



HAL
open science

Les flashes de lumière UV-C stimulent les défenses des plantes contre l'oïdium

Jawad Aarouf, Eric Chantelot, Jérôme Coutant, Félicie Lauri, Caroline Gouttesoulard, Loïc Ledermann, Laurent Ronco, Laurent Rosso, Raphaël Tisiot, Laurent Urban

► To cite this version:

Jawad Aarouf, Eric Chantelot, Jérôme Coutant, Félicie Lauri, Caroline Gouttesoulard, et al.. Les flashes de lumière UV-C stimulent les défenses des plantes contre l'oïdium. *Innovations Agronomiques*, 2024, 94, pp.173-185. 10.17180/ciag-2024-vol94-art12 . hal-04593995

HAL Id: hal-04593995

<https://hal.inrae.fr/hal-04593995v1>

Submitted on 30 May 2024

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License



Les flashes de lumière UV-C stimulent les défenses des plantes contre l'oïdium

Jawad AARROUF¹, Eric CHANTELOT², Jérôme COUTANT³, Félicie LAURI¹, Caroline GOUTTESOULARD², Loïc LEDERMANN⁴, Laurent RONCO⁵, Laurent ROSSO⁵, Raphaël TISIOT⁵, Laurent URBAN¹

¹ Unité Propre de Recherche Innovante, ERIT Plant Science, Interactions and Innovation, Avignon Université, 301 rue Baruch de Spinoza, 84410 Avignon cedex, France

² Institut Français de la Vigne et du Vin (IFV) - pôle Rhône-Méditerranée, avenue Yves Cazeaux, 30230 Rodilhan, France

³ Institut des professionnels du végétal, ASTREDHOR Méditerranée, 727 avenue Decugis, 83400 Hyères, France

⁴ UV Boosting, Ferme horticole Théart, chemin des Quarante Arpents, 78860 Saint-Nom-la-Bretèche, France

⁵ Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes (CTIFL), 751 chemin de Balandran, 30127 Bellegarde, France

Correspondance : laurent.urban@univ-avignon.fr

Résumé :

Les résultats obtenus dans le cadre du projet CASDAR OïdUV montrent que les flashes de lumière UV-C lorsqu'ils sont utilisés en préventif et appliqués à des intervalles de 7 à 15 jours réduisent les symptômes d'oïdium chez la vigne (plein champ), la tomate et le rosier (serre). Les observations effectuées sur rosier montrent en plus une augmentation du rendement commercial. Une étude de transcriptomique révèle que les flashes de lumière UV-C stimulent l'expression des gènes de la voie de l'acide salicylique et de la protéine NPR1, ainsi que les gènes impliqués dans la résistance systémique acquise, notamment dans la synthèse de l'acide N-hydroxy-pipécolique. Les perspectives d'application des flashes d'UV-C à de nouvelles cultures et contre de nouveaux pathogènes, mais aussi contre les stress abiotiques sont discutées.

Mots clés : acide salicylique, éliciteur, UV-C, maladies des plantes, résistance systémique acquise

Abstract: UV-flashes stimulate plant defense against powdery mildew

Results obtained as part of the CASDAR OïdUV project showed that when used as a preventive measure, UV-C light flashes applied at intervals of 7 to 15 days reduce powdery mildew symptoms on grapevine (open field), tomatoes and rose plants (greenhouse). Observations on rose plants also showed a boost to marketable yield under production conditions. A transcriptomics study revealed that flashes of UV-C light stimulate expression of genes of the salicylic acid/NPR1 protein pathway, as well as genes involved in systemic acquired resistance, notably in the synthesis of N-hydroxy-pipecolic acid. Prospects for the application of flashes of UV-C light on new crops and against new pathogens, as well as against abiotic stresses, are discussed.

Key words: plant diseases, plant resistance inducer, salicylic acid, systemic acquired resistance, UV-C



1. Introduction

Les pesticides favorisent l'émergence de nouvelles souches résistantes de pathogènes et exercent des effets négatifs bien documentés sur l'environnement et la santé humaine. En plus des cultivars résistants ou tolérants, de la lutte biologique contre les ravageurs et du développement de systèmes de culture complexes intrinsèquement moins fragiles et plus résilients face aux agresseurs et aux conditions stressantes, les inducteurs de résistance des plantes, alias éliciteurs, sont en plein essor. Alors que les techniques de lutte biologique sont plus spécifiquement destinées à remplacer les insecticides et acaricides, les éliciteurs représentent l'alternative aux fongicides, dont le cuivre et le soufre. Contrairement aux fongicides, les éliciteurs agissent généralement comme une mesure essentiellement préventive contre les agents pathogènes.

A côté des éliciteurs chimiques et biologiques, les éliciteurs physiques (lumière, stress mécanique principalement) suscitent de plus en plus d'intérêt en raison de leurs caractéristiques uniques : ils peuvent être appliqués même en présence de pluie et de vent, ils n'ont pas besoin d'être formulés et ils ne laissent aucun résidu sur les plantes ou dans le sol. Les longues procédures d'homologation ne s'appliquent pas aux éliciteurs physiques, essentiellement parce qu'ils n'exercent aucun effet toxique sur l'homme et l'environnement. Néanmoins, certains d'entre eux, notamment les rayons UV, doivent être appliqués en respectant des règles de sécurité. Mais ces règles sont faciles à définir et à suivre pour les lampes UV-C (Urban *et al.*, 2022b).

Le potentiel de certaines longueurs d'onde pour agir comme des éliciteurs physiques est désormais reconnu (Huché-Thélier *et al.*, 2016), ce qui inclut la lumière bleue et rouge, ainsi que les radiations UV-B (280-315 nm) et UV-C (moins de 280 nm). On a constaté que la lumière pulsée provenant de lampes au xénon pouvait stimuler la défense des plantes. La lumière pulsée consiste en des éclairs de lumière de 300 μ s à 500 μ s englobant des longueurs d'onde de 200 nm à 1 100 nm, mais on pense généralement qu'elle agit grâce à sa forte proportion de lumière UV-C (Urban *et al.*, 2018). Il est prouvé que le rayonnement UV-B est un régulateur positif des défenses des plantes (Demkura et Ballaré, 2012). Mais la lumière UV-B exerce un impact négatif sur la photosynthèse et la croissance (Teramura et Sullivan, 1994).

