



**HAL**  
open science

# Adaptation des agents pathogènes et physiopathologie de la vigne face aux changements de l'environnement

Chloe E. L. Delmas

► **To cite this version:**

Chloe E. L. Delmas. Adaptation des agents pathogènes et physiopathologie de la vigne face aux changements de l'environnement. Sciences de l'environnement. Université de Bordeaux, 2021. tel-04066884

**HAL Id: tel-04066884**

**<https://hal.inrae.fr/tel-04066884>**

Submitted on 12 Apr 2023

**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.

Mémoire pour l'obtention de l'habilitation à diriger des recherches



## **Adaptation des agents pathogènes et physiopathologie de la vigne face aux changements de l'environnement**

Chloé Delmas

INRAE Bordeaux Nouvelle Aquitaine  
UMR 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble

2021

**Soutenue le 26 mai 2021 devant le jury composé de :**

- M. Christophe Bertsch (Université de Haute-Alsace), rapporteur
- Mme Élisabeth Fournier (INRAE), rapportrice
- M. Vivian Zufferey (Agroscope), rapporteur
- M. Pascal Frey (INRAE), examinateur
- Mme Nathalie Ollat (INRAE), examinatrice
- Mme Cécile Robin (INRAE), examinatrice, présidente du jury

Illustration sur la page de garde : limbe d'une feuille de vigne (*Vitis vinifera* cv. Sauvignon blanc) symptomatique de l'esca (©Chloé Delmas)

## SOMMAIRE - MEMOIRE SCIENTIFIQUE

<b>CONTEXTE.....</b>	<b>5</b>
<b>SYNTHESE DES TRAVAUX DE RECHERCHE .....</b>	<b>8</b>
PROBLEMATIQUE GENERALE .....	8
I.    CAPACITES ADAPTATIVES DES AGENTS PATHOGENES DE LA VIGNE A LEUR ENVIRONNEMENT .....	14
<i>Adaptation des agents pathogènes à la résistance variétale.....</i>	<i>14</i>
<i>Adaptation des agents pathogènes aux fongicides.....</i>	<i>19</i>
II.   PHYSIOPATHOLOGIE DE LA VIGNE : ETUDE D'UN SYSTEME VASCULAIRE A L'EPREUVE.....	22
<i>Adaptation de la vigne à la sécheresse .....</i>	<i>22</i>
<i>Importance de la mesure du potentiel hydrique et régulation du transport de l'eau chez la vigne .....</i>	<i>26</i>
<i>Rôle des propriétés des vaisseaux du xylème dans la sensibilité de la vigne aux agents pathogènes vasculaires et à la sécheresse.....</i>	<i>29</i>
<i>Impact de l'esca sur le fonctionnement hydraulique de la vigne .....</i>	<i>32</i>
III.  VULNERABILITE DE LA VIGNE AU STRESS MULTIPLE ET IMPACT DE LA SECHERESSE SUR LES INTERACTIONS PLANTES-PATHOGENES.....	41
<i>Synthèse quantitative de la littérature .....</i>	<i>41</i>
<i>Impact de la sécheresse sur l'oïdium de la vigne .....</i>	<i>43</i>
<i>Impact de la sécheresse sur le développement de l'esca de la vigne.....</i>	<i>47</i>
<b>PERSPECTIVES .....</b>	<b>52</b>
I.    ÉTUDIER LES RELATIONS ENTRE LE CLIMAT ET LES TRAITS DE VIE DES AGENTS PATHOGENES.....	53
<i>Synthèse de la littérature et méta-analyses .....</i>	<i>53</i>
<i>Phénologie des champignons phytopathogènes .....</i>	<i>56</i>
<i>Capacités adaptatives des agents pathogènes : approche expérimentale de type « common garden » .....</i>	<i>56</i>
II.   ÉTUDIER LA CONTRIBUTION RELATIVE DU CLIMAT DANS LE DEPERISSEMENT DES PLANTES PERENNES	59
<i>Rôle des facteurs climatiques dans le développement de l'esca et de la mortalité de la vigne .....</i>	<i>59</i>
<i>Ampleur du dépérissement de la vigne à l'échelle globale .....</i>	<i>60</i>
III.  ÉTUDIER LES PROCESSUS SOUS-JACENTS AUX INTERACTIONS VIGNE-ENVIRONNEMENT-PATHOGENES .....	61
<i>Impact de la sécheresse sur le développement de l'esca de la vigne : étude des processus moléculaires.....</i>	<i>61</i>
<i>Rôle des relations hydriques et minérales dans le développement de l'esca.....</i>	<i>62</i>
<i>Comparaison de la sensibilité d'une gamme de cépages aux maladies du bois au vignoble.....</i>	<i>63</i>
<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>65</b>

## Contexte

Mon parcours scientifique se caractérise par une diversité de sujets traités et de modèles d'études avec pour fil conducteur, tout au long de mes études puis de mes recherches, l'écologie et la biologie végétale. En particulier, je m'intéresse à l'étude des interactions biotiques, aux causes (écologiques, évolutives) de leur variabilité et à leurs impacts sur le fonctionnement des plantes et de leurs écosystèmes.

