolisme des glucides est nettement démontrée (V. plus haut). Pour des cultures de tissus d'*Allium*, l'HM aurait pour effet d'inactiver totalement les deshydrogénases et de diminuer parallèlement les processus respiratoires (78, 79). Cette inactivation des systèmes deshydrogénasiques pourrait être partiellement supprimée par traitement à l'ABIA (104, 105).

Considérations générales

Ainsi les application de l'hydrazide maléique tant en physiologie végétale que dans la pratique agricole sont innombrables, elles vont nous permettre de résumer brièvement quelques-unes des propriétés essentielles de cette substance. Dans des conditions de culture déterminées, pour une température, une intensité d'éclairement, une humidité soigneusement précisées, une composition particulière du milieu, un pH donné (chacun de ces facteurs influençant nettement le mode d'action de l'HM), ce produit entraîne généralement une réduction du pouvoir germinatif des semences, un ralentissement de la croissance des racines et des tiges, des déformations foliaires, un arrêt de développement des points végétatifs, la diminution de la dominance apicale par supression de l'activité des bourgeons terminaux, un retard dans la floraison et dans la maturation des fruits. On s'est aperçu, en outre, que plus la concentration de cet inhibiteur augmente, plus le ralentissement de la croissance était important; encore fallait-il préciser très exactement la durée et le mode d'application, la nature et l'âge des organes traités. L'action de l'HM sur la structure des tissus a été étudiée avec soin: cet inhibiteur se montre capable de modifier la forme, la taille et le nombre de certaines cellules, alors que l'étude cytologique proprement dite

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

indiquait son rôle nettement antimitotique. Sachant que l'HM agit essentiellement sur la croissance des tissus, on devait très vite considérer cette substance qui, en inhibant le développement, s'opposait ainsi aux hormones de croissance, comme une anti-auxine. Pourtant, pour comprendre l'action de l'HM, il ne suffisait pas de dire qu'il y avait antagonisme physiologique entre ce corps et les phytohormones, il fallait trouver les relations qui liaient l'HM aux auxines. On supposa alors que l'HM devait agir sur les processus d'oxydation des hormones de croissance en accélérant leur décomposition par activation des systèmes auxines-oxydasiques. En fait, l'analyse de la teneur en hormones de tissus traités par ce corps devait montrer que l'inhibition qui résultait presque toujours d'un tel traitement n'était accompagnée d'aucune modification de la concentration des auxines normalement présentes dans ces tissus. Il reste encore la possibilité que l'HM peut agir non sur les hormones elles- mêmes, mais sur les substances qui en dérivent. La mise en évidence du rôle direct de l'HM sur le métabolisme général des tissus traités devait fournir de précieuses indications quant au mode d'action de l'HM. L'HM provoque une deshydratation caractéristique des organes ou tissus traités, des modifications importantes dans le métabolisme des réserves glucidiques et azotées, l'inhibition de la biosynthèse des chlorophylles et des caroténoïdes, un net ralentissement des processus respiratoires et une diminution de l'activité d'un certain nombre de systèmes enzymatiques. C'est donc en modifiant les réactions métaboliques des tissus et en agissant peut-être, mais indirectement sur les réactions biochimiques qui contrôlent la croissance, que l'HM peut bloquer les divisions et élongation cellulaires et se comporter ainsi comme un inhibiteur du développement. Relevons toutefois que lorsqu'on s'adresse à de jeunes tissus, en utilisant des concentrations très faibles, cet inhibiteur peut stimuler au-contraire la croissance des organes traités. Ainsi l'analyse du comportement de l'HM se complique singulièrement et il est encore prématuré, de vouloir donner une interprétation complète et définitive qui permettrait de saisir le rôle de cette substance. C'est en persévérant dans des recherches cytologiques et physiologiques d'une part, dans l'analyse du métabolisme et dans l'étude des phénomènes auxiniques d'autre part, qu'on arrivera à mieux saisir le véritable mode d'action de ce corps qui, en quelques années, a suscité des expériences nombreuses et intéressantes et a permis d'obtenir des résultats souvent essentiels non seulement pour la physiologie végétale mais aussi pour les sciences agronomiques.

Résumé

L'analyse de près de 200 publications relatives à l'hydrazide maléique (HM) nous a permis de passer en revue et de discuter les propriétés essentielles et le mode d'action de cet inhibiteur. Nous ne retiendrons,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

dans ce résumé, que quelques-unes des observations générales précédemment examinées. L'HM assure la réduction du % de germination des semences, l'inhibition d'allongement des racines et des tiges, la levée de la dominance apicale par arrêt de croissance des bourgeons terminaux, le retard de la floraison et de la fructification. Cet inhibiteur entraîne une diminution de la prolifération des tissus cultivés in vitro, ainsi que du développement de certains organismes inférieurs et provoque d'importants troubles morphologiques, histologiques et cytologiques (substance antimitotique). Cependant sur des organes jeunes et pour de faibles concentrations, l'HM peut entraîner une légère stimulation. Agissant sur la croissance des tissus, l'HM ne cause pas toutefois une modification dans leur teneur en auxines, mais boulverse par contre leur métabolisme. C'est ainsi que cet inhibiteur entraîne une deshydratation des organes, des modifications importantes dans l'accumulation et la dégradation des réserves glucidiques et azotées, un ralentissement dans la biosynthèse des chlorophylles et des caroténoïdes, une diminution caractéristique dans l'intensité des processus respiratoires et, d'une façon générale, la décroissance de l'activité des divers systèmes enzymatiques.