La lumière UV-C stimule également les défenses des plantes, comme cela a été observé la première fois contre le virus de la mosaïque du tabac (Yalpani *et al.*, 1994). Depuis, la lumière UV-C sous forme d'expositions d'une à plusieurs minutes s'est avérée efficace pour stimuler les défenses des plantes contre les maladies fongiques dans plusieurs cultures (Urban *et al.*, 2018), mais la nécessité d'exposer les plantes pendant une minute ou plus rend l'utilisation de la lumière UV-C de faible intensité praticable uniquement dans les conditions de serre. Actuellement, des robots transportant des lampes UV-C de faible intensité suscitent un intérêt croissant, mais seulement en serre, pour la désinfection contre l'oïdium de la surface des cultures. Les robots sont généralement considérés comme inévitables parce qu'une désinfection efficace de la surface des cultures nécessite des traitements très fréquents, au moins deux fois par semaine, idéalement réalisés pendant la nuit (Patel *et al.*, 2020, Onofre *et al.*, 2021).

Les observations d'Aarouf et Urban (2020) ont établi que des flashes de lumière UV-C de forte intensité (moins de 2 s), appliqués sur une partie de la surface des feuilles, à plusieurs jours d'intervalle, stimulent les défenses de la laitue et de la tomate contre *Botrytis cinerea*, du poivron contre *Phytophthora capsici* et de la vigne contre *Plasmopara viticola*, mieux que les expositions conventionnelles pour la même quantité d'énergie délivrée et la même longueur d'onde. Cette découverte a ouvert la voie à l'utilisation de flashes d'UV-C comme éliciteur physique dans les conditions de culture, y compris en plein champ. Des lampes ont été développées pour être portées par des tracteurs (figure 1).



Figure 1 : Version professionnelle d'un système de traitement des vignes par flashes d'UV-C (UV Boosting).

L'objectif de cette synthèse est de présenter : 1/ quelques résultats marquants obtenus dans le cadre du projet CASDAR OïdUV montrant le potentiel de protection de la vigne (plein champ), de la tomate et du rosier (serre) contre l'oïdium par les flashes d'UV-C dans des conditions proches de celles de cultures professionnelles, 2/ les premiers résultats d'une analyse de transcriptomique réalisée sur *Arabidopsis thaliana* L. Des données complémentaires notamment de photosynthèse nette et de fluorescence de la chlorophylle ont été obtenues afin de confirmer que l'application des flashes d'UV-C n'exerce pas d'effets négatifs sur la croissance chez les plantes. Ces résultats ne sont pas présentés dans cette synthèse mais ont été publiés sur vigne (Ledermann *et al.*, 2021), tomate (Urban *et al.*, 2022a) et rosier (Urban *et al.*, 2023a).

2. Matériels et méthodes

2.1 Lampes utilisées

La lumière UV-C a été produite par un système composé de dix lampes UV-C à amalgame (OSRAM HNSL, 95 W, 254 nm) dans un cadre en aluminium de 60 x 60 cm, spécialement conçu pour fournir des flashes de 1 s dans les conditions de serre et de champ (UV Boosting, Boulogne-Billancourt, France). Le spectre a été mesuré par un capteur UV (photodiode OSI UV-20 TO-8) et a confirmé l'existence d'un pic majeur à 254 nm. L'énergie perçue par les plantes dépend de la distance entre la source d'UV-C et les plantes et les mesures d'énergie lumineuse ont été effectuées avec un joulemètre portable (Gentec Electro-optics Inc., Québec, Canada). Des doses hormétiques spécifiques ont été déterminées pour chaque essai. Les premiers traitements UV-C ont été effectués avant le développement de la maladie et répétés ensuite à peu près tous les 10 jours. Un seul flash a été appliqué sur *Arabidopsis thaliana* L.

2.2 Essai sur vigne

Les essais ont été conduits entre 2019 et 2021. En 2020, un essai efficacité a été mis en place sur 'Chardonnay' dans les costières de Nîmes, France. La distance de plantation était de 2,25 m x 1 m. Les conditions environnementales de la saison ont entraîné une pression importante de l'oïdium.

Le plan expérimental comprenait 4 modalités d'essai : un témoin non traité, une référence soufre toute la saison, une modalité soufre uniquement à la floraison, et une modalité UV-C avec ajout de soufre à la floraison. Les traitements ont été réalisés tous les 10 jours en moyenne à partir de mi-avril. Chaque modalité a été répétée 3 fois dans la parcelle et chaque placette a été comparée à ses témoins adjacents.

Les symptômes d'oïdium ont été évalués sur feuilles et grappes les 9 juin, 18 juin et 3 juillet 2020. La fréquence et la sévérité des symptômes ont été relevés sur 50 feuilles et sur 50 grappes. L'évolution des symptômes d'oïdium a été très importante entre la première et la dernière notation, atteignant 70 % de destruction sur grappe dans le témoin au 3 juillet.



2.3 Essai sur tomate

L'étude a été réalisée sur trois cultivars, 'Cauralina' (très sensible), 'Clodano' (sensible) et 'Brioso' (tolérant) de plants de tomates cultivés dans une serre de 230 m² du Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes (CTIFL) de Bellegarde, France.

Les graines ont été semées le 8 octobre et les plants greffés le 26 octobre 2020 (deux greffons par porte-greffe). La plantation a été réalisée le 17 novembre 2020 dans des plaques de laine de roche à une densité de 2,4 plantes.m⁻² pour 'Cauralina' et 'Clodano', et de 3,5 plantes.m⁻² pour 'Brioso', dans des conditions très similaires à celles rencontrées dans les serres commerciales. Chaque parcelle était composée de 6 x 2 plantes. Il y avait six parcelles par cultivar, trois pour les plantes traitées aux UV-C, trois pour les contrôles. La fertirrigation a été effectuée selon un programme standard de fertirrigation des tomates pour les conditions de serre hors sol. La température de chauffage a été fixée à 15 °C/16 °C pendant la nuit et à 18 °C/19 °C pendant la journée.

Le système d'apport des flashes d'UV-C était transporté par un chariot avançant à une vitesse de 0,7 km.h⁻¹, délivrant 600 J.m⁻² en une seconde (1 s, plantes à 10 cm) au niveau de la hauteur moyenne de la culture (entre les feuilles 6 et 12, en comptant à partir de l'apex). Quatre traitements ont été effectués, tous les 10 jours, du 10 mai au 25 juin 2021.

La maladie a pu se développer naturellement et les premiers symptômes ont été observés vers la mi-mai. Les plantes témoins non traitées et les plantes traitées avec des flashes d'UV-C ont partagé le même espace. La sévérité a été évaluée à partir de photos prises sur les folioles (n = 30).

