



HAL
open science

**Mecanismes de l'action depressive de l'ochracine,
phytotoxine synthetisee par Septoria nodurum Berk.,
sur le degre d'ouverture des stomates des feuilles de
plantules de ble et de Pelargonium x hortorum**

D. Laffray, Jean-François Bousquet, Olivier O. Bethenod, P. Louguet

► **To cite this version:**

D. Laffray, Jean-François Bousquet, Olivier O. Bethenod, P. Louguet. Mecanismes de l'action depressive de l'ochracine, phytotoxine synthetisee par Septoria nodurum Berk., sur le degre d'ouverture des stomates des feuilles de plantules de ble et de Pelargonium x hortorum. *Agronomie*, 1982, 2 (1), pp.25-30. hal-02725783

HAL Id: hal-02725783

<https://hal.inrae.fr/hal-02725783>

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.

Mécanismes de l'action dépressive de l'ochracine, phytotoxine synthétisée par *Septoria nodorum* Berk., sur le degré d'ouverture des stomates des feuilles de plantules de blé et de *Pelargonium* × *hortorum*

Daniel LAFFRAY (*), Jean-François BOUSQUET (**), Olivier BETHENOD (***) & Philippe LOUGUET (*)

(*) Université Paris-Val de Marne, Laboratoire de Physiologie végétale, Avenue du Général-de-Gaulle, F 94010 Créteil Cedex.

(**) I.N.R.A., Station de Pathologie végétale, Centre de Recherches agronomiques, F 78000 Versailles.

(***) I.N.R.A., Station de Bioclimatologie, Centre de Recherches agronomiques, F 78000 Versailles.

RÉSUMÉ

Ochracine,
Phytotoxine,
Stomates,
Septoria nodorum,
Blé,
Pelargonium × *hortorum*.

L'ochracine (= melleïne) est une phytotoxine produite par *Septoria nodorum* qui provoque une diminution de l'assimilation photosynthétique et une augmentation de la résistance stomatique. Afin de rechercher quel est le site primaire de son action, l'effet de la toxine sur les stomates des feuilles de blé et de *Pelargonium* a été analysé. Il apparaît que son action directe sur les stomates n'est pas significative et que l'ochracine agit probablement sur les stomates en inhibant l'assimilation du CO₂.

SUMMARY

Ochracin,
Phytotoxin,
Stomata,
Septoria nodorum,
Wheat,
Pelargonium × *hortorum*.

Mechanism of depressive action of ochracin, a phytotoxin produced by Septoria nodorum, on stomatal opening in wheat seedlings and Pelargonium × hortorum leaves

Ochracin (mellein) is a phytotoxin produced by *Septoria nodorum* which inhibits photosynthesis and increases stomatal resistance. To determine its primary site of action, the effect of the phytotoxin on wheat and *Pelargonium* stomata was analysed. Direct action on stomata seems not to be significant, and ochracin may affect stomatal behaviour indirectly, by inhibiting CO₂ assimilation.

I. INTRODUCTION

L'infection d'une plante par un champignon parasite se traduit souvent par une modification des échanges gazeux en relation avec la prolifération des hyphes dans le mésophylle et les chambres stomatiques et par des troubles métaboliques liés à l'action de substances toxiques émises par le parasite. La septoriose du blé, *Triticum aestivum* L., causé par *Septoria nodorum* Berk. se caractérise par des nécroses des parties aériennes de la plante et par des pertes de rendement importantes (SHIPTON *et al.*, 1971). L'accumulation de matière sèche dans le grain est fortement affectée par les attaques de ce parasite (TROTTEY *et al.*, 1975). En 1968, SCHAREN & TAYLOR ont montré que l'assimilation nette de CO₂ est diminuée lors d'une infection par le parasite. L'action d'une infection de *S. nodorum* sur la transpiration a été confirmée par VAN DER WALL & COWAN (1974). BOUSQUET & SKAJENNIKOFF (1974) ont

isolé une toxine, appelée ochracine (melleïne) par DEVYS *et al.* (1974) et montré qu'elle augmente la résistance stomatique (BOUSQUET *et al.*, 1976) et diminue l'assimilation de CO₂ (BOUSQUET *et al.*, 1977) lorsqu'elle est appliquée aux racines de plantules de blé.