Zusammenfassung

Die Besprechung von nahezu 200 Veröffentlichungen über Maleichydrazid (MH) hat es ermöglicht, die wichtigsten Eigenschaften und die Wirkungsweise dieses Hemmstoffes hervorzuheben. Wir halten in dieser Zusammenfassung nur einige wichtige Befunde fest. MH setzt die Keimungsprozente bei Samen herab, hemmt das Längenwachstum von Wurzeln und Stengeln, hebt die apikale Dominanz auf durch Unterdrückung des Spitzenwachstums, verzögert das Blühen und Fruchten. Der Hemmstoff vermindert die Entwicklung von Gewebekulturen in vitro sowie von gewissen Mikroorganismen, er erzeugt bedeutende morphologische, histologische und zytologische Störungen. Hingegen kann MH bei sehr jungen Organen und in schwachen Konzentrationen leicht fördernd wirken. Der Einfluß des MH auf das Wachstum der Gewebekulturen beruht nicht auf einer Änderung des Wuchsstoffgehaltes, sondern auf einer völligen Störung des Stoffwechsels. Der Hemmstoff bewirkt die Entquellung der Organe, starke Veränderungen in der Speicherung und im Abbau der Kohlehydrat- und Eiweißreservestoffe, die Verlangsamung der Biosynthese von Chlorophyllen und Carotinen, eine charakteristische Verminderung der Intensität der Atmungsvorgänge und — ganz allgemein — eine Abschwächung der Tätigkeit der Enzymsysteme.

Summary

The analysis of about 200 publications dealing with maleic hydrazide (MH) has enabled us to review and discuss the essential properties

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

and functioning of this inhibitor. In the present summary, we shall only be concerned with some of the most general observations which have already been discussed. MH ensures the reduction of the germination percentage of the seeds, the inhibition of root and stem growth, the supression of apical dominance trough hinderance of terminal bud growth, the delaying of the flowering and fructification processes. This inhibitor causes a slackening in tissues proliferation when cultivated i n v i t r o as well in the development of certain organisms of the lower sort and provokes important morphological, histological and cytological troubles (antimitotical substance). However, on younger organs and in weak concentrations, MH may produce a slight stimulation. Acting on the growth of tissues, MH does not entail a modification in their auxins percentage but upsets altogether their metabolism. Thus does this inhibitor produce a general dehydratation of the organs, notable changes in the accumulation and degradation of glucidic and azotated stocks, a slackening in chorophyll and carotenoid bio-synthesis, a characteristic diminution of intensity in respiratory processes and, in a general way, the decrease of the activity of several enzymatic systems.

Bibliographie

1. ABERG, B. On the interaction of 2-, 3-, 5-tri-iodobenzoic acid and maleic hydrazide with auxins. Physiol. Plantarum, 6, 277, 1953.
2. ANDREAE, W. A. The effect of scopoletin and maleic hydrazide on indoleacetic acid oxidation. Mimeo Abstr. Amer. Soc. Plant Physiol. Meeting Ithaca, N. Y., 1952.
3. — The effect of maleic hydrazide on indoleacetic acid oxidase activity and growth Congr. intern. bot., 8, 11, 151, 1954.
4. — & ANDREAE, S. R. Studies on indoleacetic acid metabolism. I. The effect of methyl umbelliferone, maleic hydrazide and 2,4-D on indoleacetic acid oxidation. Canad. J. Bot., 31, 426, 1953.
5. ARNDT, F. Tautomerism and the aromatic character of cyclic carboxamides. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, A, 9, 19, 1944.
6. — LOEWE, L. & ERGENER, L. Problems concerning the precise structure of cyclic carboxamides. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, A, 13, 103, 1948.
7. BARNARD, E. E. & WARDEN, R. L. The effect of maleic hydrazide on various vegetable crops. Proc. North Central Weed Contr. Conf. USA, 145, 1950.
8. BEACH, R. G. & LEOPOLD, A. C. The use of maleic hydrazide to break apical dominance of *Chrysanthemum morifolium*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 61, 543, 1953.
9. BERTOSSI, F. L'idrazide maleica come fitormone. Atti Ist. bot. Univ. Pavia, 8, 155, 1950.
10. — Antagonisti di crescita sintetici nel campo della soltura dei tessuti. Atti Ist. bot. Univ. Pavia, 10, 297, 1954.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

