



**HAL**  
open science

## Nature des interactions hôte-parasite lors de l'infection par *Cercospora herpotrichoides* Fron de diverses lignées de Triticinées sensibles et résistantes II. - Etude de la respiration des tissus infectés

J. Davy de Virville, F. Moreau, Gérard Doussinault, C. Lance

### ► To cite this version:

J. Davy de Virville, F. Moreau, Gérard Doussinault, C. Lance. Nature des interactions hôte-parasite lors de l'infection par *Cercospora herpotrichoides* Fron de diverses lignées de Triticinées sensibles et résistantes II. - Etude de la respiration des tissus infectés. *Agronomie*, 1981, 1 (8), pp.695-700. hal-02725311

**HAL Id: hal-02725311**

<https://hal.inrae.fr/hal-02725311>

Submitted on 2 Jun 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Nature des interactions hôte-parasite lors de l'infection par *Cercospora herpotrichoides* Fron de diverses lignées de Triticinées sensibles et résistantes

## II. - Etude de la respiration des tissus infectés

Jacques DAVY de VIRVILLE(\*), François MOREAU(\*), Gérard DOUSSINAULT(\*\*) & Claude LANCE(\*)

(\*) Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Biologie végétale IV, 12 rue Cuvier, F 75005 Paris.

(\*\*) I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes, Centre de recherches de Rennes, Domaine de la Motte-au-Vicomte, B.P. 29, F 35650 Le Rheu.

### RÉSUMÉ

*Cercospora herpotrichoides*,  
Piétin-verse,  
Résistance,  
Parasitisme,  
Respiration,  
Triticinées.

Une étude de l'influence du champignon pathogène *Cercospora herpotrichoides* Fron, agent du piétin-verse, sur le métabolisme respiratoire des tissus infectés a été effectuée en utilisant diverses Triticinées sensibles ou résistantes à la maladie. Le matériel expérimental comportait deux variétés de blé tendre (*Triticum aestivum* L.), « Moisson » et « Cappelle », sensibles à la maladie, une lignée résistante « VPM » (*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) × Marne<sup>3</sup>, ainsi qu'une lignée « Vent 11 » d'*Aegilops ventricosa* Tausch. très résistante au piétin-verse. Les parties infectées de plantules âgées de 9 semaines ont été prélevées 8 semaines après l'infection. La respiration du champignon a été également mesurée.

Dans toutes les lignées, indépendamment de leur caractère de sensibilité ou de résistance, les teneurs des tissus en eau et en azote protéique sont extrêmement voisines. Par contre, quel que soit le critère de référence retenu (matière fraîche, matière sèche, azote protéique), l'intensité respiratoire des lignées résistantes est légèrement supérieure à celle des lignées sensibles.

En présence du pathogène, dans toutes les lignées, on observe une faible augmentation des teneurs en eau, alors que les teneurs en azote protéique demeurent pratiquement constantes. La respiration des variétés résistantes est nettement inhibée en présence de l'agent pathogène, alors que celle des variétés sensibles n'est que très peu inhibée (« Moisson ») ou même légèrement stimulée (« Cappelle »). Ces résultats ont été interprétés par comparaison avec les modifications cytologiques et ultrastructurales induites dans les tissus par la présence du champignon.

### SUMMARY

*Cercospora herpotrichoides*,  
Eyespot disease,  
Resistance,  
Parasitism,  
Respiration,  
Triticinae.

*Host-parasite relationships during the infection of various lines of Triticineae susceptible or resistant to Cercospora herpotrichoides* Fron. II. *Respiration of infected tissues*

A study of the effect of the pathogen *Cercospora herpotrichoides* Fron, the eyespot disease agent, on the host respiratory metabolism was carried out using various resistant or susceptible lines of *Triticineae*. Two lines of susceptible soft wheat (*Triticum aestivum* L.), « Moisson » and « Cappelle », one resistant line « VPM » (*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) × Marne<sup>3</sup> and a strongly resistant line of *Aegilops ventricosa* Tausch., « Vent 11 », were used for this study. The infected parts of nine week-old plantlets were studied eight weeks after infection. The pathogen respiration was also measured.