Cette action du parasite sur la plante hôte a déjà été signalée. PRIEHRADNY (1979) enregistre sur l'orge infectée par *Erysiphe graminis* une altération du rapport eau absorbée/transpiration nocturne. D'autre part, AYRES & ZADOKS (1979), sur le même matériel, ont confirmé ces travaux en montrant que la fermeture stomatique nocturne était incomplète et ont mis en évidence une action dépressive du parasite sur les stomates (25 p. 100 de l'ouverture maximale) en présence de lumière.

Ces faits convergents nous ont conduits dans un premier temps à retenir 2 hypothèses pour tenter d'analyser les manifestations toxiques de l'ochracine :

1) La toxine agit directement sur les mouvements des

stomates à la lumière provoquant leur fermeture et par voie de conséquence une diminution des échanges gazeux et une baisse de l'assimilation photosynthétique ;

2) La toxine exerce ses effets sur les stomates de manière indirecte en inhibant l'absorption de l'eau par les racines. Dans ce cas la fermeture stomatique n'est qu'une conséquence de l'altération du bilan hydrique.

Pour examiner ces 2 hypothèses nous nous proposons :

— dans une première partie d'étudier le rôle éventuel de l'ochracine sur les mouvements des stomates de 2 espèces végétales, *Pelargonium* × *hortorum*, (cv « Jardin des Plantes ») et *Triticum aestivum* (cv « Etoile de Choisy ») par une méthode porométrique fine qui permet de mesurer les vitesses des mouvements et le degré d'ouverture des stomates ;

— dans une seconde partie d'analyser le rôle éventuel de la toxine sur les mouvements de l'eau dans la plante en comparant les potentiels hydriques foliaires et les teneurs en eau de plantes traitées et de plantes témoins.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Préparation du matériel végétal

Les plants de *Pelargonium*, issus de boutures, sont cultivés en serre sur tourbe irriguée par de la solution nutritive équilibrée. La période d'éclaircissement est de 16 h.

Les caryopses de blé sont mis à germer sur de la vermiculite humidifiée par la solution nutritive précitée. La période d'éclaircissement est de 14 h et la température d'environ 20 °C, selon les conditions déjà employées par BOUSQUET *et al.* (1977).

B. Mesure du degré d'ouverture stomatique. Méthode porométrique

Le degré d'ouverture des stomates et les vitesses des mouvements stomatiques sont mesurés par la méthode décrite par LOUGUET (1965) au moyen d'une chambre porométrique utilisant la diffusion de l'hydrogène. Le protocole expérimental que nous avons suivi est celui mis au point par LOUGUET & THELLIER (1976).

C. Mode d'utilisation de l'ochracine pour les études porométriques

1. Préparation des solutions d'ochracine

L'ochracine, purifiée selon la technique de BOUSQUET & SKAJENNIKOFF (1974), peu soluble en milieux aqueux, doit être préalablement dissoute dans quelques gouttes d'un solvant organique miscible à l'eau. L'éthanol et la diméthylformamide (D.M.F.) ont été utilisés à la concentration finale de 2,5 p. 100 v/v. La D.M.F. dissout plus facilement les gaz que la solution éthanolique. Un dégazage préalable des solutions de D.M.F. est donc nécessaire avant leur absorption par le pétiole afin d'éviter tout risque d'embolie gazeuse dans le système vasculaire de la plante.

L'ochracine 1,2 mM a été généralement utilisée selon le protocole décrit par BOUSQUET *et al.* (1977). En l'absence d'effets à 1,2 mM, nous avons quelquefois doublé cette concentration.