11. — & CAPOZZI, A. Azione della idrazide maleica sul tessuti vegetali in vitro. Nuov. Giorn. bot. ital., 58, 184, 1951.
12. — — Azione della idrazide maleica sulla callogenesi di tessuti vegetali in vitro. Boll. della Soc. ital. di Biol. sper., 28, 1117, 1952.
13. — & ZANCHI, M. T. Interazione tra acido indolacetico e idrazide maleica nella rizogenesi. Atti Ist. bot. Univ. Pavia, 10, 329, 1954.
14. BOURRIQUET, R., CORIS, A. & MULLER, P. Action comparée de l'acide a-naphtylacétique et de son hydrazide sur la croissance et la composition glucidique de souches de tissu de carotte cultivé in vitro. C. R. Soc. Biol., 146, 1894, 1952.
15. BURLESON, C. A. & HUBBARD, J. L. Cotton defoliation in lower Rio Grande Valley. Texas Agr. Exp. Sta. Progress Rep., 1397, 1951.
16. BURR, G. O. Light, temperature and chemical factors affecting the flowering of Sugarcane. Congr. intern. bot., 8, 11, 345, 1954.
17. BYNUM, W. M. The effect of maleic hydrazide on the growth of *Citrus* seedlings. Proc. Rio Grande Valley, Hort, Inst., 1952, 58, 1954.
18. CHADWICK, L. G., MILLER, R. & ERSKINE, D. Prevention of fruit formation on some ornamental trees. Proc. Amer. Soc. hort. Sci., 58, 308, 1951.
19. CHOUDHRI, R. S. & BHATNAGAR, V. B. Preventing of premature bolting in onions following maleic hydrazide treatment. Proc. Indian Acad. Sci., B, 37, 14, 1953.
20. — & — Effectiveness of maleic hydrazide as a growth inhibitor. J. Sci., Research Banaras Hindu Univ., 3, 86, 1953.
21. — & — Effects of maleic hydrazide on growth, bolting behavior and keeping quality of indian radish. Proc. indian Acad. Sci., B, 39, 1, 1954.
22. — & — Response of lettuce (*Lactuca sativa*) to spraying with maleic hydrazide. Ref. ZUKEL 1953; voir 183!
23. CIFERRI, R. Inibizione della fioritura del tabacco da parte dell'idrazide maleica. Nota preliminare. Il Tabacco, 55, 307, 1951.
24. — Prime prove circa l'impiego dell'idrazide maleica nella conservazione delle barbietole. Industr. saccar. ital., 46, 186, 1953.
25. — Inibizione della germogliazione di tuberi di patata e bulbi di cipolla a mezzo dell'idrazide maleica. Atti Ist. Bot. Univ. Pavia, 10, 155, 1953.
26. — Prime conferme circa l'impiego dell'idrazide maleica nella conservazione delle barbietole. Atti Ist. bot. Univ. Pavia, 10, 179, 1953.
27. COMPTON, W. The effects of maleic hydrazide on growth and cell division in *Pisum sativum*. Bull. Torrey bot. Club., 79, 205, 1952.
28. CRAFT, A. S., CURRIER, H. B. & DAY, B. E. Responses of several crop plants and weeds to maleic hydrazide. Hilgardia, 20, 57, 1950.
29. CURRIER, H. B. & CRAAT, A. S. Maleic hydrazide, a selective weed killer. Science, 111, 152, 1950.
30. — DAY, B. E. & CRAFT, A. S. Some effects of maleic hydrazide on plants. Bot. Gaz., 112, 272, 1951.
31. CURTIS, O. F. Jr. Maleic hydrazide for grass control in fruit planting. Proc. North Eastern Weed Contr. Conf., USA, 115, 1951.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