Cette partie introductive du mémoire me permet de présenter mon parcours en suivant la chronologie des différents projets et collaborations (ce qui ne sera pas le cas dans la synthèse de mon travail) ainsi que de contextualiser les différentes publications qui seront citées ici par leur numéro entre crochets telles qu'elles sont présentées dans la liste des publications en p. 87.

J'ai commencé mes travaux de recherche en écologie des communautés par un court séjour à l'UMR BIOGECO<sup>{1}</sup> puis à Toronto au Canada (York University) pour étudier l'écologie des espèces invasives via des approches de méta-analyses<sup>{2}</sup> et d'expérimentation en serre (compétition intra et inter-spécifique et taux de germination). Ces courtes expériences ont été fondatrices dans mon intérêt pour la recherche et pour les approches intégrées en écologie (associant études de terrain et en conditions contrôlées à des synthèses quantitatives) que je m'attache à développer. J'ai ensuite réalisé ma thèse sur l'écologie des interactions plantes-pollinisateurs et sur l'évolution du système de reproduction d'une plante pérenne à floraison massive (*Rhododendron ferrugineum*)<sup>{3-6,8,9}</sup> grâce à une étude de terrain dans les Pyrénées ariégeoises sous la direction d'André Pornon et Nathalie Escaravage (UMR EDB, Toulouse) et aidée de plusieurs stagiaires de licence et Master. Ce travail associait plusieurs disciplines allant de l'écologie (caractérisation des interactions plantes-pollinisateurs) à la biologie évolutive (évolution du système de reproduction du rhododendron) afin d'obtenir une compréhension intégrée de l'impact de la fragmentation des populations sur la reproduction du rhododendron. En janvier 2012, j'ai débuté mon premier post-doctorat à l'Université de Sydney (Australie) en collaboration avec Robert Kooyman et Maurizio Rossetto (Royal Botanical Garden Sydney) pour étudier (c.-à-d. compléter et analyser une base de données) la couleur et la taille des fleurs et des fruits de 2250 espèces d'angiospermes de la forêt tropicale australienne, habitat fragmenté à l'échelle du continent<sup>{16}</sup>. Ces travaux de thèse et de ce premier post-doc étaient dominés par la biologie de la pollinisation et les systèmes de reproduction des angiospermes, et concernaient des écosystèmes sauvages et des questions de recherche (très) fondamentales en écologie des interactions biotiques.

Mon entrée à l'INRA<sup>1</sup> en 2013 pour travailler sur l'écologie et l'évolution des interactions plantes-pathogènes<sup>{7,10;13}</sup> m'a permis certes un retour dans ma ville natale,

---

<sup>1</sup> INRAE depuis 2020 avec la fusion de l'INRA et de l'IRSTEA.

mais aussi de prendre le chemin d'une recherche plus appliquée, focalisée sur les écosystèmes agricoles - la vigne en l'occurrence. Mes questions de recherche ont donc évolué pour mêler recherche fondamentale et applications potentielles pour la profession viticole. Lors de mon post-doctorat de deux ans réalisé à l'UMR SAVE sous la direction de François Delmotte, avec l'appui technique de Isabelle Demeaux, la collaboration de Laurent Delière et du groupe « Evohé », j'ai donc étudié les capacités adaptatives des agents pathogènes de la vigne à différentes pressions de sélection (introduction de variétés résistantes et fongicides) grâce à la mise au point d'expérimentations en conditions contrôlées. Le modèle d'étude était certes différent des interactions plantes-pollinisateurs dans les Pyrénées et en forêt tropicale mais les questionnements associaient toujours l'écologie et l'évolution des interactions biotiques.

Suite à cette première expérience sur la vigne, j'ai eu à cœur de développer un projet de recherche mêlant l'étude des interactions biotiques et de la physiologie de la plante hôte, deux facettes d'une même problématique qui vise à étudier la santé de la vigne dans son environnement. Ce projet (nommé VIVALDI), qui a été financé par le LabEx COTE (U. de Bordeaux), a été fondateur pour mon projet de recherche actuel. Dans le projet VIVALDI nous avons étudié d'une part les capacités adaptatives d'un agent pathogène de la vigne à la température dans la continuité de mes travaux précédents, et d'autre part la vulnérabilité de la vigne face aux stress multiples : maladie et sécheresse. C'est au cours de ces années de post-docs (2014-2016) que j'ai également commencé à collaborer avec des chercheurs en physiologie et anatomie des plantes (Sylvain Delzon, Gregory Gambetta, Laurent Lamarque, Frédéric Lens) afin d'étudier la réponse de la vigne à la sécheresse<sup>{11,12,14}</sup>. J'ai effectué une mission de deux mois dans le laboratoire du Pr. Tim Brodribb (U. of Tasmania, Australie), grâce à un partenariat Hubert Curien (bourse FASIC), afin de développer mes compétences sur l'hydraulique des plantes et les phytohormones foliaires, l'acide abscissique (ABA) en particulier, synthétisé par les plantes en réponse aux contraintes biotiques et abiotiques. Ce projet VIVALDI a permis de récolter une grande quantité de données, dont certaines seront présentées dans ce mémoire bien que pas encore publiées.