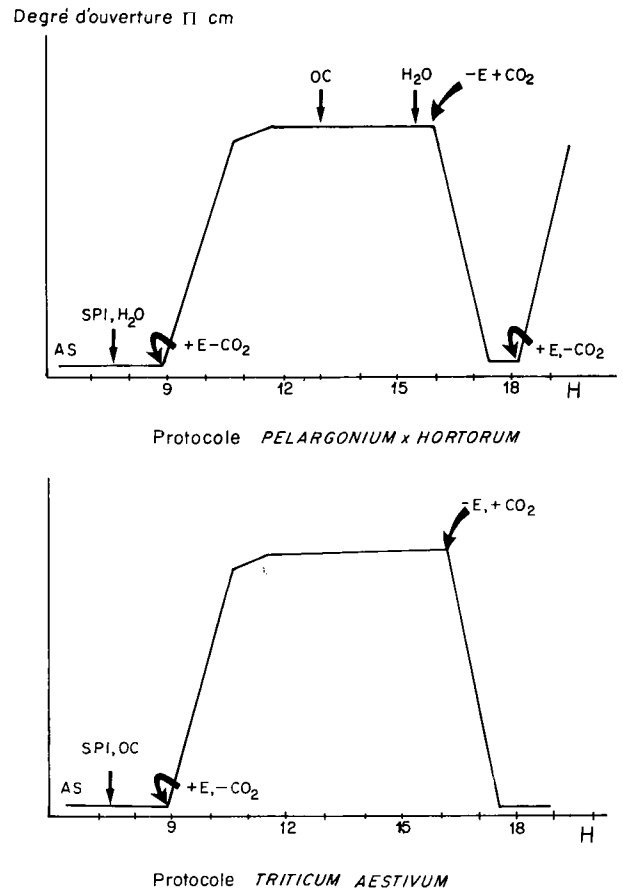


Figure 1

Protocole expérimental utilisé avec les feuilles détachées de *Pelargonium* × *hortorum* et *Triticum aestivum*.

Procedure used with detached leaves of *Pelargonium* × *hortorum* and *Triticum aestivum*.

Liste des symboles utilisés dans les figures

Une flèche dirigée vers l'axe des temps indique le moment précis de l'intervention expérimentale.

The arrows show the exact times of experimental action.

SPI H₂O : Section du pétiole ou de la feuille et immersion dans l'eau.
Cutting of leaf stalk or leaf lamina and feeding with water.

SPI OC : Section du pétiole ou de la feuille et immersion dans la solution d'ochracine.
Cutting of leaf stalk or leaf lamina and feeding with ochracin solution.

OC, H₂O, Fourniture de la solution considérée (ochracine, eau, D.M.F., eau + D.M.F., eau + éthanol).

EtOH : Feeding with corresponding solution (ochracin, water, water + D.M.F., water + ethanol).

A S : Air du courant de balayage : air sec.

Dry air flow in porometric chamber.
+ CO₂ : Rétablissement du CO₂ dans l'air du courant de balayage (teneur normale 320 ppm).
Air flow with atmospheric concentration of CO₂ (320 ppm).

- CO₂ : Suppression du CO₂ dans l'air du courant de balayage.
Air flow without CO₂.

+ E : Fourniture de lumière.

Light on.

- E : Suppression de la lumière (obscurité).

Light off.

π : Degré d'ouverture des stomates en cm = porosité moyenne de la feuille.
Stomatal aperture in cm = average porosity of the leaf.

H : Heure légale.

Time of day (G.M.T. + 1).

mM : Molarité exprimée en millimoles. 1⁻¹.

Molarity in millimole. 1⁻¹.

2. Modalités de la fourniture des solutions d'ochracine

a) Sur *Pelargonium* (fig. 1)

Le pétiole est sectionné et immergé dans l'eau lorsque les stomates sont fermés (air sec normal, à l'obscurité). On provoque ensuite leur ouverture en éclairant et en supprimant simultanément le gaz carbonique dans l'air.

Lorsque l'ouverture maximale est atteinte, on remplace rapidement l'eau par une solution témoin (eau + D.M.F. ou eau + éthanol à 2,5 p. 100 v/v) sans toxine ou par une solution de toxine. On laisse ensuite les feuilles absorber les solutions pendant un temps déterminé selon LOUGUET & THELLIER (1976) de manière à estimer la quantité de toxine absorbée par la feuille, puis l'eau est fournie à nouveau. On provoque la fermeture puis la réouverture des stomates dans les conditions précitées.

b) Sur *T. aestivum*

Dans une première méthode (fig. 1), on immerge le bas des feuilles sectionnées à l'obscurité, lorsque les stomates sont fermés, dans la solution témoin ou dans celle contenant la toxine à la différence du protocole précédemment décrit. Cette procédure permet d'éviter la formation des bulles d'air qui se produisent au niveau de la section chez le blé si la substitution a lieu au stade stomates ouverts. Le balayage par de l'air sec dépourvu de gaz carbonique permet d'obtenir l'ouverture stomatique maximale.

Dans un deuxième type d'expériences, l'ochracine est appliquée à la plante entière par irrigation suivant le protocole décrit par BOUSQUET *et al.* (1977). Cette méthode permet de conserver les feuilles sur pied, l'ochracine étant apportée aux racines.