32. Darlington, C. D. & McLeish, J. Action of maleic hydrazide on the cell. Nature, 167, 407, 1951.
33. Daste, Ph. Action de l'hydrazide maléique sur le développement de l'*Azotobacter* et du *Cytophaga*. C. R. Soc. Biol., 146, 849, 1952.
34. Denisen, E. L. Response of Kennebee potatoes to maleic hydrazide. Proc. Amer. Soc. hort. Sci., 62, 411, 1953.
35. — & Haber, E. S. Maleic hydrazide on sweet corn. Proc. North. Central Weed Contr., USA, 147, 1950.
36. Deysson, G. Sur les divers types d'action antimitotique. Congr. intern. bot., 8, 9, 13, 1954.
37. — & Deysson, M. Recherche sur le mécanisme biochimique de l'action des poisons mitotiques. I. Un apport extérieur d'uracile peut-il s'opposer à l'action mitostatique exercée par le barbital, l'antipyrine et l'hydrazide maléique. C. R. Soc. Chim. Biol., 35, 1209, 1953.
38. — & Rollen, A. Sur l'action antimitotique de l'hydrazide maléique. C. R. Acad. Sc., 233, 820, 1951.
39. Dona Dalle Rose, A. Valore pratico di inibizione vegetative su barbabietole da parte di idrazide maleica e ftalica. Atti Con. Naz. Studio Barb. da zucchero, 15, 217, 1952.
40. — & Dalmonte Casoni, P. Sul trattamento con idrazide maleica alla barbabietole in vegetazione con particolare riguardo alla loro conservazione in cumuli. Ann. Sperim. agraria, 8, 1521, 1954.
41. Engel, R. E. & Ahlgren, G. H. Effects of maleic hydrazide on turf grasses. Agron. J. 42, 461, 1950.
42. Ergle, D. R. & McIlrath, W. J. Responses of the cotton plants to late and localized applications of maleic hydrazide. Bot. Gaz., 114, 114, 1952.
43. Erickson, L. C., Brannaman, B. L., Hield, H. Z. & Miller, M. D. Responses of orange and grapefruit trees to maleic hydrazide. Bot. Gaz., 114, 122, 1952.
44. — & Prece, C. Some effects of maleic hydrazide on sugar beet plants. Amer. J. Bot., 37, 657, 1950.
45. Eskew, E. B. & Willard, C. J. Maleic hydrazide on corn. Proc. North Central Weed Contr. Conf., USA, 187, 1950.
46. — & — Maleic hydrazide on soybeans, millet and rape. Ibid., 187, 1950.
47. Ezel, B. D. & Wilcox, M. S. Physiological and biochemical effects of maleic hydrazide on pre and post harvest behavior of sweet potatoes. J. Agr. Food. Chem., 2, 513, 1954.
48. Ferris, H. M. The effect of maleic hydrazide in delaying flowering and fruiting. Ann. Rep. Agr. and Hort. Research Sta. Long Ashton, 1951, 40, 1952.
49. Fillimore, R. H. The control of plant development with maleic hydrazide. Arnoldia, 10, 33, 1950.
50. Fischnisch, O. & Patzold, C. Wachs- und Entwicklungsbeeinflussung der Kartoffel durch den Hemmstoff Maleicsäure-hydrazid. Angewandte Bot., 28, 41, 1954.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

51. FRANKLIN, E. W. & THOMPSON, N. R. Some effect of maleic hydrazide on stored potatoes Amer. Potato J., 30, 289, 1953.
52. GAUTHERET, R. J. Recherches sur l'action de l'hydrazide maléique sur le développement des cultures de tissus de carotte et d'endive. C. R. Soc. Biol., 146, 859, 1952.
53. — Recherches sur l'action combinées de l'hydrazide maléique et de l'acide indolacétique sur les cultures de tissus de Topinambour. C. R. Acad. Sc., 234, 2218, 1952.
54. — Recherches anatomiques sur la structure des tissus de rhizomes de Topinambour et d'hybrides de Soleil et de Topinambour. Rev. gen. Bot., 60, 129, 1953.
55. GORIS, A. & BOURRIQUET, R. Action de l'hydrazide maléique sur les tissus de carotte cultivés in vitro. Bull. Soc. Chim. Biol., 35, 1401, 1953.
56. GOODMAN, A. An antihormone, maleic hydracide. World Crops, 5, 76, 1953.
57. GREULACH, V. A. Maleic hydrazide as a plant growth inhibitor. Jour Elisha Mitchell Sci. Soc., 66, 127, 1950.
58. — Growth inhibition and injury of plants by maleic hydrazide. Texas J. Sc., 2, 219, 1950.
59. — The effect of maleic hydrazide on tomato plants in relation to their age and the time of treatment. Plant Physiol., 26, 848, 1951.
60. — The effect of various concentrations of maleic hydrazide on tomatoes and etiolated bean plants. Texas J. Sc., 3, 322, 1951.
61. — Effects on plant growth of some compounds with structural similarities to maleic hydrazide. Science, 117, 601, 1953.
62. — Notes on the starch metabolism of plants treated with maleic hydrazide. Bot. Gaz. 114, 480, 1953.
63. — & ATCHISON, E. Inhibition of growth and cell division in onion roots by maleic hydrazide. Bull. Torrey bot. Club., 77, 262, 1950.
64. — & — Inhibition of mitosis in bean buds by maleic hydrazide. Bot. Gaz., 114, 478, 1953.
65. — & HASELOOP, J. G. Some effects of maleic hydrazide on internode elongation, cell enlargement and stem anatomy. Amer. J. Bot., 41, 44, 1954.
66. —, MCKENZIE, J. & STACY, E. M. Effect of maleic hydrazide on the embryonic and larval growth of three amphibians. Biol. Bull., 101, 285, 1951.
67. GRIESEL, W. O. Retardation of maturation of *Magnolia* flowers by maleic hydrazide. Science, 119, 843, 1954.
68. GRISBY, B. H. Reduction of seed formation in common milweed, *Asclepias syriaca* by maleic hydrazide. Proc. North. Central Contr. Conf., USA, 142, 1951.
69. GUYER, R. B. & KRAMER, A. Objective measurements of quality of raw and processed snap beans as affected by maleic hydrazide and para-chlorophenoxyacetic acid. Proc. Amer. Soc. hort. Sci., 58, 263, 1951.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