Dans un contexte de changement climatique de plus en plus problématique pour le monde agricole, et forte de ces collaborations en physiologie végétale notamment sur les relations hydriques de la vigne, j'ai souhaité continuer à étudier le rôle de la physiologie de la vigne dans la réponse des interactions plantes-pathogènes aux conditions environnementales. J'ai donc eu pour ambition d'étendre mon projet de recherche à d'autres pathosystèmes, notamment les pathologies vasculaires (ou maladies du bois), pathologies affectant le tissu responsable du transport de l'eau dans la plante, le xylème. Ce projet de recherche a pris toute sa résonance avec le lancement en 2015 du Plan National Dépérissement du Vignoble (PNDV) visant à concentrer les efforts de la recherche pour améliorer la compréhension et la gestion du processus de dépérissement de la vigne, défini ici comme une baisse de rendement subie et une

mortalité accrue de la vigne du fait de facteurs biotiques (diverses maladies), abiotiques (climat et sol) et anthropiques (pratiques culturales). J'ai proposé ce projet au concours sur profil blanc de 2016 de l'INRA avec notamment la caractéristique de proposer un programme de recherche interdisciplinaire entre physiologie et pathologie en développant un partenariat étroit entre l'UMR SAVE (pathologie de la vigne), l'UMR BIOGECO (écologie et physiologie végétale) et l'UMR EGFV (physiologie de la vigne). Suite à ce concours, j'ai été recrutée en tant que chargée de recherche en janvier 2017 à l'UMR SAVE où j'ai pu m'investir directement dans la construction de mon activité de recherche interdisciplinaire sur la problématique du dépérissement. Cette activité a pu démarrer dès 2017 avec l'obtention du projet PHYSIOPATH lauréat en 2017 du PNDV pour étudier les mécanismes sous-jacents au dépérissement de la vigne<sup>[15,17,18,19]</sup>. Dans le cadre du projet PHYSIOPATH, j'ai codirigé avec Gregory Gambetta la thèse de Giovanni Bortolami (soutenue le 31 mars 2021) et collaboré avec deux post-doctorants (Jérôme Pouzoulet et Laurent Lamarque) et une équipe de chercheurs et ingénieurs notamment des UMR SAVE (Pascal Lecomte, Jessica Vallance), BFP (Yves Gibbon), EGFV (Gregory Gambetta et Nathalie Ollat) & BIOGECO (Sylvain Delzon et son équipe). Notre équipe a eu la chance d'être renforcée par le recrutement (mobilité) d'une technicienne en 2019 (Nathalie Ferrer, UMR SAVE) et nous avons encadré plusieurs stagiaires de Licence et Master sur ce projet et sur d'autres projets « PNDV » auxquels j'ai pu contribuer. Durant cette période j'ai également coordonné la re-soumission d'un projet H2020 sur les maladies du bois de la vigne qui regroupait une trentaine de partenaires internationaux (projet qui a terminé sur liste complémentaire). L'obtention des projets ESCAPADE (en 2020, projet PNDV) pour étudier l'ampleur internationale du dépérissement et les mécanismes sous-jacents au développement de l'esca), et VITIPIN (en 2020, projet Région Nouvelle-Aquitaine) pour étudier les causes du dépérissement des plantes pérennes), ainsi que le soutien de INRAE pour un partenariat avec UC Davis aux USA (où j'ai pu faire une première visite en 2019), me permettent de débiter un nouvel encadrement de thèse avec mon collègue Grégory Gambetta (thèse de Ninon Dell'Acqua, débutée en janvier 2021) et de recruter deux post-doctorants qui arriveront en mai 2021. Les collaborations à venir sont décrites dans les perspectives de ce mémoire.

Le travail de recherche que j'ai conduit jusqu'à aujourd'hui est un travail collectif qui n'aurait pas pu être réalisé sans les collègues et étudiants cités ci-dessus ainsi que ceux que je n'ai pas cités, notamment les collègues du site de la Grande Ferrade qui font la richesse des échanges au quotidien, *un grand merci à tous*.



## Synthèse des travaux de recherche

Les travaux présentés dans ce mémoire d'HDR s'articulent autour de trois thématiques :

- (1) capacités adaptatives des agents pathogènes de la vigne à leur environnement,
- (2) physiopathologie de la vigne: étude d'un système vasculaire à l'épreuve,
- (3) vulnérabilité de la vigne aux stress multiples et impact de la sécheresse sur les interactions plantes-pathogènes.

Ces travaux ont démarré lors de mon second post-doctorat en 2013 réalisé à l'UMR SAVE (INRAE) et s'étendent jusqu'aux recherches que je conduis actuellement. Mes travaux sur l'écologie évolutive des interactions plantes pollinisateurs et des systèmes de reproduction des plantes effectués dans l'UMR Évolution et Diversité Biologique lors de ma thèse et au Royal Botanical Garden de Sydney lors de mon premier post-doctorat en 2012 ne seront donc pas décrits dans ce mémoire. Les publications 3 à 6, 8, 9 et 16 de la liste de publication (p. 87) résument ces activités. La synthèse de ces travaux a été rédigée autour des trois thématiques de recherche listées ci-dessus et ne reprend donc pas les travaux suivant un ordre chronologique. Les citations se référant à mes publications seront indiquées en gras, le numéro des articles tel que présenté en page 88-90 est indiqué pour les papiers en préparation.