Le jour qui précède l'expérimentation, pour chaque feuille étudiée et avant la fourniture de toxine, on mesure les vitesses d'ouverture et de fermeture ainsi que le degré maximal d'ouverture des stomates. Ces valeurs serviront de témoin et l'effet éventuel de la toxine sera exprimé en p. 100 des valeurs mesurées sur la même feuille avant la fourniture de la toxine.

TABLEAU 1

Protocole d'arrosage suivi lors de l'étude des effets de l'ochracine appliquée aux racines de plantules de blé
Scheme for supplying ochracin solution to wheat seedling roots

N° des plantes	1	2	3
Traitement			
1 ^{er} jour	eau + éthanol (2,5 % v/v)	ochracine	ochracine
2 ^e et 3 ^e jours	eau + éthanol (2,5 % v/v)	cau	ochracine
4 ^e jour et suivants	cau	cau	cau

Puis on irrigue les plantes avec des solutions d'eau, d'ochracine ou d'éthanol dilué à 2,5 p. 100 v/v (témoin alcool). Les jours suivants, on applique le protocole d'arrosage décrit dans le tableau 1 et on suit la cinétique d'ouverture et de fermeture des stomates de chacune des plantes traitées.

D. Mode d'utilisation de l'ochracine pour les mesures de potentiel hydrique foliaire

1. Préparation du matériel végétal

Les traitements par l'ochracine se font au niveau du système racinaire. A partir du 10^e j de développement (stade 1 feuille), 7 apports de toxine par arrosage sont faits à la fréquence d'un tous les 3 j. Au cours des 2 j entre les traitements, nous apportons de la solution nutritive. La solution de toxine ou la solution nutritive sont fournies jusqu'à saturation complète du sol. (BOUSQUET *et al.*, 1977).

2. Mesure du potentiel hydrique (ψ)

Le potentiel hydrique des feuilles est mesuré avec une chambre à pression réalisée sur le principe de celle décrite par SCHOLANDER *et al.* (1964).

3. Mesure du contenu en eau

Les mêmes feuilles sont utilisées pour les mesures de teneur en eau. Les résultats sont exprimés en pourcentage par rapport au poids de matière fraîche. Les intervalles de confiance pour les moyennes du potentiel hydrique (ψ) et les pourcentages sont calculés au seuil P = 0,05.

III. RÉSULTATS

A. Effets de l'ochracine sur les mouvements stomatiques

Les courbes des figures 2, 3 et 4 sont des courbes réelles représentatives du comportement moyen des stomates. Les mêmes expériences répétées plusieurs fois (5 au minimum) donnent des résultats qui, en valeur absolue, ne sont pas tous égaux. Ceci est dû à la variabilité naturelle des stomates qui peut être élevée. Cependant le nombre d'essais permet de dégager des tendances et les courbes choisies illustrent donc le comportement stomatique moyen observé lors des différentes manipulations.

Les valeurs maximales de l'ouverture stomatique (π) ne doivent pas être comparées entre elles sur les figures 2 et 3 mais par rapport aux valeurs π obtenues la veille de l'apport de toxine sur les mêmes feuilles non traitées. Les variations de π reflètent la variabilité normale du degré d'ouverture des stomates chez *Pelargonium* (LOUGUET, 1971).

1. *Pelargonium*

a) Ochracine dissoute dans la D.M.F.

La solution d'ochracine appliquée pendant plus de 2 h ne provoque pas de fermeture des stomates (fig. 2). De plus, le mouvement de réouverture ne semble pas affecté. Le témoin D.M.F. permet de s'assurer de l'absence d'effets de cette substance sur les stomates dans le temps de l'expérience. Cependant son emploi provoque l'apparition de nécroses dès le jour qui suit son application.

Enfin, aucun effet n'a pu être enregistré lorsqu'on fournit l'ochracine pendant des temps plus longs (4 h).

b) Ochracine dissoute dans l'éthanol

La solution d'ochracine a été appliquée pendant 3 h à pleine ouverture. On ne peut déceler aucun effet ni de l'éthanol, ni de la toxine sur les mouvements d'ouverture et de fermeture (fig. 3).