2.4 Essai sur rosier

Les effets des flashes d'UV-C sur la sévérité des symptômes ont été étudiés sur les cultivars de rosier 'Invitation' (très sensible), 'Giardina' (sensible) et 'London eye' (tolérant). Les flashes d'UV-C ont été délivrés manuellement à l'aide d'un appareil délivrant 600 J.m⁻² en une seconde au niveau de la hauteur supérieure de la culture. Les flashes d'UV-C ont été appliqués tous les 10 jours de mars 2021 à juillet 2021 sur des plantes âgées de deux ans cultivées sous serre dans de la perlite (températures allant de 8 °C à 23 °C en mars et de 18 °C à 33 °C en juillet). Dans l'une des modalités testées, les flashes d'UV-C étaient associés à des chitooligosaccharides et à des oligogalacturonides (COS-OGA) commercialisés par Syngenta France (Saint-Sauveur, France). La maladie a pu se développer naturellement et les premiers symptômes ont été observés dès mars 2021. L'intensité de l'infection a été évaluée sur une échelle de 0 à 3. Les récoltes ont été comptabilisées tout au long de l'essai.

2.5 Essai RNAseq sur *Arabidopsis thaliana* L.

Des plantes d'*Arabidopsis thaliana* L. ont été cultivées pendant 5 semaines dans un phytotron dans des conditions constantes : rayonnement photosynthétiquement actif de 50 μmol photons.m⁻².s⁻¹, photopériode de 12 h/12 h, températures jour/nuit de 21 °C/20 °C. Sur la base d'essais préliminaires, nous avons constaté qu'une dose de 200 J.m⁻² d'UV-C dans le phytotron était efficace pour stimuler les défenses des plantes. Les plantes traitées ont été soumises à cette dose délivrée sous la forme d'un flash de 1 s. Les feuilles des plantes traitées et non traitées aux UV-C ont été récoltées 4 h après le traitement aux UV-C et congelées immédiatement dans de l'azote liquide avant d'être stockées à -80 °C. Les échantillons congelés ont été broyés dans un mortier stérile à l'aide d'azote liquide. Les ARN totaux ont été extraits des feuilles broyées à l'aide du kit RNeasy Plant (QIAGEN France S.A.S, Courtaboeuf, France), en suivant le protocole du fabricant. Les ARN ont été quantifiés avec le fluorimètre Qbit 4 (Thermo Scientific, Wilmington, NC, USA) et la qualité des ARN a été évaluée sur un analyseur de fragments (Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA). Tous les ARN avaient un score d'intégrité de l'ARN (RIN) de ≥ 7. La préparation des bibliothèques et l'analyse RNA-seq ont été réalisées par BGI Tech Solution (Hong Kong, Chine) à l'aide d'une plateforme DNBSEQ. Les données RNAseq ont été analysées à l'aide des outils Dr Tom (BGI Genomics, Shenzhen, Chine).

3. Résultats

3.1 Résultats obtenus sur vigne

Les fréquences et sévérités des symptômes ont tendance à être plus faibles pour la modalité UV-C + soufre à la floraison que pour la modalité soufre seul à la floraison (figure 2). Cette tendance n'est toutefois pas confirmée statistiquement. Au 3 juillet, les fréquences et intensités d'attaques sont très élevées pour toutes les modalités. Seule la modalité soufre seule se démarque au niveau de la sévérité.

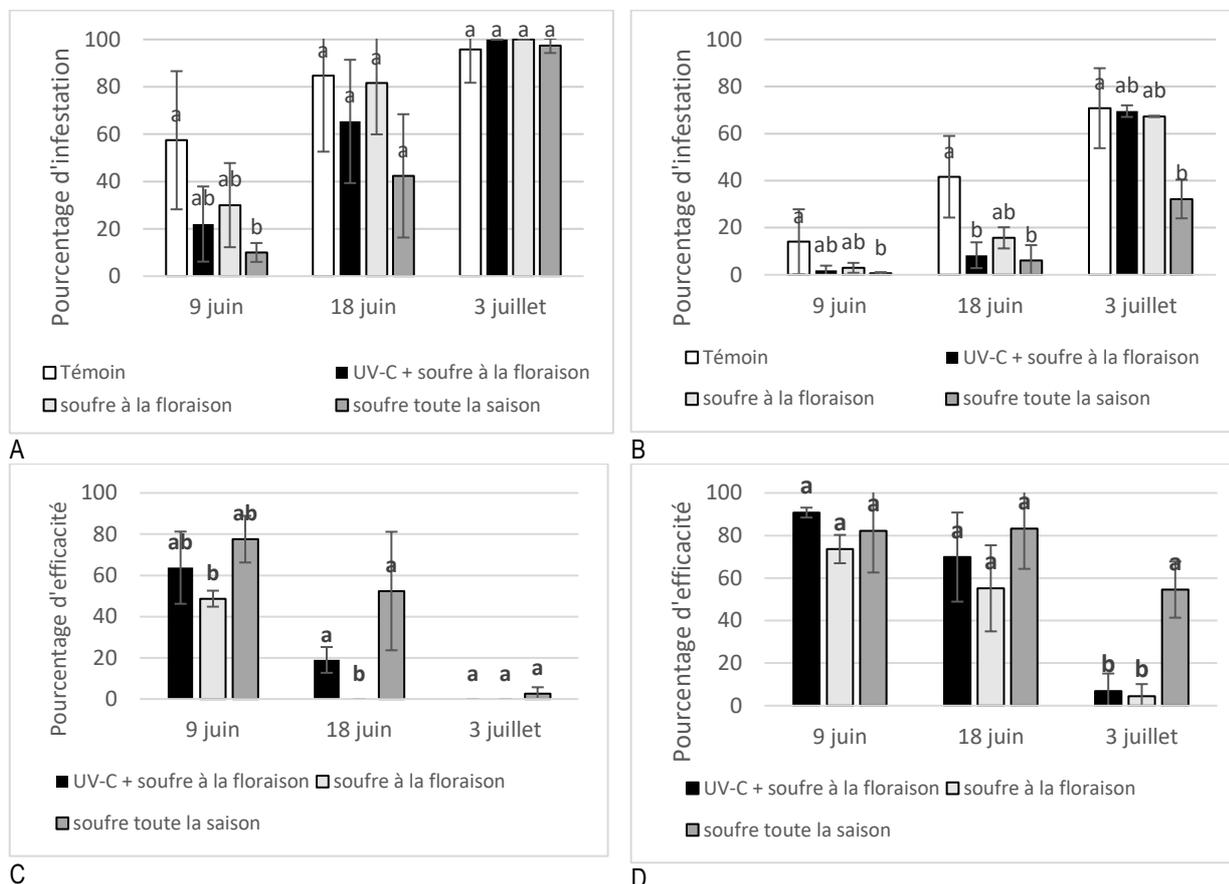


Figure 2 : Fréquence (A) et sévérité (B) des symptômes d'oïdium sur grappes de 'Chardonnay'. Les figures 2C (fréquence) et 2D (sévérité) représentent les efficacités des modalités testées comparées à leurs témoins adjacents respectifs. Les données représentent les moyennes et les barres d'erreurs les écarts types standards. Des lettres différentes à la même date indiquent des différences significatives au seuil de $p = 10\%$ (test de Kruskal-Wallis).