In all varieties, whether resistant or susceptible, the water and protein nitrogen contents were very similar. However, the respiratory activity was slightly higher in resistant than in susceptible varieties (on a fresh weight, dry weight or protein nitrogen basis).

When infected by the pathogen, all varieties showed a slight increase in their water contents whereas protein nitrogen contents remained rather stable. The respiration of the resistant varieties was markedly inhibited in the presence of the pathogen, while that of the susceptible varieties was either poorly inhibited (« Moisson ») or even slightly stimulated (« Cappelle »). These results were interpreted by comparison with the effects of the pathogen on the ultrastructure of the host cells.

### I. INTRODUCTION

Jusqu'à ces dernières années, les études concernant la maladie du piétin-verse, causée par le champignon *Cercospora herpotrichoides* Fron, ont été principalement orien-

tées vers la création de lignées possédant un haut niveau de résistance (MAIA, 1967 ; DOUSSINAULT, 1973 ; DOUSSINAULT *et al.*, 1974 ; DOSBA & DOUSSINAULT, 1978 ; JAHIER *et al.*, 1978). Quelques études cytologiques ont cependant tenté de décrire les modifications ultrastructurales associées

à la pénétration du champignon dans les gaines foliaires de plantules de blé infectées (DEFOSSE & DEKEGEL, 1974 ; FEHRMANN & MENDGEN, 1975 ; RASSEL, 1974). Par contre, aucune étude de caractère physiologique n'a encore été consacrée à ce sujet.

Le moyen le plus direct d'aborder le problème consiste à examiner si le métabolisme respiratoire des tissus est perturbé par la présence du champignon. Cette étape est indispensable avant d'entreprendre l'étude de modifications plus ponctuelles. Le but de ce travail a donc été de mesurer l'influence du parasite sur la respiration des tissus infectés. Afin d'obtenir une vue d'ensemble du phénomène, diverses lignées de Triticinées sensibles ou résistantes au pathogène ont été utilisées. De plus, cette étude a été menée en parallèle avec une étude des modifications ultrastructurales subies par les tissus au cours de la pathogénèse (GUILLOT-SALOMON & DOUSSINAULT, 1981) dans le but d'établir une corrélation entre les altérations ultrastructurales et les modifications physiologiques éventuellement induites par le pathogène.

## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### A. Matériel et techniques de culture

Quatre lignées de Triticinées ont été sélectionnées d'après leur niveau de résistance au piétin-verse : deux variétés de blé tendre *Triticum aestivum* L. ssp. *vulgare*, l'une « Moisson », très sensible, et l'autre « Cappelle », qui présente une moindre sensibilité à la maladie, une lignée « VPM », obtenue à partir du croisement (*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) × Marne<sup>3</sup> (MAIA, 1967), qui présente un niveau de résistance supérieur à celui jusqu'alors connu chez les blés, enfin une lignée d'*Aegilops ventricosa* Tausch., « n° Vent 11 », particulièrement résistante.

Les techniques de culture et d'inoculation des plantules ont été décrites dans un article précédent (GUILLOT-SALOMON & DOUSSINAULT, 1981). L'infection des plantules est réalisée au moyen de manchons de paille de 1,5 cm de longueur, colonisés par une souche virulente de *C. herpotrichoides* et placés à la base des coléoptiles.

### B. Mesure de l'intensité respiratoire

Les plantules sont nettoyées délicatement, notamment dans la région infectée, en prenant soin de conserver la première gaine rendue fragile par suite de l'infection. Des segments d'environ 1 cm sont alors prélevés dans la zone infectée et leur respiration est immédiatement mesurée à l'aide de la technique manométrique de Warburg (UMBREIT *et al.*, 1957). Les mesures sont effectuées à l'obscurité et à la température relativement basse de 15 °C, dans des fioles de Warburg d'un volume de 15 ml environ renfermant de 15 à 30 segments de plantules. Après équilibrage de la température, les mesures sont poursuivies durant 60 à 90 mn. Trois à 5 fioles sont utilisées par variété étudiée. L'expérience a été répétée 3 fois. Au total, 190 à 270 plantules ont été utilisées pour chaque condition étudiée.