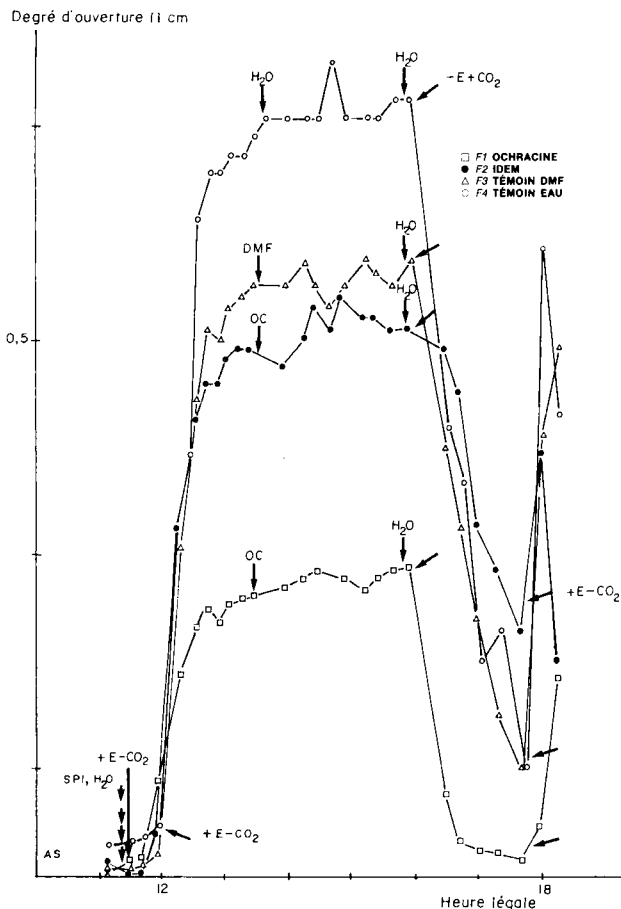


Figure 2

Action de l'ochracine en solution (1,2 mM dans la DMF diluée à 2,5 p. 100) sur les stomates de feuilles au pétiole sectionné de *Pelargonium x hortorum*.

Effects of ochracin solution (1.2 mM in 2.5 % DMF, v/v) on the stomata of detached leaves of *Pelargonium x hortorum*.

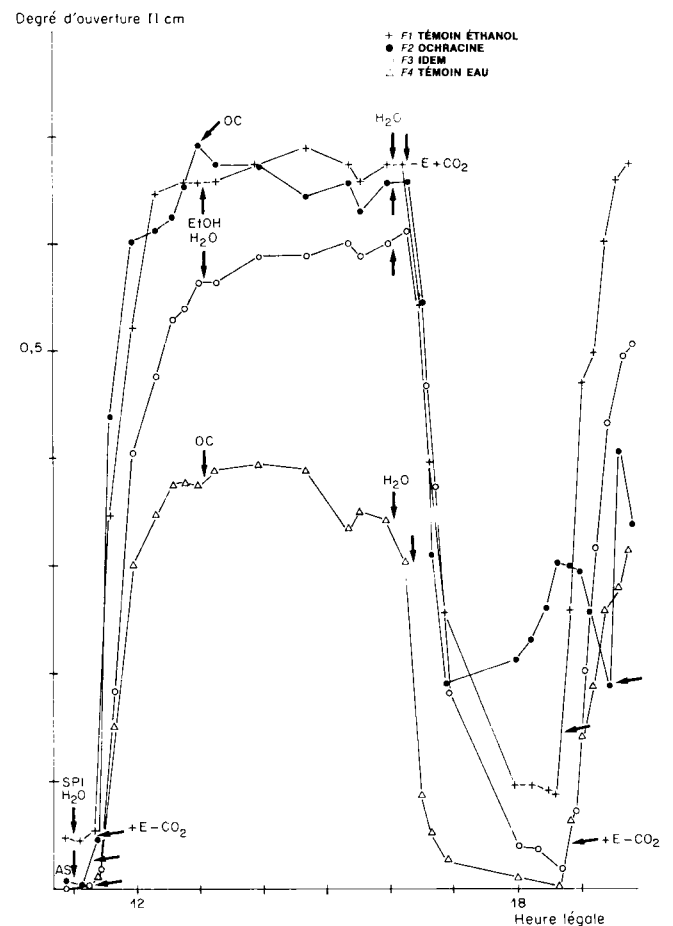


Figure 3

Action de l'ochracine en solution (1,2 mM dans l'éthanol dilué à 2,5 p. 100) sur les stomates de feuilles au pétiole sectionné de *Pelargonium x hortorum*.