L'oïdium étant une maladie à foyer, tous les témoins non traités ne montrent pas les mêmes sévérités de symptômes, il est donc nécessaire d'observer les efficacités des placettes comparées à leur témoins proches. Les efficacités en termes de fréquence de la modalité avec ajout d'UV-C sont meilleures que celles sans les UV-C lors des deux premières dates de notation. L'efficacité est encore présente au 18 juin alors qu'il n'y a plus d'efficacité pour la modalité soufre à la floraison sans ajout d'UV-C. L'efficacité avec ajout d'UV-C n'atteint cependant pas l'efficacité du soufre toute la saison, et compte tenu de la forte pression début juillet, plus aucune efficacité n'est observable par la suite.

3.2 Résultats obtenus sur tomate

La sévérité de la maladie a fortement diminué dans 'Cauralina' jusqu'au 2 juin et dans 'Clodano' jusqu'au 21 juin (figure 3). En raison de la présence de plantes non traitées servant de contrôle, la pression de l'oïdium a augmenté au point qu'il n'y avait pas de différence de sévérité entre les plantes traitées et non traitées dans 'Cauralina' le 9 juin, et dans 'Clodano' le 6 juillet. Les différences de comportement sont attribuables aux différences de sensibilité à l'oïdium entre les deux cultivars. Dans 'Brioso', un cultivar



tolérant, un effet substantiel était encore observable le 19 juillet, mais la sévérité de la maladie est restée bien en dessous de 8 % dans le contrôle non traité tout au long de l'essai (figure 3).

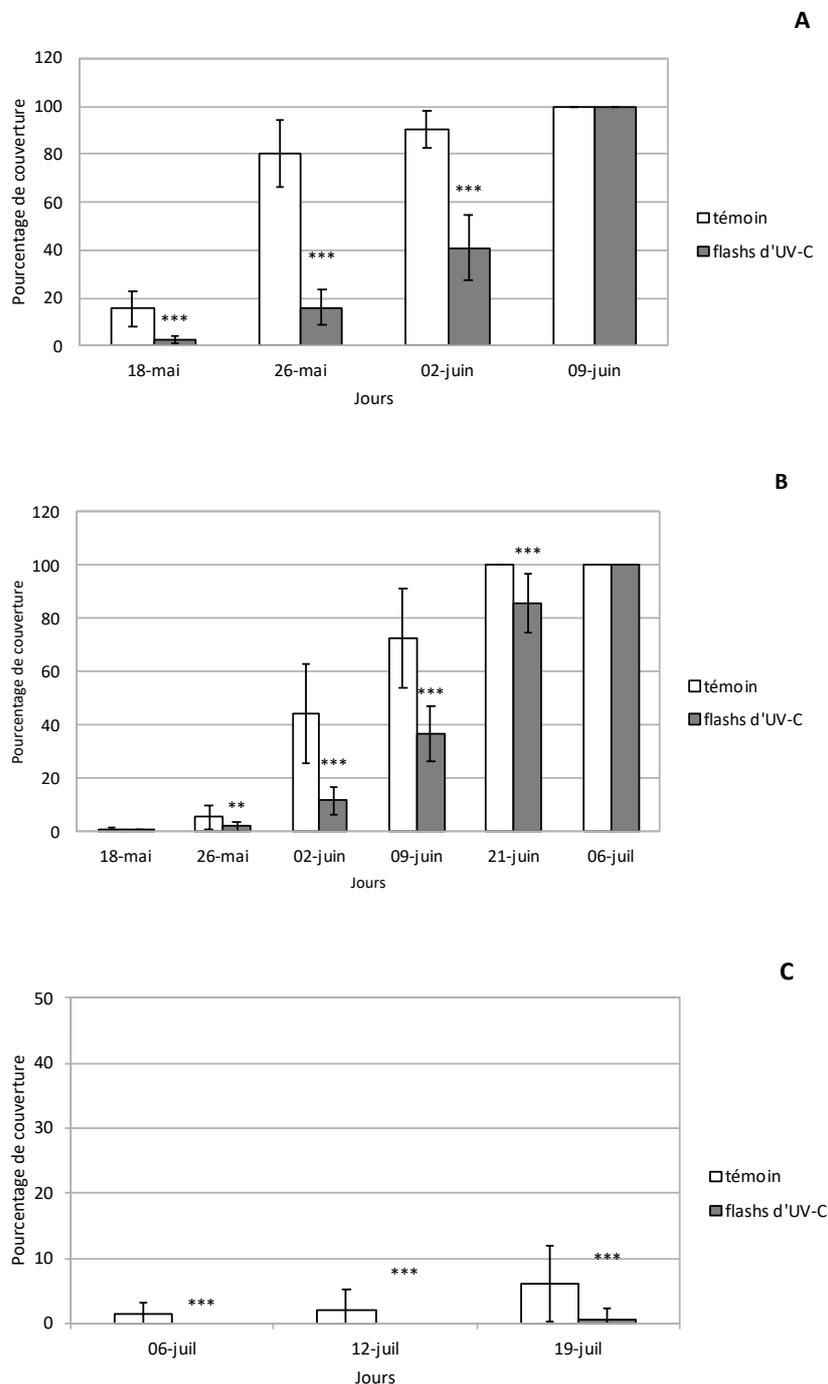


Figure 3 : Sévérité des symptômes d'oïdium sur les folioles de tomates, (A) 'Cauralina', (B) 'Clodano' et (C) 'Brioso'. Les données représentent les moyennes et les barres les erreurs standard. ** et *** indiquent des différences significatives à date donnée, aux seuils de $p = 1\%$ et $0,1\%$, respectivement (test de Kruskal-Wallis).

3.3 Résultats obtenus sur rosier

Les flashes d'UV-C ont réduit de plus de trois fois la proportion de plantes sévèrement affectées dans 'Invitation' et les a totalement supprimées dans 'Giardina' et 'London eye'. Il y avait plus de 80 % de plantes avec un score de 1 ou moins chez 'Giardina' traité par flashes d'UV-C et environ 97 % dans 'London eye' (figure 4). Les traitements par flashes d'UV-C ont considérablement réduit la proportion de roses coupées déclassées dans tous les cultivars et ont donc augmenté la proportion de roses coupées

commercialisables de +15 % dans 'London eye' à +82 % dans 'Invitation' (figure 5). Les flashes d'UV-C ont en plus augmenté le nombre total de tiges, renforçant ainsi l'effet positif sur le rendement commercial de la diminution des symptômes de maladie.