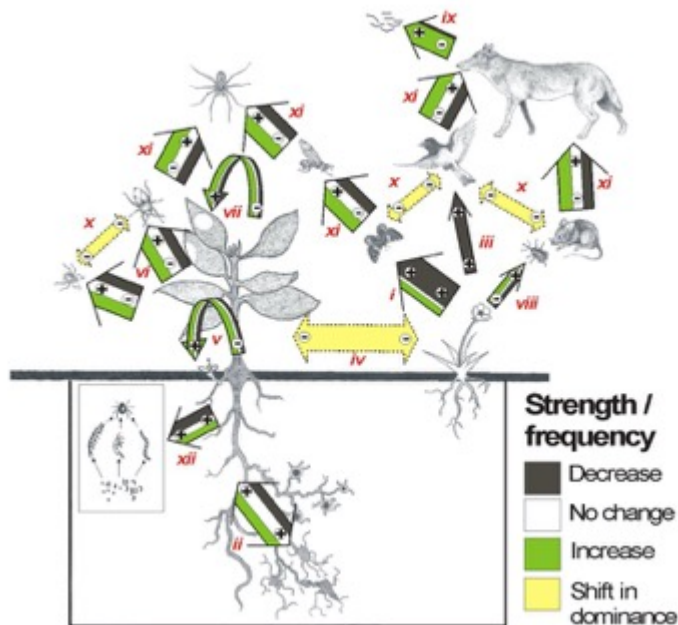
### Problématique générale

**Les interactions biotiques** jouent un rôle clé dans la réponse des espèces aux changements globaux puisqu'elles sont centrales dans les processus écologiques et évolutifs qui gouvernent les écosystèmes (Araújo & Luoto 2007). Parmi la diversité des interactions biotiques possibles, les interactions entre plantes et leurs agents pollinisateurs (Biesmeijer et al. 2006; Winfree et al. 2011) ou leurs agents pathogènes (Garrett et al. 2006; Chakraborty 2013) sont perturbées par la fragmentation des habitats<sup>2</sup>, le changement climatique, les espèces invasives et les changements de pratiques culturelles (conduites agricoles, introduction de pesticides et de nouvelles variétés cultivées). Bien qu'il existe une grande variabilité liée à la spécificité de chaque espèce, il est prédit d'une manière générale que ces perturbations réduisent la force des interactions mutualistes comme les interactions plantes-pollinisateurs et

---

<sup>2</sup> Mes travaux de thèse et de post-doctorat sur les interactions plantes-pollinisateurs et la reproduction des plantes illustrent l'impact de la fragmentation des habitats sur les écosystèmes naturels à une échelle locale (Delmas et al. 2014b,c ; 2015 ; 2016a) ou globale (Delmas et al. 2020).

augmentent la fréquence des infections et l'intensité des dommages causés par les interactions plantes- pathogènes (Fig. 1 ; Tylianakis et al. 2008), limitant ainsi les possibilités de réponses des plantes vis à vis de ces perturbations (HilleRisLambers et al. 2013).

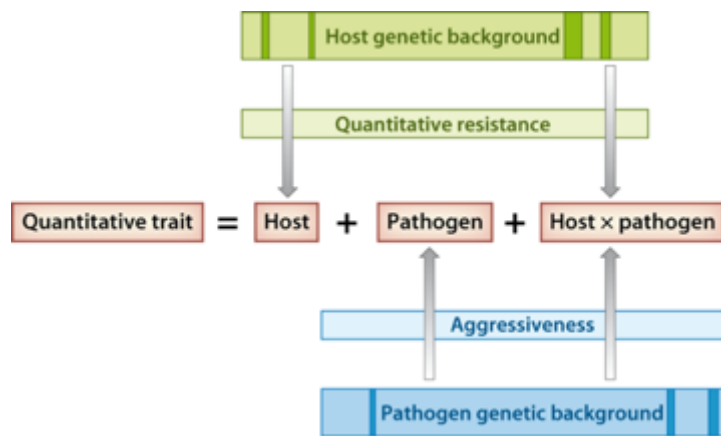


**Figure 1.** Réponses des interactions biotiques majeures (notés i à xii) aux changements environnementaux (nommé changement global car intégrant ici : l'enrichissement en CO<sub>2</sub>, les dépôts azotés, le changement climatique, les espèces invasives, le changement d'utilisation des terres). Observez par exemple la flèche noté vii représentant les interactions plante-pathogènes (l'épaisseur de la flèche correspond aux

nombre d'interactions considérées et la couleur correspond au sens de la réponse comme indiqué dans la légende de la figure): la pression des phytopathogènes tend à augmenter avec le changement global (sauf dans le cas du changement d'utilisation des terres, voir la figure originale S6). Figure extraite de Tylianakis et al. 2008 qui synthétise les résultats de 688 articles par une approche de « vote counting ».