### C. Mesure de l'intensité respiratoire du champignon

Le champignon est cultivé à 20 °C en boîte de Petri sur milieu gélosé additionné d'extrait de malt à des concentrations variables (2, 5 et 10 p. 100). Les mesures d'intensité respiratoire sont effectuées périodiquement au cours de la

croissance du champignon. Pour réaliser ces mesures, des disques de gélose, dont le diamètre correspond au territoire colonisé par le champignon, sont découpés dans la boîte de Petri et placés dans des fioles de Warburg d'un modèle spécial (volume : 60 ml). De cette manière, la respiration des hyphes aériennes et des hyphes présentes dans le milieu gélosé peut être mesurée sans qu'aucun traumatisme n'affecte le champignon.

### D. Expression des résultats

Les intensités respiratoires sont rapportées au g de matière fraîche (QO<sub>2</sub> MF), au g de matière sèche (QO<sub>2</sub> MS), après dessiccation du matériel à 105 °C, et au mg d'azote protéique (QO<sub>2</sub> NP), après dosage de l'azote par minéralisation et nesslerisation (LANCE, 1963). Seul, ce dernier mode d'expression est utilisé dans le cas du champignon.

## III. RÉSULTATS

### A. Caractéristiques des plantes saines

La mesure de l'influence du parasite sur les tissus infectés ne pouvait se faire que par la comparaison avec du matériel sain cultivé dans les mêmes conditions (plantules âgées de 9 semaines). Une étude préalable de ce matériel assez divers a donc été effectuée en mesurant un certain nombre de paramètres caractéristiques.

Ainsi, l'hydratation des tissus a été appréciée par la mesure du rapport poids de matière fraîche/poids de matière sèche (MF/MS). La teneur en protéines des tissus a été estimée par la quantité d'azote protéique présente rapportée au mg de matière sèche (NP/MS) et, enfin, l'intensité respiratoire a été mesurée par rapport à 3 critères différents, matière fraîche, matière sèche et azote protéique. Les résultats de cette étude sont rapportés dans le tableau 1.

Ce tableau montre que les rapports MF/MS des tissus sont très semblables dans tous les matériels étudiés, correspondant à des teneurs en eau sensiblement équivalentes à 90 p. 100 du poids de matière fraîche. De même, les teneurs en azote protéique sont, d'une part, remarquablement homogènes et, d'autre part, relativement élevées en valeur absolue pour un tissu végétal, puisque ces chiffres correspondent à des teneurs en protéines de l'ordre de 20 p. 100 par rapport au poids de matière sèche et de 2 p. 100 par rapport au poids de matière fraîche. Pour ces 2 paramètres, on ne trouve donc aucune différence entre lignées sensibles et résistantes, malgré la diversité de leurs origines.

En ce qui concerne l'intensité respiratoire, les lignées résistantes semblent être globalement plus actives que les lignées sensibles. Toutefois, sur la base du poids de matière fraîche, les écarts ne dépassent pas 35 p. 100 dans les cas extrêmes (« Cappelle » et « Vent 11 »). Sur la base du poids de matière sèche et de l'azote protéique, ces variations sont même atténuées.

### B. Influence de l'infection par le champignon

Les résultats obtenus sur des plantules de 9 semaines ayant été en contact avec le champignon pendant 8 semaines sont rapportés dans le tableau 2. Le tableau 3 permet de plus une comparaison plus aisée, car il exprime directement l'effet de la présence du parasite par le rapport des valeurs du tableau 2 à celles du tableau 1. Des effets stimulateurs ou

TABLEAU 1

*Hydratation, teneur en azote protéique et intensité respiratoire de diverses Triticinées sensibles ou résistantes au piétin-verse*  
*Water content, protein nitrogen content and respiratory rates of various Triticineae susceptible or resistant to eyespot disease*

Matériel	Hydratation MF/MS <sup>(1)</sup>	Azote protéique NP/MS <sup>(2)</sup>	Intensité respiratoire <sup>(3)</sup>		
			QO <sub>2</sub> MF	QO <sub>2</sub> MS	QO <sub>2</sub> NP
Lignées sensibles :					
« Moisson »	11,10	32,6	129	1436	44
« Cappelle »	10,35	35,6	110	1140	32
Lignées résistantes :					
« VPM »	9,85	33,6	150	1475	44
« Vent 11 »	10,57	33,7	148	1562	44

<sup>(1)</sup> Rapport du poids de matière fraîche au poids de matière sèche.