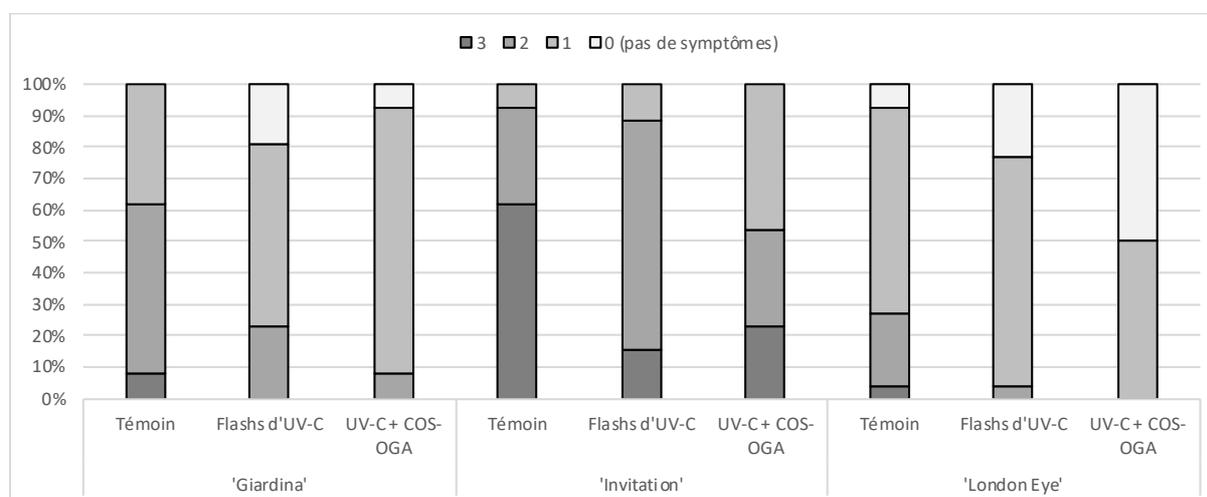


Figure 4 : Effet des flashes d'UV-C, éventuellement combinés à l'application de COS-OGA, sur la sévérité des symptômes d'oïdium. Les différences sont significatives au seuil de $p = 5\%$ au moins (test de Kruskal-Wallis) entre les deux traitements et le témoin pour 'Giardina' et 'Invitation', mais uniquement entre UV-C + COS-OGA et le témoin pour 'London eye'. Pas de différences significatives entre flashes d'UV-C et UV-C + COS-OGA pour aucun des trois cultivars.

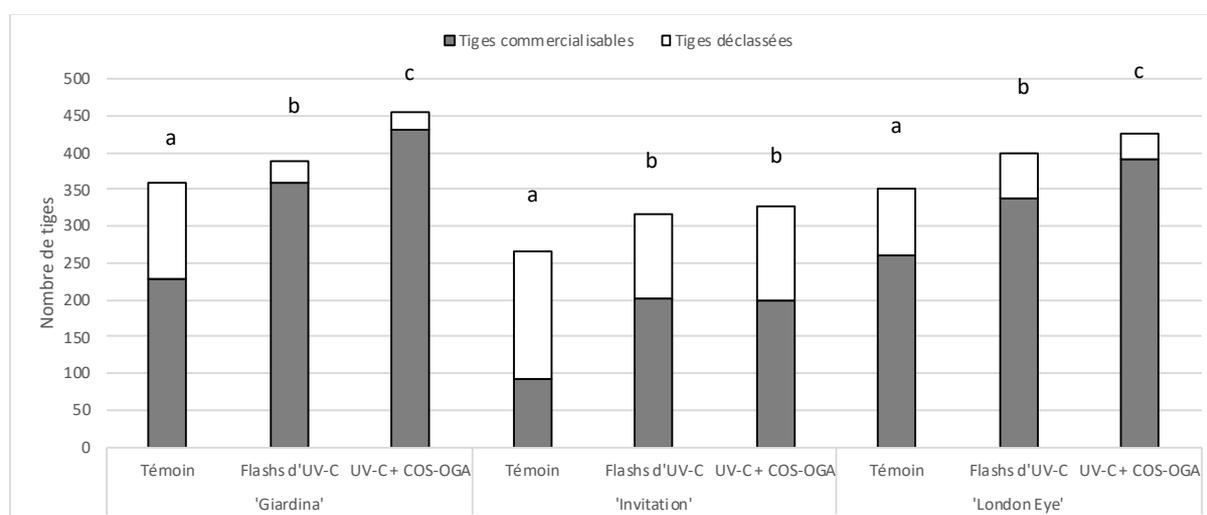


Figure 5 : Effet des flashes d'UV-C, éventuellement combinés à l'application de COS-OGA sur le rendement et la qualité chez le rosier. Pour chaque cultivar, des lettres différentes indiquent des différences significatives au seuil $p = 0,1\%$ pour la production de tiges commercialisables entre mai et juillet 2021 (test Chi2).

3.4 Résultats de RNAseq obtenus sur *Arabidopsis thaliana* L.

Quatre heures après que les plantes ont été traitées par des éclairs de lumière UV-C, plusieurs gènes clés de la synthèse de l'acide salicylique ont été régulés à la hausse (tableau 1), notamment ISOCHORISMATE SYNTHASE (ICS1) et ENHANCED DISEASE SUSCEPTIBILITY 5 (EDS5) (Ding et Ding, 2020). Les gènes associés à la méthylation, à l'hydroxylation, à la glycosylation et à la sulfonation ont également été fortement régulés à la hausse, reflétant sans doute la nécessité de gérer les fortes concentrations d'acide salicylique dans les plantes traitées aux UV-C. L'expression du gène NPR1 est



légèrement surexprimée. Au contraire des gènes PR1 et PR3, l'expression des gènes PR2, PR4 et PR5 est nettement surexprimée. Ces différences peuvent simplement refléter des différences dans les dynamiques d'expression parmi les gènes en aval de la voie de signalisation de l'acide salicylique. Quoiqu'il en soit, les changements transcriptionnels observés indiquent clairement que la voie de signalisation de l'acide salicylique a été stimulée par les flashes de lumière UV-C. Ceci est d'autant plus évident si l'on considère les gènes associés à la synthèse de l'acide N-hydroxy-pipécolique, ALD1 (AGD2-LIKE DEFENSE PROTEIN 1) et SARD4 (SYSTEMIC ACQUIRED RESISTANCE DEFICIENT 4), et SAR.

Tableau 1 : Quelques changements transcriptionnels induits 4 h après un flash unique de lumière UV-C chez *Arabidopsis thaliana* L.