**Au sein des agrosystèmes** la structure du paysage agricole, les pratiques culturales et le changement climatique sont les principales **pressions de sélection** sur les interactions biotiques. Notamment, l'impact des pestes sur la production agricole est contrôlée par l'utilisation, parfois massive, de pesticides (Oerke 2006) et par l'introduction de variétés résistantes partielles ou totales (VanderPlank 1968; Poland et al. 2009). La réponse évolutive des agents pathogènes (et par conséquent leurs capacités d'adaptation) à ces différentes pressions de sélection peut être étudiée par la quantification de traits de vie tels que la production de spores, la période de latence et l'efficacité d'infection. Ces traits sont généralement interprétés comme une synthèse de leur agressivité. De nouvelles approches liées à l'écologie fonctionnelle sont également proposées pour décrire les champignons associés aux plantes (Crowther et al. 2014 ; Zanne et al. 2020). L'agressivité des agents pathogènes est conditionnée par les variations de sensibilité de la plante hôte aux maladies (fond génétique de la plante) et par le fond génétique du pathogène (Fig. 2 ; Lannou 2012) qui influencent les dynamiques épidémiques (Mundt 2002 ; Laine 2004) et l'émergence et la propagation de nouvelles maladies (Parker & Gilbert, 2004; Fisher et al. 2012). Une question

émergente est de comprendre pourquoi et comment, dans les agrosystèmes (de la même manière qu'en médecine avec les vaccins et les antibiotiques, Thrall et al. 2010), les agents pathogènes adaptés aux plantes hôtes (i.e. agressifs ou virulents<sup>3</sup>) ou aux pesticides (i.e. résistants) ne dominent pas les écosystèmes. La présence de coûts de fitness associés à ces acquisitions adaptatives (Stearns 1992; Anderson 2005) et de corrélations négatives entre traits d'histoire de vie (Thrall & Burdon 2003; Laine & Barres 2013) ont été suggérés comme facteurs clés contrecarrant l'évolution de souches adaptées. Les dynamiques évolutives des agents pathogènes ont plutôt été étudiées sur des pathogènes biotrophes et affectant les parties herbacées, certainement pour la facilité de réalisation des expérimentations en conditions contrôlées. Peu d'études portent sur les pathogènes du bois présentant très souvent des phases endophytes latentes (exceptés des travaux *in vitro* sur milieu de culture).



**Figure 2.** Un trait quantitatif d'agressivité, comme la période de latence par exemple, peut être représenté comme la résultante des effets de la plante hôte, des effets des caractéristiques intrinsèques du pathogène, et de leur interaction. Le fond génétique de la plante hôte et notamment si celle-ci porte des gènes ou QTL de résistance et le fond génétique du pathogène conditionnent leurs effets respectifs.

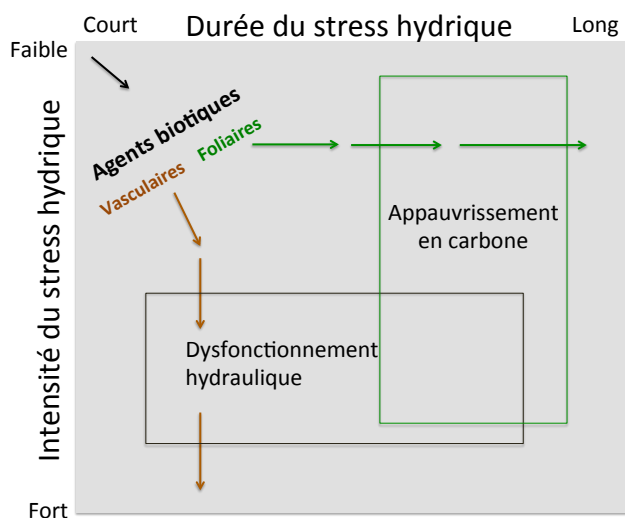
Figure extraite de Lannou 2012.

La productivité des plantes cultivées dépend donc des capacités d'adaptation des agents biotiques (Burdon & Thrall 2008) mais aussi de la **réponse de la plante** (ou de sa tolérance ; Clarke 1986 ; Råberg 2014 ; Yordanov et al. 2000) à de **multiples stress** qui sont en continuelle interaction (Harvell et al. 2002). La capacité de tolérance des plantes varie selon le type de stress observés et leurs combinaisons, mais cette variabilité a été peu caractérisée pour des interactions entre les stress biotiques et abiotiques (Suzuki et al. 2014). Les stress abiotiques sont définis comme l'impact négatif des facteurs non-vivants sur les organismes vivants dans un environnement donné. Les principaux stress abiotiques impactant la croissance des plantes et la productivité des agrosystèmes sont les sécheresses et températures extrêmes (incluant les gélées), les sécheresses chroniques et les inondations, la salinité, le feu (Peñuelas et

<sup>3</sup> En phytopathologie le terme agressif est employé pour décrire la part quantitative de l'impact des agents pathogènes (quantité de dommages affligés à l'hôte) ; la virulence désignant la capacité à infecter la plante hôte (Pariaud et al. 2009).

al 2017). La sécheresse par exemple peut impacter tous les écosystèmes, même les zones humides (Choat et al. 2012). La combinaison de plusieurs stress abiotiques est fréquente (expl : sécheresse associée à de fortes chaleurs) et entraîne des pertes de productivité pouvant être considérable et des événements de mortalité de grande ampleur dans les écosystèmes forestiers (Allen et al. 2010). Dans le contexte du changement climatique, ces stress abiotiques deviennent de plus en plus sévères et fréquents et influencent très fortement le devenir des interactions plantes-pathogènes à différents niveaux (du gène à l'écosystème ; Garrett et al. 2006). Au cœur de cette problématique se trouve l'étude de « l'état physiologique » de la plante soumise à ces stress multiples (un état optimal étant observé lorsque le système biologique est en harmonie avec son environnement c'est-à-dire qu'il n'a pas tendance à modifier son activité ; Gaspar et al. 2002). Les traits physiologiques de la plante tels que l'architecture aérienne et racinaire, la surface foliaire et la croissance, les relations hydriques, la conductance stomatique, le stockage de l'eau, la nutrition, les métabolismes primaires et secondaires sont directement affectés par les conditions et contraintes environnementales et vont conditionner la probabilité d'infection d'une plante hôte par un agent pathogène (capacité de défense de la plante et virulence et agressivité des agents pathogènes).