Effects of ochracin solution (1.2 mM in 2.5 % ethanol, v/v) on the stomata of detached leaves of *Pelargonium x hortorum*.

2. *T. aestivum*

a) Cas des feuilles sectionnées (fig. 4)

La solution d'ochracine a été fournie à la feuille pendant plus de 5 h en conditions d'ouverture des stomates (lumière + air sec dépourvu de gaz carbonique). Ce traitement n'entraîne aucune modification rapide du degré d'ouverture stomatique. Par contre, on enregistre après une période qui correspond à la stabilisation du degré d'ouverture, 2 types de réponses : soit un surcroît d'ouverture suivi d'une fermeture progressive, soit une fermeture progressive, malgré le maintien des conditions de l'ouverture stomatique. Nous avons choisi d'illustrer ce comportement, avec un exemple d'ouverture suivi d'une fermeture (feuille n° 2, fig. 4). De plus, quel que soit le comportement en présence de lumière, il y a une inhibition de l'ouverture après une période d'obscurité qui n'apparaît pas sur les témoins. Ce comportement est comparable à celui observé lors d'une insuffisance de l'alimentation en eau de la feuille qui pourrait être provoquée par une obturation très progressive des vaisseaux du xylème. On observe également une déformation des feuilles et l'apparition de nécroses entre les nervures.

À l'appui de cette hypothèse, on remarque que la feuille est desséchée localement au niveau des entrées et des sorties du courant de balayage gazeux du poromètre. Une étude de l'état hydrique des feuilles est donc nécessaire. Elle fait l'objet de la 2^e partie de ce travail.

Les variations rapides du degré d'ouverture des stomates de la feuille Témoin alcool sont parfois observées sur des feuilles attachées à la plante et ne sont donc vraisemblablement pas dues à la présence de l'alcool.

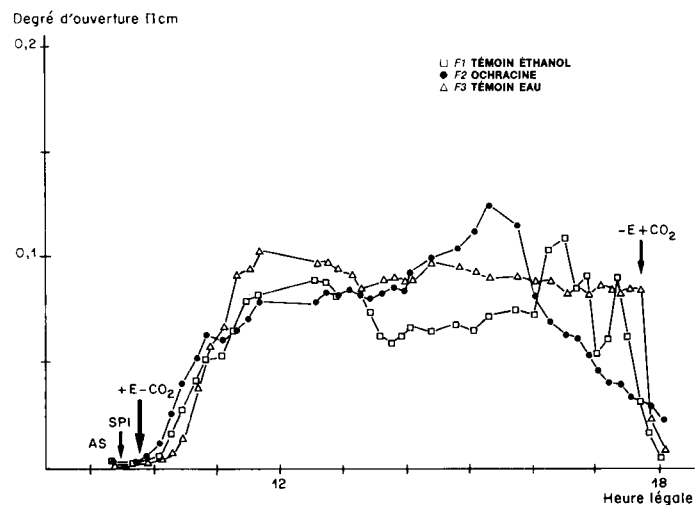


Figure 4

Action de l'ochracine en solution (2,4 mM dans l'éthanol dilué 2,5 p. 100) sur les stomates de feuilles de *Triticum aestivum* sectionnées.

Effects of ochracin solution (2.4 mM in 2.5 % ethanol, v/v) on the stomata of detached leaves of *Triticum aestivum*.

On ne peut donc mettre en évidence dans nos conditions expérimentales d'effet direct et immédiat de l'ochracine sur le mouvement des stomates de blé ; il s'agit plutôt d'effets à long terme.

b) Irrigation des plantes par une solution d'ochracine (tabl. 2)

Après application d'ochracine on observe au cours du temps :

- une capacité d'atteindre le degré maximal d'ouverture qui est conservée sur les plantes traitées une fois pendant les 4 premiers jours. Par contre, les plantes traitées 3 fois accusent une légère diminution ;
- une diminution sensible des vitesses d'ouverture des stomates comparativement au témoin alcool ;
- une diminution des vitesses de fermeture des stomates identique à celle du témoin sur les plants de blé traités.