70. Hall, W. C. The effect of sucrose and maleic hydrazide on the chemical defoliation and inhibition of second growth of cotton. Texas Agr. Exp. Sta. Progress Report, 1356, 1951.
71. Harris, W. D. & Schoene, D. L. 1,2-Dihydropyridazine-3,6-dione. Br. USA. (2. 575. 954), 20. nov. 1951.
72. Highlands, M. E., Licciardello, J. J. & Cunningham, C. E. Reducing sugar content of maine-grown potatoes treated with maleic hydrazide. Amer. Potato J., 29, 225, 1952.
73. Hoagland, A. R., Elliott, F. C. & Rasmussen, L. W. Some histological and morphological effects of maleic hydrazide on a spring Wheat. Agron. J., 45, 468, 1953.
74. Hoffmann, O. L. Corn detasseling with maleic hydrazide, Ref. Zukel 1952; voir 183!
75. — & Schoene, D. L. Maleic hydrazide, a unique growth regulant Mimeo Naugatuck Chemical Division, US, Rubber Company, 1949.
76. Holmes, A. D., Spelman, A. F. & Wetherbee, R. T. Composition of butternut squashes from vines treated with maleic hydrazide Food Res., 19, 293, 1954.
77. Hubbard, W. H. & Rowland, L. Results of field plot experiment with maleic hydrazide in 1950 and 1951. — Ref. Zukel 1952; voir 183!
78. Isenberg, F. M. R., Odland, M. L., Popp, H. W. & Jensen, C. O. The effect of maleic hydrazide on certain deshydrogenases in tissues of onion plants. Science, 113, 58, 1951.
79. — Jensen, C. O. & Odland, M. L. Effect of maleic hydrazide on the respiration of mature onion bulbe. Science, 120, 464, 1954.
80. Jacson, H. Some effects of maleic hydrazide on certain physiological responses of celery (Apium graveolens). Dissert. (No. 4696), Michigan State Coll., 1952.
81. Johannesen, G. A. & Oebker, N. New treatment promise control of onion sprouting. Farm. Res., 17, 12, 1951.
82. Johnson, B. J. & Buchholtz, K. P. Use of maleic hydrazide to antagonize proliferation and rooting of soybean stems induced by 2, 4, D. Proc. North. Central Weed Contr. Conf. USA, 180, 1951.
83. Josephson, L. M. Effect of maleic hydrazide in delaying flowering in corn. Agron. J., 43, 404, 1951.
84. Kennard, W. C., Tukey, L. D. & White, D. G. Maleic hydrazide to delay blossoming of fruits. Pennsylvania Agr. Exp. Sta. Progress Report., 52, 1951.
85. — — — Further studies with maleic hydrazide to delay blossoming of fruits. Proc. Amer. hort. Sci., 58, 26, 1951.
86. Kennedy, E. J. & Smith, W. Response of the poloto to field application of maleic hydrazide. Amer. Poloto J. 28, 701, 1951.
87. Klein, R. M. & Klein, D. T. Effect of maleic hydrazide on inhibition and development of tomato crown-gall tumor. Amer. J. Pot., 39, 777, 1952.
88. — & Leopold, A. C. The effects of maleic hydrazide on flower initiation. Plant Physiol., 28, 293, 1953.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

89. KNOTT, J. E. Report made on plant growth inhibitor. Agric. Chem., 5, 53, 1950.
90. — Use of maleic hydrazide for controlling the growth of *Pyracantha* hedge. Proc. Amer. Soc. hort. Sci., 55, 504, 1950.
91. KOSAR, W. F. & THOMPSON, R. C. Some effects of maleic hydrazide on the growth of lettuce. — Ref. ZUKEL 1952; Voir 183!
92. KULESCHA, Z. Action de l'hydrazide maléique sur la prolifération des tissus de Crown-gall de Scorsonère et sur leur teneur en auxine. C. R. Acad. Sc., 236, 958, 1953.
93. — Action de l'hydrazide maléique sur l'élaboration d'auxine par les tissus de Topinambour in vitro en présence de substances de division. C. R. Acad. Sc., 238, 1060, 1954.
94. — Action de l'hydrazide maléique sur la teneur en auxine des tissus de Topinambour cultivés en présence de diverses substances de division. Acta bot. neerl., 4, 404, 1955.
95. LANGER, C. A. Effect of maleic hydrazide on the thinning of peaches during three successive years. Michigan State Coll. Agric. Expt. Sta., Bull., 35, 209, 1952.
96. LEOPOLD, A. C. & KLEIN, W. H. Maleic hydrazide as an anti-auxin in plants. Science, 114, 9, 1951.
97. — — Maleic hydrazide as an anti-auxin. Physiol. Plant., 5, 91, 1952.
98. LEVI, E. & CRAFTS, A. S. Toxicity of maleic hydrazide in California soils. Hilgardia, 21, 431, 1952.
99. LINDER, P. J. Absorption of some new herbicides by plants. Proc. North. Eastern Weed. Contr. Conf. N. Y., 7, 1951.
100. LONGCHAMP, R. & GAUTHERET, R. J. Recherches sur la conservation des pommes de terre par l'hydrazide maléique. Ann. agron., 2, 207, 1954.
101. — — Recherches sur l'inhibition du développement de l'osier par l'hydrazide maléique et l'acide naphtalène-acétique. Rev. gen. Bot., 62, 689, 1955.
102. McILRATH, W. J. Response of the cotton plant to maleic hydrazide. Amer. J. Bot., 37, 816, 1950.
103. MANIL, P. & STRASZEWSKA, Z. Action de l'hydrazide maléique sur les tumeurs du Crown-Gall. Bull. Inst. Agron. Gembloux, 20, 128, 1952.
104. MARRE, E. Interaction between auxin and antiauxin at the level of dehydrogenase activity in vivo and in vitro. Congr. intern. bot., 8, 11, 175, 1954.
105. — Interazione tra auxine e antiauxine a livello della actività deidrogenasica in vitro. Rend. Acc. Naz. Lincei, 15, 433, 1954.
106. MARGOT, L. Recherches cyto-histo-physiologiques sur les racines du *Lens culinaris*, traitées par l'acide b-indolylacétique et l'hydrazide maléique. Thèse Univ. Lausanne, 1955.
107. MARSHALL, E. R. & SMITH, O. Maleic hydrazide as a sprout inhibitor for potatoes. Bot. Gaz., 112, 329, 1951.
108. MIKKELSON, D. S., GRIFFITH, R. B. & RIRIE, D. Sugar beet response to maleic hydrazide. Agron. J., 44, 533, 1952.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