Les **plantes pérennes** ont la particularité d'être exposées au cours de leur vie à une multitude de stress (Niinemets 2010 ; Breda & Peiffer 2014 ) pouvant les entraîner dans un processus de déclin qui a été conceptualisé pour les écosystèmes forestiers par Sinclair (1965) puis Manion (1991). Qu'ils interagissent ou qu'ils se succèdent, ces stress peuvent amplifier le risque de mortalité de la plante (Fig. 3 ; McDowell et al. 2008 ; Dietze & Matthes 2014 ; Oliva et al. 2014 ; Brodribb et al. 2020). Le **système vasculaire** des plantes pérennes, qui relie le feuillage photosynthétique aux racines chargées de l'acquisition de l'eau et des nutriments, joue un rôle clé à l'interface des interactions entre la plante et l'environnement (Fig. 3).



**Figure 3.** Schéma conceptuel adapté de McDowell et al. 2008 illustrant le lien entre les facteurs biotiques et abiotiques dans la cadre théorique des relations hydriques en fonction de la durée et l'intensité d'une sécheresse. Les agents biotiques pourraient amplifier le dysfonctionnement hydraulique et/ou l'appauvrissement en carbone lors d'une sécheresse.

Le **dysfonctionnement hydraulique** (défini dans la cas du stress hydrique par l'apparition d'embolie gazeuse qui obstrue le transport de l'eau au-delà d'un seuil de survie ; Sperry & Tyree, 1988 ; Cochard et al. 1992) est la cause majeure de la mortalité des plantes lors d'évènements de sécheresse (Adams et al. 2017). Ce dysfonctionnement hydraulique pourrait être amplifié dans le cas d'interactions entre facteurs biotiques et abiotiques (Fig. 3). L'ensemble des facteurs biologiques et environnementaux, couplés aux pratiques culturales, peut entraîner **un dépérissement chez les plantes pérennes**, c'est à dire une mort prématurée, brutale ou progressive et/ou une baisse pluriannuelle subie du rendement de la plante (Fig. 4). Les écosystèmes forestiers sont fortement affectés par ce processus de dépérissement à l'échelle mondiale (Allen et al. 2010 ; Anderegg et al. 2013 ; Cailleret et al. 2017). Ce dépérissement résulte souvent de l'accentuation des sécheresses (Bréda et al. 2004 ; Brodribb et al. 2020) parfois couplés aux attaques de ravageurs et d'agents pathogènes (Fig. 3 ; Desprez-Loustau et al. 2006 ; Jactel et al 2012). Le dépérissement des plantes pérennes pourrait également être lié à des modifications ou à un déséquilibre du microbiome, en particulier dans le cas de dépérissements impliquant des pathologies complexes impliquant de nombreux micro-organismes pathogènes comme chez la vigne (Bettenfeld et al. 2020).

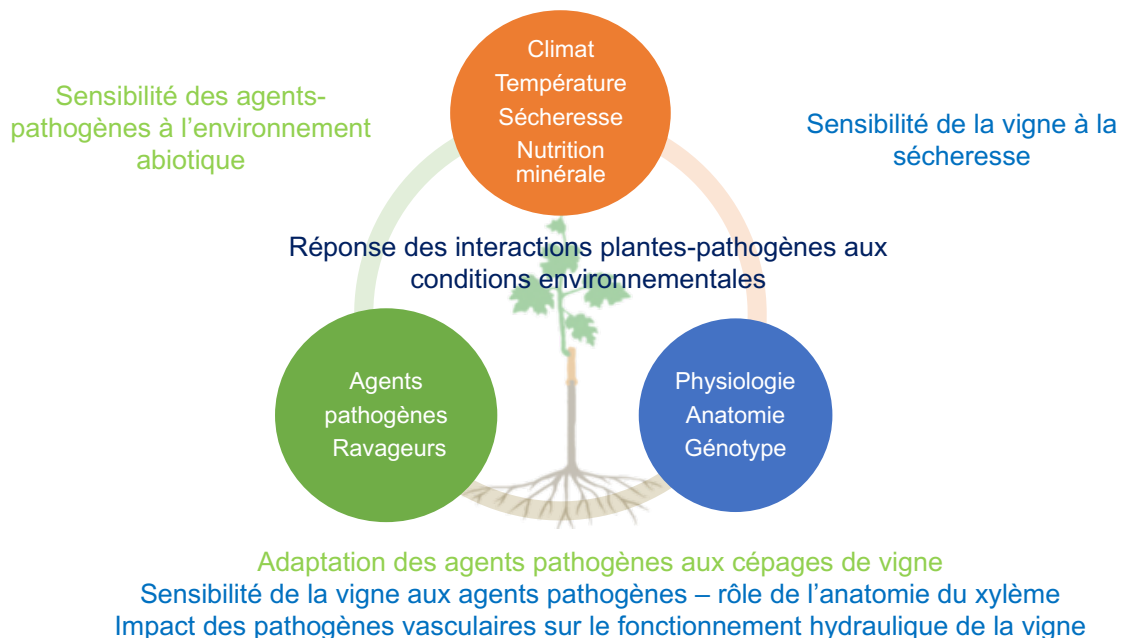
Les recherches expérimentales sur la réponse des plantes pérennes aux contraintes biotiques et abiotiques se focalisent généralement sur l'effet de ces facteurs de façon indépendante (plus « simple » à mettre en place), bien que les processus soient le plus souvent liés. **Une approche intégrée**, permettant idéalement d'étudier la contribution relative de différents facteurs au processus de mortalité, est nécessaire pour prédire les changements de végétation avec l'évolution du climat (voir les concepts et outils proposés par Anderegg et al. 2015a). Il existe de nombreux articles sur la réponse moléculaire (réseaux de signalisation impliquant des phytohormones et les espèces réactives de l'oxygène, ROS) des plantes aux stress multiples (Fujita et al. 2006 ; Pandey et al. 2015) et sur les compromis de tolérance des plantes (Little et al. 2010 ; Råberg 2014). Cependant, peu d'études associent le suivi de la physiologie végétale (expl : relations hydriques et balance carbonées ; Fig. 3) à la pathologie pour étudier la réponse des interactions plantes-pathogènes à différentes conditions environnementales.