TABLEAU 2

Evolution des vitesses relatives d'ouverture et de fermeture et du degré d'ouverture maximum (π max) des stomates après une ou trois irrigations par l'ochracine sur le blé (référence 1^{er} jour = 100)
Relative opening and closing rate and maximal aperture (π max) of wheat stomata after plants supplied once or 3 times with ochracin solution (day 1 is taken as 100)

	Témoin Alcool	Blé irrigué 1 fois	Blé irrigué 3 fois
Valeurs de π max en mm			
1 ^{er} jour = référence	1,89 = 100	1,29 = 100	1,91 = 100
2 ^e jour	102	86	72
3 ^e jour	126	104	83
4 ^e jour	100	114	84
7 ^e jour	43	78	51
Vitesse d'ouverture en mm/mn			
1 ^{er} jour = référence	0,0276 = 100	0,0178 = 100	0,0260 = 100
2 ^e jour	107	151	98
3 ^e jour	132	84	66
4 ^e jour	124	93	57
7 ^e jour	36	80	54
Vitesse de fermeture en mm/mn			
1 ^{er} jour	0,367 = 100	0,109 = 100	0,256 = 100
2 ^e jour	43	45	41
4 ^e jour	25	35	24

B. Effets de l'ochracine sur le potentiel hydrique et la teneur en eau des feuilles de plantules de blé (tabl. 3)

Les valeurs sont des moyennes de plusieurs mesures. Les intervalles de confiance sont indiqués au seuil $P = 0,05$.

On ne peut mettre en évidence des variations significatives entre les lots traités et les lots témoins pour les potentiels hydriques comme pour les contenus en eau des limbes foliaires. De plus, il n'existe pas, semble-t-il, de relation entre l'âge de la feuille et sa sensibilité à l'ochracine. Il n'y a pas d'effet sur les racines non plus.

Tous ces résultats convergent pour infirmer l'hypothèse d'une action de l'ochracine sur le bilan hydrique de la plante consécutive à une éventuelle diminution des capacités d'absorption de l'eau du système racinaire.

TABLEAU 3

Influence de l'ochracine sur le potentiel hydrique et la teneur en eau des feuilles et racines de blé (n = nombre de plantes, intervalle de confiance au seuil $P = 0,05$)

Effects of ochracin on the water potential and water content of wheat leaves and roots. (n = number of samples, SE at $P = 0,05$)

Organes	Potentiel hydrique en bars	Pourcentage en eau des organes
RACINES		
— Témoin (n = 6)	—	91,5 ± 2,2
— Traité ochracine	—	92,0 ± 0,4
FEUILLES		
— Témoin (n = 19)	- 8,5 ± 0,95	83,9 ± 3,4
— Traité (n = 31)	- 7,9 ± 0,64	86,6 ± 1,1

IV. DISCUSSION

A. Ochracine et mouvements stomatiques

L'ochracine fournie directement aux feuilles, tant sur *Pelargonium* que sur blé, a des effets très modérés sur le degré d'ouverture stomatique et les vitesses des mouvements d'ouverture des stomates.

Sur blé, l'irrigation des racines par une solution de toxine entraîne une légère diminution des degrés d'ouverture et des vitesses d'ouverture des feuilles maintenues sur pied.

Deux raisons peuvent être invoquées pour tenter d'interpréter ces faits expérimentaux :

Dans le cas des feuilles sectionnées et alimentées par la toxine, l'absence d'effets immédiats peut être expliquée :

— par l'insuffisance de pénétration de la toxine dans les cellules stomatiques. La toxine migre-t-elle dans la feuille ? Dans l'affirmative, pénètre-t-elle dans les stomates ? Et si oui, en quelle quantité ?

— par l'absence d'effets de l'ochracine après son absorption.

Dans le cas des plantes sur pied, la toxine est fournie par irrigation aux racines. On peut penser que l'effet sur la résistance stomatique décrit par BOUSQUET *et al.* (1976) est le résultat d'une action indirecte, par diminution de la fourniture d'eau consécutive à une inhibition de l'absorption racinaire.

B. Ochracine et potentiel hydrique

Les mesures de potentiel hydrique foliaire et de contenu en eau conduites sur des plantes irriguées 7 fois par la solution toxique montrent que le bilan hydrique n'est pas significativement modifié, ce qui pourrait expliquer l'absence de réponse des stomates.

Les 2 hypothèses que nous avons émises ne sont donc pas vérifiées. Or BOUSQUET *et al.* (1977) ont enregistré une baisse de l'activité photosynthétique qu'ils ont attribuée à une augmentation de la résistance stomatique. L'ochracine n'agissant ni directement sur les stomates, ni sur le transit de l'eau dans la plante, on ne peut raisonnablement invoquer qu'une action de cette substance sur la structure ou sur le fonctionnement de l'appareil photosynthétique.