109. MILLER, R. R. & ERSKINE, D. Some effects of maleic hydrazide on the flowering of *Gingko*. (Ce titre a été traduit). Proc. 25th Meet. Tree Conf. USA, 88, 1949.
110. MODLIBOWSKA, I. & RUXTON, J. P. The effect of maleic hydrazide on the spring frost resistance of the Malling exploit raspberry. J. Hort. Sci., 29, 184, 1954.
111. MOORE, R. H. Several effects of maleic hydrazide on plants. Science, 112, 52, 1950.
112. — Ibid. Amer. Soc. Plant Physiol., Minneapolis, 28, 1951.
113. MUNGER, H. M. Onion hybrids and varieties. Ann. Rept. Vegetable Growers Assoc. Amer., 49, 1951.
114. NAYLOR, A. W. Observations on the effects of maleic hydrazide on flowering of tobacco, maize and cocklebur. Proc. Nat. Acad. Sci., 36, 230, 1950.
115. — Accumulation of sucrose in maize following treatment with maleic hydrazide. Arch. Biochem. Biophys., 33, 340, 1951.
116. — & DAVIS, E. A. Some effects of maleic hydrazide on growth and respiration of representative mono and dicotyledons. Mimeo Abstr. Amer. Soc. Plant Physiol., 24th Meeting N. Y., 1949.
117. — — Maleic hydrazide as a plant growth inhibitor. Bot. Gaz., 112, 112, 1950.
118. — — Respiration response of root tips to maleic hydrazide. Bull. Torrey bot. Club., 78, 73, 1951.
119. NETIEN, G. & BRIFFAZ, M. Recherches sur l'hydrazide maléique, inhibiteur de croissance. Bull. Soc. linn. Lyon., 20, 179, 1951.
120. NICKELL, L. G. Effect of maleic hydrazide on normal and atypical growth of *Rumex acetosa*. Amer. J. Bot., 40, 1, 1953.
121. — & ENGLISH, A. R. Effect of maleic hydrazide on soil bacteria and other microorganisms. Weeds, 2, 190, 1953.
122. PATERSON, D. R., ADRIANCE, G. W. BLACKHURST, H. T. & MOHR, H. C. Maleic hydrazide as a sprout inhibitor for sweet potatoes. Science, 119, 507, 1954.
123. — & WITTWER, S. H. Further investigations in the use of maleic hydrazide as a sprout inhibitor for onions. Proc. Amer. Soc. hort. Sci., 62, 405, 1953.
124. — — WELLER, L. E. & SELL, H. M. The effect of preharvest foliar sprays of maleic hydrazide on sprout inhibition and storage quality of potatoes. Plant Physiol., 27, 135, 1952.
125. PETERSEN, E. L. Controlling tobacco sucker growth with maleic hydrazide. Agron. J., 44, 332, 1952.
126. — & NAYLOR, A. W. Metabolic changes in tobacco stem tips accompanying maleic hydrazide treatment and the appearance of frenching symptoms. Physiol. Plant., 6, 816, 1953.
127. PETO, F. H. Effects of pre-harvest sprays of maleic hydrazide on sugar beets. Abstr. Amer. Soc. Sugar. Beet Tech., 4, 1952.
128. PHOUPHAS, C. Action de l'hydrazide maléique sur la teneur en substances glucidiques du tissu libérien de racines de carotte cultivés in vitro. C. R. Acad. Sc., 235, 808, 1952.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

129. PHOUPHAS, C. Action de l'hydrazide maléique sur la teneur en substances glucidiques des tissus de topinambour cultivés in vitro. Bull. Soc. Chim. Biol., 34, 900, 1952.