En **viticulture**, il y a de profonds enjeux agricoles et économiques à conduire des recherches sur les stress multiples conduisant au dépérissement, la vigne faisant face à une accumulation des années sèches et à des pressions de pathogènes accrues depuis ces dernières décennies. Le dépérissement des vignobles est une cause aujourd'hui nationale en France car elle entraîne en moyenne une baisse annuelle de rendement des Appellations d'Origine Protégée (AOP) de 4,6 hL/ha (BIPE, 2015) et une disparition de 23% des surfaces de vignes-mères a été constatée en 10 ans (Riou et al.

2016). Cette cause ne saurait être dissociée de deux autres grands enjeux de la viticulture : la réduction de l'utilisation des produits phytosanitaires et le changement climatique. Dans ce contexte un enjeu crucial est d'identifier les mécanismes sous-jacents au dépérissement du cep de vigne, en lien avec les différents agents pathogènes du bois et des feuilles, la physiologie de la plante et son système vasculaire. Cela requiert une approche interdisciplinaire allant de la pathologie à l'écophysiologie en passant par l'anatomie du xylème et le fonctionnement hydraulique des plantes (Fig. 4).

Au vu de cette problématique générale, voici les principaux objectifs de mon travail :

- Déterminer si les agents pathogènes de la vigne ont la capacité de s'adapter à différentes pressions de sélection biotiques (résistance partielle de la plante hôte) et abiotiques (utilisation de pesticides et climat)
- Étudier les mécanismes physiologiques sous-jacents au dépérissement de la vigne
- Étudier le rôle de l'anatomie et du fonctionnement du système vasculaire de la vigne dans la sensibilité de différents cépages à la sécheresse et aux agents pathogènes vasculaires
- Étudier la réponse physiologique de la vigne aux stress multiples (sécheresse x maladies)
- Étudier l'impact de la sécheresse sur l'interaction entre la vigne et ses agents pathogènes biotrophes et vasculaires



**Figure 4.** Représentation schématique des différents facteurs conduisant au dépérissement de la vigne (facteurs abiotiques : bulle orange ; facteurs biotiques : bulle verte ; caractéristiques de la vigne : bulle bleue) et positionnement des questions de recherche.

## I. Capacités adaptatives des agents pathogènes de la vigne à leur environnement

### *Adaptation des agents pathogènes à la résistance variétale*

L'utilisation de la résistance variétale est une solution pleine de promesses pour maintenir la productivité agricole tout en réduisant la dépendance aux intrants chimiques. Cependant, elle pose la question de la durabilité de ces résistances car du point de vue de la biologie évolutive, l'introduction de plantes résistantes aux maladies cryptogamiques dans les agrosystèmes est une réelle pression de sélection sur les interactions plantes-pathogènes (McDonald & Linde 2002). Les résistances qualitatives, ou « gène-pour-gène », ont très rapidement été contournées dans de nombreuses cultures (par exemple chez la pomme de terre : Wastie 1991 ; le blé : Hovmøller & Justesen 2007 ; le peuplier : Xhaard et al. 2011). Les plantes à résistance partielle, qui réduisent la quantité de dommages causés par le pathogène mais n'empêchent pas l'infection (Mundt 2014 ; Azzimonti et al. 2013), pourraient entraîner la sélection de souches agressives, c'est à dire capables de produire des dommages sur ces variétés résistantes (on parle dans ce cas d'érosion des résistances). A l'extrême, elles pourraient entraîner l'émergence de souches causant des dommages plus importants sur les variétés sensibles. La compréhension de la réponse adaptative des pathogènes à ces pressions de sélection est donc une étape primordiale si l'on souhaite préserver les résistances dans le temps (e.g. Caffier et al. 2014 ; Brun et al. 2010) et passe par la caractérisation de traits quantitatifs du cycle de vie des pathogènes (Pariaud et al. 2009 ; Lannou 2012 ; **Delmas et al. 2014a** ; Pilet-Nayel et al. 2017).