<sup>(2)</sup> mg d'azote protéique par g de matière sèche.

<sup>(3)</sup> µl O<sub>2</sub> par heure et par g de matière fraîche (QO<sub>2</sub> MF), par g de matière sèche (QO<sub>2</sub> MS) et par mg d'azote protéique (QO<sub>2</sub> NP).

TABLEAU 2

*Hydratation, teneur en azote protéique et intensité respiratoire de diverses Triticinées sensibles ou résistantes au piétin-verse ayant été soumises au contact de Cercospora herpotrichoides pendant 8 semaines*

*Water content, protein nitrogen content and respiratory rates of various Triticineae susceptible or resistant to eye-spot disease 8 weeks after infection by Cercospora herpotrichoides*

Matériel	Hydratation MF/MS <sup>(1)</sup>	Azote protéique NP/MS <sup>(2)</sup>	Intensité respiratoire <sup>(3)</sup>		
			QO <sub>2</sub> MF	QO <sub>2</sub> MS	QO <sub>2</sub> NP
Lignées sensibles :					
« Moisson »	11,54	33,2	111	1278	38
« Cappelle »	11,38	33,5	116	1311	39
Lignées résistantes :					
« VPM »	11,33	33,3	108	1224	37
« Vent 11 »	11,10	29,7	98	1077	34

<sup>(1)</sup> Rapport du poids de matière fraîche au poids de matière sèche.

<sup>(2)</sup> mg d'azote protéique par g de matière sèche.

<sup>(3)</sup> µl O<sub>2</sub> par heure et par g de matière fraîche (QO<sub>2</sub> MF), par g de matière sèche (QO<sub>2</sub> MS) et par mg d'azote protéique (QO<sub>2</sub> NP).

TABLEAU 3

*Influence de la présence du parasite sur les propriétés physiologiques des tissus de l'hôte, exprimée par le rapport entre les mesures effectuées sur les plantes infectées et sur les plantes saines*

*Effect of the pathogen on the physiological properties of the host tissues, expressed as the ratios of measurements performed on infected plants versus measurements on control plants*

Matériel	Hydratation <sup>(1)</sup>	Azote protéique	Intensité respiratoire		
			QO <sub>2</sub> MF	QO <sub>2</sub> MS	QO <sub>2</sub> NP
Lignées sensibles :					
« Moisson »	1,04	1,02	0,86	0,89	0,87
« Cappelle »	1,10	0,94	1,05	1,15	1,22
Lignées résistantes :					
« VPM »	1,15	0,99	0,72	0,83	0,84
« Vent 11 »	1,05	0,88	0,66	0,69	0,78

<sup>(1)</sup> Les valeurs de ce tableau sont les quotients des valeurs du tableau 1 par celles du tableau 2.

inhibiteurs se traduisent respectivement par des valeurs supérieures ou inférieures à 1.

En ce qui concerne l'hydratation des tissus, l'infection par le champignon parasite semble se traduire par une légère augmentation de la teneur en eau chez toutes les lignées étudiées.

Les teneurs en azote protéique demeurent remarquablement constantes. Elles ne subissent une diminution, de peu d'importance (12 p. 100), que dans le cas de la lignée la plus résistante (« Vent 11 »).

Quant à l'intensité respiratoire exprimée par rapport au poids de matière fraîche, elle subit en général une diminu-

tion assez significative, allant jusqu'à 34 p. 100, sauf pour la lignée « Cappelle » où elle demeure pratiquement sans changement. Le phénomène est plus marqué chez les lignées résistantes que chez les lignées sensibles particulièrement chez « Vent 11 ». Par rapport aux autres critères, cette diminution relative est cependant moins importante. Enfin, dans le cas de la lignée « Cappelle », une légère stimulation de l'intensité respiratoire peut même être observée.