GENE	LOCUS	FULL NAME	LOG ₂ FOLD CHANGE	Q VALUE	BIOLOGICAL PROCESS
SID2 (ICS1)	AT1G74710	ISOCHORISMATE SYNTHASE	1.07	2.7 10 ⁻⁸	Synthesis of SA
EDS5	AT4G39030	ENHANCED DISEASE SUSCEPTIBILITY 5	1.40	6.3 10 ⁻¹³	Synthesis of SA
	AT1G15125	S-ADENOSYL-L-METHIONINE-DEPENDENT METHYLTRANSFERASE	1.98	1.0 10 ⁻⁴	Synthesis of MeSA
DMR6	AT5G24530	DOWNY MILDEW RESISTANCE 6	0.69	0.01	SA-5 hydrolase
DLO1	AT4G10500	DMR6-LIKE OXYGENASE 1	2.33	8.3 10 ⁻¹¹	SA-3 hydrolase
UGT73C1	AT2G36750	UDP-DEPENDENT GLYCOSYLTRANSFERASE 73C1	2.26	1.7 10 ⁻¹⁰	SA glycosylation (see also UGT76B1 below)
SOT12	AT2G03760	ARABIDOPSIS THALIANA SULFOTRANSFERASE 1	2.57	6.6 10 ⁻⁶³	SA sulfonation
NPR1	AT1G64280	ARABIDOPSIS NON EXPRESSER OF PR GENES 1	0.31	0.001	Hub for defense and tolerance responses
PR1	AT2G14610	PATHOGENESIS RELATED 1	NA	NA	Defense responses, SAR
PR2	AT3G57260	PATHOGENESIS RELATED 2	1.50	6.9 10 ⁻⁷	Response to cold, SAR
PR3	AT3G12500	PATHOGENESIS RELATED 3	NA	NA	Defense response to fungi
PR4	AT3G04720	PATHOGENESIS RELATED 4	1.32	8.7 10 ⁻⁴	Defense responses, SAR
PR5	AT1G75040	PATHOGENESIS RELATED 5	2.09	7.0 10 ⁻¹⁶	Defense responses, SAR
ALD1	AT2G13810	AGD2-LIKE DEFENSE PROTEIN 1	2.52	3.4 10 ⁻⁴	Synthesis of N-hydroxy-pipecolic acid
SARD4	AT5G52810	SYSTEMIC ACQUIRED RESISTANCE DEFICIENT 4	0.58	3.9 10 ⁻⁵	Synthesis of N-hydroxy-pipecolic acid
FMO1	AT1G19250	FLAVINE-DEPENDENT MONOOXYGENASE 1	NA	NA	Synthesis of N-hydroxy-pipecolic acid
UGT76B1	AT3G11340	UDP-DEPENDENT GLYCOSYLTRANSFERASE 76B1	2.80	1.6 10 ⁻²⁰	N-hydroxy-pipecolic acid homeostasis



4. Discussion

4.1 Les flashes d'UV-C appliqués de manière préventive réduisent la sévérité des symptômes de maladie chez la vigne, la tomate, le rosier

Un programme de traitement basé sur des flashes d'UV-C, répétés tous les 10 jours, est capable de stimuler les défenses de la vigne 'Chardonnay' contre l'oïdium dans les conditions du vignoble. Les observations faites sur tomate et sur rosier en serre confirment le potentiel de stimulation des défenses contre l'oïdium des flashes d'UV-C mis en évidence sur vigne. Elles sont cohérentes avec les observations faites sur fraisier (Aarouf et al., 2020). La nécessité de réaliser des traitements préventifs pour une meilleure efficacité montre que **les flashes d'UV-C ont avant tout un effet de stimulation des défenses.**

Nos observations sur rosier montrent par ailleurs que **l'efficacité des flashes d'UV-C peut encore être améliorée lorsque ces derniers sont associés à d'autres formes de traitement de protection.**

Cependant, en présence d'une forte pression de la maladie, comme dans l'essai sur tomate où une importante source d'inoculum a été maintenue dans les plantes témoin non traitées, le contrôle de la maladie peut ne pas être suffisant à long terme.

4.2 Le niveau de ressources carbonées détermine l'efficacité des traitements au-delà de la stimulation des défenses

Les grappes ont été nettement moins touchées que les feuilles par l'oïdium, et les traitements par flashes d'UV-C ont été plus efficaces pour les grappes que pour les feuilles. Une explication possible est que la charge d'inoculum sur les feuilles est plus faible dans les plantes traitées avec des flashes d'UV-C. Une autre hypothèse est que les baies sont intrinsèquement mieux protégées contre l'oïdium que les feuilles en raison d'un plus haut niveau de ressources carbonées. Les fruits accumulent les sucres solubles au détriment des feuilles matures. Le rôle des sucres dans les plantes vis-à-vis des pathogènes, et notamment des champignons, n'est pas facile à préciser. D'une part, les champignons, comme *Erysiphe necator*, se nourrissent de sucres solubles présents dans les cellules hôtes. On pourrait donc s'attendre à ce qu'*Erysiphe necator* cible les fruits de préférence aux feuilles. D'autre part, les sucres sont des précurseurs pour la synthèse de métabolites secondaires, et beaucoup de ces derniers sont des composés de défense. Les écologistes ont longtemps interprété l'équilibre entre les fonctions de croissance et de défense en termes de compétition pour les ressources ou d'allocation optimale (Herms et Mattson, 1992). Selon notre hypothèse, la forte concentration en sucres des baies de raisin a agi plus en faveur des défenses que comme un facteur positif pour le développement de l'oïdium. Il faut souligner que les concentrations en sucres solubles à maturité sont particulièrement élevées dans les baies de raisin (16,5 à 26,3 g/100 g matière fraîche, MF) par rapport à d'autres fruits charnus comme la tomate (1,4 à 6,1 g/100 g MF) ou la pêche (2,2 à 20 g/100 g MF) (Dai et al., 2016). Il ne s'agit donc peut-être pas d'une caractéristique générale des fruits.

Les observations réalisées sur vigne sont à mettre en perspective avec des observations réalisées sur tomate en 2020 (Urban et al., 2022a). Ces dernières avaient montré que la sévérité de l'oïdium dans les feuilles était positivement corrélée avec la charge en fruits (responsable du vidage des feuilles de leurs réserves en sucres) et que l'efficacité des traitements par flashes d'UV-C était corrélée négativement avec la charge. Selon Walters et al., (2005, 2013 et Walters et Fontaine (2009), une résistance efficace et durable des plantes est conditionnée par le niveau des ressources en sucres qui peuvent être mobilisées pour synthétiser les composés et les structures nécessaires à la défense. **Il ne suffit pas de stimuler efficacement les défenses, il faut aussi s'assurer de maintenir des ressources carbonées suffisantes dans les organes de la plante qu'on cherche à protéger.**



4.3 Les doses hormétiques de flashes d'UV-C ne réduisent pas la photosynthèse et la production ; ils peuvent même agir positivement (exemple du rosier)

Nos observations montrent que des doses efficaces de flashes d'UV-C pour stimuler les défenses des plantes n'entraînent pas des effets négatifs sur la photosynthèse ou le rendement (Aarouf *et al.*, 2020 ; Ledermann *et al.*, 2021, Urban *et al.*, 2022a, Urban *et al.*, 2023b), comme on pourrait s'y attendre d'un processus stimulant l'acide salicylique et la résistance systémique acquise dans les plantes (Urban *et al.*, 2022b). Tout en partageant la plupart des caractéristiques des inducteurs chimiques de la résistance des plantes qui stimulent l'acide salicylique, comme l'ASM (Urban *et al.*, 2022b), **les flashes d'UV-C se distinguent par le fait que l'amélioration de l'immunité ne se fait pas au prix d'une réduction de la croissance et du rendement.** Les flashes d'UV-C peuvent même agir positivement, comme cela a été vu sur rosier dans le cadre de ce projet.