Cet aspect particulier de l'activité de l'ochracine est analysé par BETHENOD *et al.* (1981) et discuté en fonction des hypothèses émises par WONG *et al.* (1979).

En dernier lieu, si nos résultats semblent en désaccord avec certaines données bibliographiques, il convient de signaler que nous avons expérimenté avec l'ochracine

purifiée et non avec des feuilles parasitées, comme on le décrit généralement.

Reçu le 15 avril 1981.

Accepté le 21 septembre 1981.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient MM. P. CRUIZIAT et C. BODET pour les mesures des potentiels hydriques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ayres P. G., Zadoks J. C., 1979. Combined effects of powdery mildew disease and soil water level on the water relations and growth of barley. *Physiol. Plant Pathol.*, **14**, 347-361.
- Bethenod O., Bousquet J. F., Laffray D., Louguet P., 1982. Réexamen des modalités d'action de l'ochracine sur la conductance stomatique des feuilles de plantules de blé, *Triticum aestivum* L. (cv « Etoile de Choisy »). *Agronomie*, **2**, (1), 99-101.
- Bousquet J. F., Skajennikoff M., 1974. Isolement et mode d'action d'une phytotoxine produite en culture par *Septoria nodorum* Berk. *Phytopathol. Z.*, **80**, 355-360.
- Bousquet J. F., Skajennikoff M., Bethenod O., Chartier P., 1976. Effet de l'ochracine (ou melléine), métabolite isolé des filtrats de culture de *Septoria nodorum*, sur la résistance stomatique de plantules de blé. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **283**, Série D, 1053-1055.
- Bousquet J. F., Skajennikoff M., Bethenod O., Chartier P., 1977. Action dépressive de l'ochracine, phytotoxine synthétisée par le *Septoria nodorum* (Berk.) Berk., sur l'assimilation du CO₂ par des plantules de blé. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **283**, Série D, 1053-1055.
- Devys M., Bousquet J. F., Skajennikoff M., Barbier B. M., 1974. L'ochracine (melléine), phytotoxine isolée du milieu de culture de *Septoria nodorum* Berk. *Phytopathol. Z.*, **81**, p. 92-94.
- Louguet P., 1965. Actes du Colloque International sur la méthodologie de l'Ecophysiologie Végétale, Montpellier, **25**, 305-316.
- Louguet P., 1971. *Recherches sur les mécanismes des mouvements stomatiques du Pelargonium × hortorum, particulièrement à l'obscurité et sous l'action du gaz carbonique*. Thèse doctorat d'Etat. Université Paris VI, 101 p.
- Louguet P., Thellier M., 1976. Influence du lithium sur le degré d'ouverture et les vitesses d'ouverture et de fermeture des stomates chez le *Pelargonium × hortorum*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **282**, Série D, 2171-2174.
- Priehradny S., 1979. Changes in water balance by powdery mildew infected susceptible barley cultivar. *Acta phytopathol., Acad. Sci. hung.*, **14**, (3-4), 351-361 et 363-368.
- Scharen A. L., Taylor J. M., 1968. CO₂ assimilation and yield of Little Club wheat infected by *Septoria nodorum*. *Phytopathology*, **58**, 447-451.
- Scholander P. F., Hammel H. T., Hemmingsen E. A., Bradstreet E. D., 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proc. natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **52**, 119-125.
- Shipton W. A., Boyd W. R. J., Rosielle A. A., Shearer B. I., 1971. The common *Septoria* diseases of wheat. *Bot. Rev.*, **37**, 237-262.
- Trottet M., Dosba F., Doussinault G., 1975. Conséquences d'une attaque de *Septoria nodorum* Berk. sur la formation du grain chez *Triticum aestivum* L. et chez *Aegilops ventricosa* Tausch. Incidences en sélection. *Ann. Amélior. Plant.*, **25**, 265-276.
- Van der Wall A. F., Cowan M. C., 1974. An ecophysiological approach to crop losses exemplified in the system wheat, leaf rust and glume blotch II. Development, growth and transpiration of uninfected plants and plants infected with *Puccinia recondita* f. sp. *triticea* and or *Septoria nodorum* in climate chamber experiment. *Neth. J. Plant Pathol.*, **80**, 191-214.
- Wong S. C., Cowan I. R., Farquhar G. D., 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, **282**, 424-426.