La baisse quasi générale de l'intensité respiratoire pouvait toutefois être attribuée à une cause autre que la présence du champignon. En effet, la technique d'inoculation comportant la pose d'un manchon cylindrique (fragment de paille de blé infecté) autour des gaines foliaires de la jeune plantule, celui-ci risquait d'introduire des conditions locales de relative anoxie qui auraient pu expliquer les résultats précédents.

Une expérience de contrôle a donc été réalisée en substituant des manchons stériles aux manchons infectés. Avec de légères fluctuations, les résultats obtenus ont été très proches de ceux fournis par les témoins (tabl. 1). La présence du manchon non infecté n'exerce donc aucune influence significative.

### C. Intensité respiratoire du champignon

L'intensité respiratoire mesurée sur les tissus infectés comporte 2 éléments : la respiration de l'hôte et celle du parasite. Pour tenter une éventuelle discrimination entre ces 2 éléments, la respiration du champignon a été mesurée en fonction du temps de culture sur milieu gélosé approprié (*cf.* Matériel et méthodes). Les résultats sont rapportés dans le tableau 4 par rapport au seul critère azote protéique, car il était exclu de pouvoir mesurer avec précision le poids de matière fraîche ou de matière sèche du champignon en culture.

TABLEAU 4

*Intensité respiratoire de Cercospora herpotrichoides cultivé sur milieu gélosé en présence de diverses concentrations d'extrait de malt*  
*Respiratory rates of Cercospora herpotrichoides grown on agar media supplemented with malt extract at various concentrations*

Teneur en malt	QO <sub>2</sub> NP (1)			
	6 jours	8 jours	10 jours	15 jours
2 %	108	117	112	117
5 %	89	94	103	85
10 %	79	75	66	75

(1)  $\mu\text{l O}_2$  par heure et par mg d'azote protéique.

Ce tableau montre que la respiration du champignon, qui est dans une phase de croissance continue et régulière, est relativement stable pendant le temps de l'expérience. Par contre, la concentration en malt du milieu exerce une influence très nette. Le milieu à 2 p. 100 permet la plus forte intensité respiratoire, les concentrations plus élevées paraissant moins favorables.

Par comparaison avec le tableau 1, on voit que l'intensité respiratoire du champignon est 2 à 3 fois plus élevée que celle des diverses lignées étudiées. Cette comparaison n'est toutefois possible qu'en admettant, d'une part, que le champignon n'a pas encore envahi tous les tissus de l'hôte au moment où s'effectue l'étude, et donc que sa croissance

est sensiblement régulière, et, d'autre part, que l'on peut assimiler le milieu de culture à base de malt au milieu naturel où se développe le champignon (tissu de l'hôte).

Dans ces conditions, une contribution du parasite à la respiration de l'ensemble hôte-parasite ne devrait sans doute pas être négligée pour expliquer les résultats obtenus, notamment dans le cas des lignées les plus sensibles, qui sont les plus infectées (GUILLOT-SALOMON & DOUSSINAULT, 1981).

## IV. DISCUSSION

Indépendamment de leur caractère de sensibilité ou de résistance à l'agent du piétin-verse, l'infection par le parasite se traduit par une légère augmentation de l'hydratation des tissus. Ce résultat s'accorde parfaitement avec les observations cytologiques réalisées sur le même matériel végétal (GUILLOT-SALOMON & DOUSSINAULT, 1981).

Les études cytologiques de ces auteurs montrent aussi que le contenu des cellules infectées subit des dégradations importantes dont les modalités sont d'ailleurs différentes dans les tissus sensibles ou résistants. Il est vraisemblable que, dans tous les cas, la prolifération du champignon compense les altérations des structures cellulaires qui en résultent. De cette manière peut sans doute s'expliquer la constance remarquable des teneurs en azote protéique observée dans ces expériences. D'autre part, l'altération des organites cellulaires implique essentiellement la perte des structures et non nécessairement la destruction de leurs constituants, qui peuvent se disperser dans le cytoplasme et être éventuellement réutilisés.