4.4 Les flashes d'UV-C stimulent la voie de l'acide salicylique et la protéine NPR1 qui est le hub orchestrant les mécanismes d'immunité et les tolérances aux stress abiotiques

Les mécanismes de perception des UV-C et des voies de signalisation, de régulation et de métabolisme impliquées en aval ne sont pas entièrement élucidés, même s'il existe des preuves que la lumière UV-C augmente la teneur en acide salicylique dans les plantes (Urban *et al.*, 2018 ; Urban *et al.*, 2023b) et que la protéine UVR8, le photorécepteur de la lumière UV-B, est impliqué dans la réception des flashes d'UV-C, alors que les expositions conventionnelles à la même dose ne sont pas perçues par UVR8 (Aarouf *et al.*, 2022). Nous apportons ici des preuves, à partir d'une analyse RNAseq réalisée sur *Arabidopsis thaliana* L., que **les flashes d'UV-C stimulent la synthèse d'acide salicylique et d'acide N-hydroxy-pipécolique, qui sont centraux dans la résistance systémique acquise, le principal système immunitaire des plantes.** Ceci explique pourquoi **les flashes d'UV-C n'ont pas besoin d'être fournis à des couverts végétaux entiers pour être efficaces** et qu'ils ont un très large spectre d'action (caractéristiques de la résistance systémique acquise).

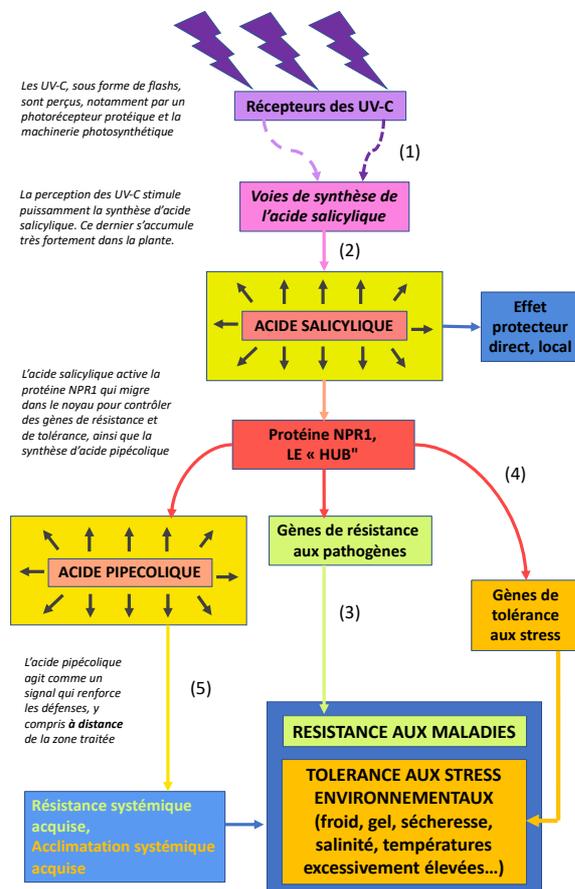


Figure 6 : Vision simplifiée de l'effet des flashes d'UV-C sur les défenses et tolérances des plantes.



L'acide salicylique agit fondamentalement en activant la protéine NPR1, un facteur de régulation majeur dans le contrôle de nombreux gènes. Il est de plus en plus communément admis que NPR1 constitue non seulement la plaque tournante dans les réponses immunitaires déclenchées par l'acide salicylique, mais qu'elle orchestre également la tolérance des plantes à différentes formes de stress abiotique, y compris les températures sous-optimales, le gel, la sécheresse et la salinité élevée (Urban *et al.*, 2022b). Sur la base d'observations préliminaires réalisées entre autres sur la vigne (non publiées) et au regard de nos observations sur rosier, nous formulons l'hypothèse que **les flashes de lumière UV-C agissent non seulement comme un éliciteur physique mais aussi comme un biostimulant**, en activant ou stimulant le système central de contrôle des réponses des plantes aux agresseurs et aux stress, et de leurs interactions (Fig. 6).

5. Conclusion

Les flashes d'UV-C constituent une méthode purement physique de stimulation de la voie de l'acide salicylique et donc de la résistance systémique acquise. Ils représentent une méthode de traitement essentiellement préventive, particulièrement intéressante car applicable quelles que soient les conditions météorologiques, ne laissant aucun résidu sur les cultures et le sol, et aisément combinable à toutes les autres méthodes de traitement qui existent.

Ce dernier point est sans doute très prometteur. Il y a probablement un intérêt considérable à réaliser plus de tests à l'avenir et améliorer notre compréhension de ce que peuvent apporter des combinaisons de solutions de traitement des cultures intégrant les flashes d'UV-C.

Ensuite, notre horizon ne devrait pas se limiter aux seuls effets de stimulation des plantes. Il faudrait, pour une efficacité de protection maximale, ne pas se limiter à la seule stimulation des défenses. Il serait possible de développer des stratégies de conduite des cultures visant à assurer dans les organes des niveaux de ressources carbonées suffisants pour les synthèses de composés et de structures (utilisés dans les mécanismes de défense). Cette recommandation est sans doute valable pour d'autres éliciteurs que les flashes d'UV-C.

L'effet biostimulant des flashes d'UV-C n'était pas attendu au début de ce projet. Au regard des enjeux et de ce que nous avons appris, il paraît essentiel non seulement de continuer à approfondir notre connaissance des mécanismes de perception et de signalisation des flashes d'UV-C en direction des défenses mais d'explorer également le potentiel de ces derniers pour promouvoir les tolérances des plantes aux différentes formes de stress abiotique. Les épisodes de stress ont en effet commencé à augmenter en fréquence, en intensité et en durée du fait du changement climatique et ils menacent directement la productivité des cultures, la sécurité alimentaire mondiale et la survie des producteurs.