130. — Action de l'hydrazide maléique sur la croissance et la teneur en substances glucidiques d'une souche de tissus de carotte cultivés in vitro. Bull. Soc. Chim. Biol., 37, 331, 1955.

131. — & GORIS, A. Sur la modification des taux en saccharose et d'inuline sous l'influence de l'hydrazide maléique dans les tissus de topinambour cultivés in vitro. C. R. Acad. Sc., 234, 2002, 1952.

132. PILET, P. E. Etude de l'action de l'hydrazide maléique sur le développement et la teneur en auxines des racines du *Lens culinaris*. C. R. Acad. Sc., 237, 1430, 1953.

133. — Variations de croissance des racines et phénomènes auxiniques. Congr. intern. Bot. 8, 11, 178, 1954.

134. — Rôle de l'hétéroauxine et de l'hydrazide maléique dans la rhizogenèse des pointes de racines de carotte. C. R. Acad. Sc., 239, 1412, 1954.

135. — Action de l'acide b-indolyl-acétique, du DL-tryptophane et de l'hydrazide maléique sur la croissance et la teneur en auxines des racines. Bull. Soc. bot. suisse, 66, 26, 1956.

136. — & MARGOT, L. Application d'hétéroauxine et d'hydrazide maléique, contenues dans de la lanoline, sur les racines du *Lens culinaris* et répercusisons sur leurs croissance, leur rhizogenèse et leur morphologie. Bull. Soc. bot. suisse, 65, 47, 1955.

137. RAO, S. N. & WITTWER, S. H. Some morphological studies of maleic hydrazide induced dormancy in onion and potatoes. — Ref. ZUKEL 1953, voir 183!

138. REHM, S. Male sterile plants by chemical treatment. Nature, 170, 38, 1952.

139. RIRIE, D. & MIKKLESEN, D. S. The effect of maleic hydrazide on sugar beet growth and sucrose content in certain field experiments. Abstr. Amer. Soc. Sugar Beet Tech., 3, 1952.

140. SALCEDO, D. Accion de la hidracina maleica sobre la flor de cacao. Cacao en Colombia, 2, 27, 1953.

141. SARNYGIN, G. A. The effect of maleic hydrazide on growth and frost resistance of lemon seedlings. Doklady Akad. Nauk. SSSR., 411, 1954.

142. SCHOENE, D. L. & HOFFMANN, O. L. Maleic hydrazide, a unique growth regulant. Science, 109, 588, 1949.

143. SCHOPFER, W. H. Les cultures d'organes et leurs applications en physiologie végétale. Act. Soc. helv. Sc. nat., Berne, 61, 1952.

144. — GROB, E. & BESSON, G. Recherches sur les inhibiteurs de la croissance et de la biogenèse des caroténoïdes- II, l'hydrazide de l'acide maléique et l'hydrazide de l'acide isonicotinique. Arch. Sc., 5, 3, 1952.

145. SCHWABE, W. W. Factors controlling flowering in the *Chrysanthemum*. V. Devernalization in relation to high temperature and low light intensity treatments. J. exper. Bot., 6, 435, 1955.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

146. Simons, H. M. Attempts to inhibit sprouting of the sweet potato with growth regulating chemicals. Proc. Amer. Soc. hort. Sci., 59, 426, 1952.

147. Smock, R. M., Edgerton, L. J. & Hoffmann, M. B. Some effects of maleic hydrazide on the softening and respiration of apple fruits. Proc. Amer. Soc. hort. Sci., 58, 69, 1951.

148. — — — Inhibition of the reipening effect of certains auxins on apples with maleic hydrazide. Proc. Amer. Soc. hort. Sci., 58, 184, 1952.

149. Snyder, W. E. Responses of quack grass (*Agropyron repens*) to treatment with maleic hydrazide. Proc. 5 the Meeting North eastern Weed Contr. Conf., NY., 255, 1951.

150. Sossountzov, I. Le développement in vitro des germinations et des prothalles de *Gymnagramme calomelanos* en présence d'hydrazide maléique. Phyton (Argentine), 3, 1, 1953.

151. — Action de l'hydrazide maléique sur le développement in vitro des prothalles de fougères. Croissance des colonies prothalliennes de *Gymnogramme calomelanos*. C. R. Soc. Biol., 147, 211, 1953.

152. — Action de l'hydrazide maléique sur la germination in vitro des spores de *Gymnogramme calomelanos*. C. R. Soc. Biol. 147, 287, 1953.

153. — Action de l'hydrazide maléique sur le développement in vitro des prothalles de fougères. Morphologie des prothalles et proportions des types prothalliens. C. R. Soc. Biol., 147, 605, 1953.