D'autre part, au moment où s'effectuent les mesures après 8 semaines d'infection, 3 gaines foliaires sont altérées par le parasite dans les lignées sensibles, alors que dans les lignées résistantes, seules les 2 ou 3 premières couches cellulaires de la première gaine sont atteintes. Par conséquent, le matériel expérimental est hétérogène. Il comporte à la fois des éléments sains (gainés les plus internes) et des éléments infectés (gainés les plus externes). Dans le cas des lignées résistantes, cette hétérogénéité se retrouve à l'intérieur de la même gaine foliaire. Il est donc extrêmement difficile de séparer les tissus sains des tissus infectés. On a donc préféré considérer globalement la région infectée de la plantule malgré son hétérogénéité. Enfin, *C. herpotrichoides* étant un organisme à développement relativement lent, il paraissait aussi exclu, au moins dans un premier temps, de suivre les effets du parasite au cours des premières phases de l'infection. C'est la raison pour laquelle les observations ont été faites lorsque les premiers symptômes de l'infection étaient devenus apparents (8 semaines).

Ces réserves étant faites, on constate que, d'une manière générale, la présence du champignon entraîne une diminution de l'intensité respiratoire, qui, paradoxalement, est globalement plus importante pour les lignées résistantes. Les premières phases de l'infection par des pathogènes sont en général caractérisées par une stimulation de l'activité respiratoire (MILLERD & SCOTT, 1962 ; BECKMAN, 1964 ; GOODMAN *et al.*, 1967 ; DALY, 1967 ; KUC, 1967), celle-ci étant due le plus souvent à la libération de toxines ou à la stimulation de mécanismes de défense. Dans le cas du piétin-verse, la réaction observée au niveau respiratoire caractériserait donc plus tôt le déroulement du processus d'infection dans son ensemble puisque les plantules étudiées étaient infectées depuis 8 semaines.

Les examens cytologiques montrent que, dans les lignées résistantes, la progression du pathogène est fortement

limitée par la réaction fongitoxique des tissus infectés (GUILLOT-SALOMON & DOUSSINAULT, 1981). Par conséquent, il est certain qu'à ce stade la contribution éventuelle du parasite à la respiration des tissus infectés est de toute façon négligeable. La diminution de l'intensité respiratoire dans les lignées résistantes peut alors s'expliquer soit par la réaction fongitoxique elle-même, soit par la libération d'une toxine.

En ce qui concerne les lignées sensibles, l'intensité respiratoire n'est que faiblement inhibée, ou même légèrement stimulée dans le cas de la lignée « Cappelle ». Compte tenu de l'étendue de l'infection et de l'intensité respiratoire relativement élevée des hyphes mycéliennes telle qu'elle peut être mesurée *in vitro*, on peut admettre, dans une première hypothèse, que l'activité respiratoire du parasite compense plus ou moins celle des tissus lésés de l'hôte. Dans ce cas, l'inhibition de la respiration des tissus parasités serait au moins aussi importante, sinon plus, que celle des tissus des lignées résistantes, mais cet effet serait masqué par la présence du champignon.

Si par contre l'intensité respiratoire propre du champignon devait s'avérer négligeable, il faudrait admettre alors

que la prolifération importante du parasite influencerait finalement peu sur l'activité respiratoire globale des tissus des lignées « Moisson » et « Cappelle ».

Quoi qu'il en soit, il apparaît que, globalement, la respiration des variétés résistantes est plus affectée par la présence du parasite que celle des variétés sensibles, mais qu'il existe cependant peu de différence entre la lignée « Moisson », la plus sensible, et la lignée « VPM », qui présente déjà un niveau élevé de résistance. Il est donc évident que l'inhibition de leur respiration est en fait le résultat de réactions métaboliques différentes.

Finalement, une interprétation plus poussée des données exige l'étude des réactions de l'hôte durant les premières heures ou les premiers jours de la pathogénèse. Cette étude permettrait en effet de préciser si le pathogène se comporte exclusivement comme un agent inhibiteur ou si, au contraire, comme dans les maladies les plus courantes, il peut provoquer transitoirement une élévation du catabolisme respiratoire.