Ethique

Les auteurs déclarent que les expérimentations ont été réalisées en conformité avec les réglementations nationales applicables.

Déclaration sur la disponibilité des données et des modèles

Les données qui étayent les résultats évoqués dans cet article sont accessibles sur demande auprès de l'auteur de correspondance de l'article.

Déclaration relative à l'Intelligence artificielle générative et aux technologies assistées par l'Intelligence artificielle dans le processus de rédaction.

Les auteurs n'ont pas utilisé de technologies assistées par intelligence artificielle dans le processus de rédaction.

ORCID des auteurs (facultatif)

Laurent Urban : 0000-0002-6395-5379



Contributions des auteurs (obligatoire)

Tous les auteurs ont contribué à la conception des essais, à leur réalisation ainsi qu'à l'exploitation des données obtenues. Laurent Urban est le principal rédacteur de cet article.

Déclaration d'intérêt

Jawad Aarouf et Laurent Urban déclarent être les inventeurs du procédé à base de flashes d'UV-C et les co-fondateurs de la start-up UV Boosting qui le développe au niveau commercial. D'autre part, les auteurs déclarent être détenteurs de parts dans la start-up UV Boosting, ainsi que l'université d'Avignon.

Remerciements et déclaration de soutien financier

Cette étude a été réalisée avec le soutien financier du Ministère français de l'Agriculture et de l'Alimentation dans le cadre du programme CASDAR (projet OïdUV), du Fonds Européen de Développement Régional, de l'Etat français, de la Région Sud Provence-Alpes-Côte d'Azur, du Conseil Départemental du Vaucluse et de la Communauté Urbaine d'Avignon. Les auteurs remercient Hugo Goncalves de la société UV Boosting de Saint-Nom-la-Bretèche, France, pour le suivi des systèmes utilisés pour traiter les cultures avec des UV-C.

Références bibliographiques :

- Aarouf J., Urban L., 2020a. Flashes of UV-C light: An innovative method for stimulating plant defences. *PLoS One* 15: e0235918.
- Aarouf J., Goncalves H., Ledermann L., Matton Y., Lizzi Y., Junglee, S., Suchail S. Urban, L., 2020b. Simulation des défenses du fraisier par les flashes d'UV-C. *Phytoma* 732, 48–51.
- Aarouf J., Ben Hdech D., Diot A., Bornard I., Lauri F., Urban L., 2022. Flashes of UV-C light are perceived by UVR8, the photoreceptor of UV-B light. *Journal Plant Science and Phytopathology* 6, 151-153.
- Dai Z., Wu, H., Baldazzi V., van Leeuwen C., Bertin N., Gautier H., Duchêne E., Delot S., Lescourret F. 2016. Inter-species comparative analysis of components of soluble sugar concentration in fleshy fruits. *Frontiers in Plant Science* 7, 649.
- Demkura P.V., Ballaré C.L., 2012. UVR8 Mediates UV-B-Induced Arabidopsis Defense Responses against *Botrytis cinerea* by Controlling Sinapate Accumulation. *Molecular Plant* 5, 642–652.
- Ding P., Ding Y. 2020. Stories of salicylic acid: a plant defense hormone. *Trends in Plant Science* 25, 549-565.
- Herms D.A., Mattson W.J., 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67, 283-335.
- Huché-Thélier L., Crespel L., Gourrierc J.L., Morel P., Sakr S., Leduc N., 2016. Light signaling and plant responses to blue and UV radiations—Perspectives for applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany* 121, 22–38.
- Ledermann L., Daouda S., Gouttesoulard C., Aarouf J., Urban L., 2021. Flashes of UV-C light stimulate defenses of *Vitis vinifera* L. 'Chardonnay' against *Erysiphe necator* in greenhouse and vineyard conditions. *Plant Disease* 105, 2106-2113.
- Onofre R. B., Gadoury D. M., Stensvand A., Bierman A., Rea M., Peres N. A., 2021. Use of ultraviolet light to suppress powdery mildew in strawberry fruit production fields. *Plant Disease* 105, 2402-2409.
- Patel J. S., Radetsky L. C., Nagare R., Rea M. S., 2020. Nighttime application of UV-C to control cucumber powdery mildew. *Plant Health Progress* 21, 40-46.
- Teramura A.H., Sullivan J.H., 1994. Effects of UV-B radiation on photosynthesis and growth of terrestrial plants. *Photosynthesis Research* 39, 463–473.



Urban L., Sari D. C., Orsal B., Lopes M. M. D. A., Miranda R., Aarouf J., 2018. UV-C light and pulsed light as alternatives to chemical and biological elicitors for stimulating plant natural defenses against fungal diseases. *Scientia Horticulturae* 235, 452-459.

Urban L., Aarouf J., Rigaud M., Rosso L., Bidel L., Lauri F., Tisiot. R., 2022a. Flashes of UV-C light: a powerful new method for stimulating plant defenses against powdery mildew of tomato plants grown in soilless greenhouse conditions. *Acta Horticulturae In press*

Urban L., Lauri F., Ben Hdech D., Aarouf J., 2022b. Prospects for Increasing the Efficacy of Plant Resistance Inducers Stimulating Salicylic Acid. *Agronomy* 12, 3151

Urban L., Aarouf J., Lauri F., Rigaud M., Ronco L., Coutand J., 2023a. Flashes of UV-C light improve tolerance to powdery mildew of rose plants. Submitted for oral presentation to the IOBC-WPRS WGs "Integrated Control in Protected Crops, Temperate Climate" and "Integrated Control in Protected Crops, Mediterranean Climate".

Urban L., Aarouf J., Lauri F., 2023b. Flashes of UV-C light, a newcomer among plant resistance inducers and stimulants of plant tolerance against abiotic stress, with unique features. VI IOBC-WPRS meeting on biocontrol. 6 to 9 June, 2023a. Wageningen, The Netherlands. Poster.

Walters D., Walsh D., Newton A., Lyon G., 2005. Induced resistance for plant disease control: maximizing the efficacy of resistance elicitors. *Phytopathology* 95, 1368-1373.

Walters D. R., Fountaine, J.M., 2009. Practical application of induced resistance to plant diseases: an appraisal of effectiveness under field conditions. *Journal of Agricultural Science* 147, 523-535.

Walters D. R., Ratsep J., Havis N.D., 2013. Controlling crop diseases using induced resistance: challenges for the future. *Journal of Experimental Botany* 64, 1263-1280.

Yalpani N., Enyedi A.J., Leon J., Raskin I., 1994. Ultraviolet light and ozone stimulate accumulation of salicylic acid, pathogenesis-related proteins and virus resistance in tobacco. *Planta* 193, 372-376.



Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 4.0)

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue *Innovations Agronomiques* et son DOI, la date de publication.