154. — Action de l'hydrazide maléique sur le développement in vitro des prothalles de fougères. Sexualité et dimensions des prothalles cordiformes de *Gymnogramme calomelanos*. C. R. Soc. Biol., 147, 1007, 1954.

155. Stout, M. Two years results evaluating effect of pre-harvest sprays of maleic hydrazide on respiration and spoilage of sugar beets. Abstr. Amer. Soc. Sugar Beet Tech., 4, 1952.

156. Struckmeyer, B. E. The effect of maleic hydrazide on the anatomical structure of croft easter lilies. Amer. J. Bot., 40, 25, 1953.

157. — & Beck, G. E. The effect of maleic hydrazide on the growth and flowering of croft easter lilies. Proc. Amer. Soc. hort. Sci., 59, 542, 1952.

158. Tatum, L. A. & Curme, J. M. Some responses of young corn plants to maleic hydrazid. Plant Physiol., 26, 836, 1951.

159. Thomson, R. Control of lateral growth in flue-cured tabacco by chemicals. Journ. Sci. and Tech. 33, 78, 1952.

160. Turian, G. Action de l'hydrazide maléique sur la croissance d'Allomyces. (En préparation.)

161. Universal crop Protection Ldt. Maleic hydrazide. Techn. Comm., 2, 1, 1952.

162. Watson, D. P. Retardation in cell development in leaf and flower buds of *Phaseolus vulgaris* from foliar applications of maleic hydrazide. Bull. Torrey bot. Club., 79, 235, 1952.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

163. WAYWELL, C. G. & BIBBEY, R. O. Potassium cyanate, PMAS and maleic hydrazide in the control of Crabgrass. Proc. 5th Meeting North eastern Weed Contr. Conf., N. Y., 155, 1951.
164. WENZL, H. Reduction of sugar losses by means of maleic hydrazide. — Ref. ZUKEL 1954, voir 183!
165. WHITE, D. G. Maleic hydrazide. Amer. Fruit Grower, 71, 28, 1950.
166. — Blossoming of fruits delayed by maleic hydrazide. Science, 111, 303, 1950.
167. — Malaic hydrazide. Discovery, 11, 379, 1950.
168. — Aricultural uses for maleic hydrazide. Agric. Chem., 7, 40, 1952.
169. — & KENNARD, W. C. A preliminary report on the use of maleic hydrazide to delay blossoming of fruits. Proc. Amer. Soc. hort. Sci., 55, 147, 1950.
170. — — & TUKEY, L. D. Maleic hydrazide. A plant anesthetic which delays bloom. Amer. Fruit Grower, 71, 44, 1951.
171. WIRWILLE, J. W. & MITCHELL, J. W. Six new plant growth inhibiting compounds. Bot. Gaz., 111, 491, 1950.
172. WITTWER, S. H. & HANSEN, C. M. Maleic hydrazide sprays reduces beet storage losses. Sugar, 46, 1951.
173. — — The reduction of storage losses in sugar beets by preharvest foliage sprays of maleic hydrazide. Agron. J. 43, 340, 1951.
174. — — Progress report on the effects of pre-harvest foliage sprays of maleic hydrazide on storage losses of sugar beets. Amer. Soc. Sugar Beet Tech., 5, 1951.
175 — — Some effects of pre-harvest foliage sprays of maleic hydrazide on the sugar content and storage losses of sugar beets. Amer. Soc. Sugar Beet Tech., 3, 1952.
176. — & PATERSON, O. R. Inhibition of sprouting and reduction of strage losses in onions, potatoes, sugar beets and vegetable drops by spraying plants in the field with maleic hydrazide. Michigan Agric. Exp. Sta. Bull., 34, 3, 1951.
177. — & SCHARMA, R. C. Control of storage sprouting in onions by preharvest foliage sprays of maleic hydrazide. Science, 112, 597, 1950.
178. — —, WELLER, L. E. & SELL, H. M. The effect of preharvest foliage sprays of certain growth regulators on sprout inhibition and storage quality of carrots and onions. Plant. Physiol., 26, 539, 1950.
179. WOOD, P. R. Determination of maleic hydrazide residues in plant and animal tissues. Ann. Chem., 25, 1879, 1953.
180. WURGLER, W. Effet de l'hydrazide maléique sur la germination et la première croissance de quelques végétaux. (En préparation.)
181. ZUKEL, J. W. Information on maleic hydrazide, an experimental selective herbicide and plant growth inhibitor. Maleic hydrazide Inf. Sheet, Naugatuck, Chem. Div. US. Rubber Co., 2, 1950; 1, 1953.
182. — Use of maleic hydrazide as a plant growth inhibitor. Agric. Chem., 5, 5, 35, 1950.
183. — Literature summary on maleic hydrazide US. Rubber Coy. Naugatuck Chem. Intern. Div. N. Y., 1950—1951—1952—1953—1954.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1956

Band/Volume: 6_3_4

Autor(en)/Author(s): Pilet Paul Emile

Artikel/Article: Emploi de lÂ'hydrazide maléique (1,2-dihydropyrazine-3,6-dione) en physiologie végétale. 275-305