Reçu le 17 mars 1981.  
Accepté le 11 mai 1981.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Beckman C. H., 1964. Host response to vascular infection. *Ann. Rev. Phytopathol.*, **2**, 231-252.
- Daly J. M., 1967. III. Metabolic shifts during infection. Some metabolic consequences of infection by obligate parasites, p. 144-164. In MIROCHA C. J. et URITANI I., *The dynamic role of molecular constituents in plant parasite interaction*. Proceedings of a conference held at Gamagori, Jap., American Phytopathological Society, St Paul, Minnesota, 357 p.
- Defosse L., Dekegel D., 1974. Pénétration de *Cercospora herpotrichoides* Fron (*Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton dans le coléoptile du Froment (*Triticum vulgare*) observée en microscopie électronique. *Ann. Phytopathol.*, **6**, 471-474.
- Dosba F., Doussinault G., 1978. Création de lignées de blé présentant les caractéristiques agronomiques favorables d'*Aegilops ventricosa*. *Ann. Amélior. Plant.*, **28**, 27-44.
- Doussinault G., 1973. Comportement de douze variétés de blé tendre vis-à-vis du piétin-verse (*Cercospora herpotrichoides* Fron). Conséquences pour la sélection. *Ann. Amélior. Plant.*, **23**, 333-346.
- Doussinault G., Koller J., Touvin H., Dosba F., 1974. Problèmes posés par l'utilisation de géniteurs VPM<sub>1</sub> dans l'amélioration de l'état sanitaire du blé tendre. *Ann. Amélior. Plant.*, **24**, 215-241.
- Ferhmann H., Mendgen K., 1975. Ultrastruktur von Weizenkolleptizellen nach Infektion mit *Cercospora herpotrichoides*. *Phytopathol. Z.*, **83**, 267-280.
- Goodman R. N., Kiraly Z., Zaitlin M., 1967. *The biochemistry and physiology of infectious plant disease*, p. 66-101, D. Van Nostrand Company Inc., Princeton, 354 p.
- Guillot-Salomon T., Doussinault G., 1981. Nature des interactions hôte-parasite lors de l'infection par *Cercospora herpotrichoides* Fron de diverses lignées de Triticinées sensibles et résistantes. I. Etude ultrastructurale des tissus au cours de la pathogénèse. *Agronomie*, **1**, 277-287.
- Jahier J., Doussinault G., Dosba F., Bourgeois F., 1978. Monosomic analysis of resistance to eyespot in the variety « Roazon ». *Proc. 5th. Int. Wheat Genet. Symp.*, **1**, 437-440.
- Kuc J., 1967. IV. Toxins of host and parasite in the infection process. Shifts in oxidative metabolism during pathogenesis, p. 183-202. In MIROCHA C. J. & URITANI I., *The dynamic role of molecular constituents in plant parasite interaction*. Proceedings of a conference held at Gamagori, Jap., American Phytopathological Society, St Paul, Minnesota, 357 p.
- Lance C., 1963. Recherches sur la croissance et le métabolisme respiratoire des tissus végétaux normaux et tumoraux cultivés *in vitro*. *Ann. Sc. nat. Bot.*, **4**, 1-158.
- Maia N., 1967. Obtention de blés tendres résistants au piétin-verse (*Cercospora herpotrichoides*) par croisements interspécifiques. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **53**, 149-154.
- Macer R. C. F., 1966. Resistance to eyespot disease (*Cercospora herpotrichoides* Fron) determined by a seedling test in some forms of *Triticum*, *Aegilops*, *Secale*, *Hordeum*. *J. agric. Sci.*, **67**, 389-396.
- Millerd A., Scott K. J., 1962. Respiration of diseased plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **13**, 559-574.
- Rassel A., 1974. Observation en microscopie électronique de cellules mycéliennes de *Cercospora herpotrichoides* Fron dans les cellules des gaines foliaires de Froment. *Ann. Phytopathol.*, **6**, 25-34.
- Scott P. R., Defosse L., Vandam J., Doussinault G., 1976. Infection of lines of *Triticum*, *Secale*, *Aegilops* and *Hordeum* by isolates of *Cercospora herpotrichoides*. *Trans. br. mycol. Soc.*, **66**, 205-210.
- Umbreit W. W., Burris R. H., Stauffer J. F., 1957. *Manometric techniques*, p. 1-63, Burgess Publishing Co., Minneapolis.