Les cépages de vigne cultivés sont tous très sensibles aux maladies aériennes, notamment au mildiou causé par l'oomycète *Plasmopara viticola* et à l'oïdium causé par le champignon ascomycète *Erysiphe necator*, introduit en Europe au 19e siècle (Millardet 1881 ; Fontaine et al. 2021). Des programmes de sélection ont abouti à la création de variétés commerciales présentant une résistance partielle à l'oïdium et au mildiou (Bouquet et al. 2000 ; Spring 2003 ; Eibach et al. 2007 ; ICV 2013). La résistance génétique a été introduite chez *V. vinifera* à partir de *Vitis* spp. sauvages d'Amérique et d'Asie, par exemple, grâce à des lignées d'introgession issues de *V. rotundifolia* par rétrocroisements successifs (Delmotte et al. 2021). Différents facteurs de résistance à l'oïdium et au mildiou sont utilisés pour le développement de la gamme de variétés résistantes et impliquent des locus à effets quantitatifs (QTL) majeurs (Mestre et al. 2013). L'oïdium et le mildiou de la vigne sont des pathosystèmes « idéaux » pour l'étude de l'évolution des caractères quantitatifs en réponse à une résistance partielle, car des variétés de vigne partiellement résistantes ont été déployées sur de petites surfaces en Europe (depuis une vingtaine d'année) puis plus récemment en France avec les programmes de pyramidage ResDur engagés par INRAE en 2000 (Merdinoglu

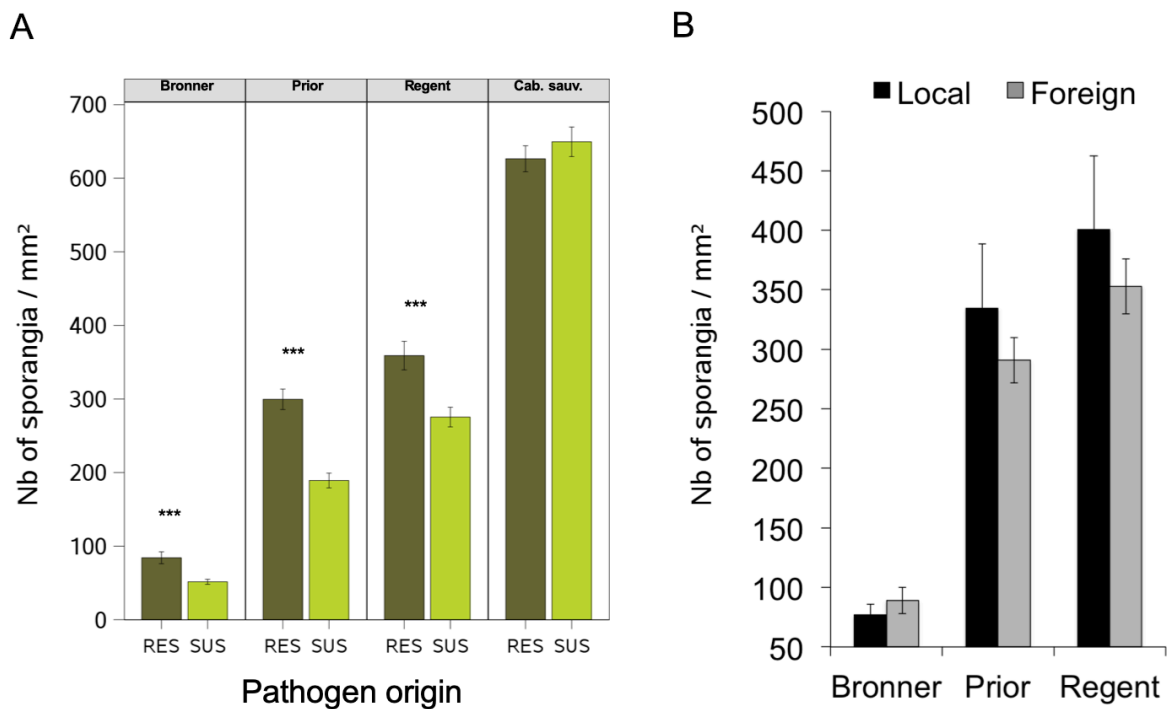
et al. 2018 ; Schneider et al. 2018). La variété Regent, par exemple, a été déployée pour la première fois il y a une vingtaine d'année et couvrait en 2016 1,94 % de la surface totale du vignoble en Allemagne (Vitis International Variety Catalogue ; [www.vivc.de](http://www.vivc.de)). Cette situation nous a offert une opportunité unique de suivre la réponse évolutive des populations de *P. viticola* et *E. necator* face à cette nouvelle pression de sélection. L'étude de deux variétés résistantes suggèrent que *P. viticola* peut rapidement éroder une résistance partielle même dans des conditions de déploiement limité dans les vignobles (Peressotti et al. 2010 ; Casagrande et al. 2011 ; Delmotte et al. 2014).

L'objectif de notre travail a été de tester l'adaptation de *P. viticola* et *E. necator* aux variétés partiellement résistantes déjà déployées en Suisse et en Allemagne depuis 17 ans (Regent), 13 ans (Prior) et 4 ans (Bronner) au moment de nos études. Pour cela, nous avons développé des expérimentations de type "common garden" permettant de faire des analyses statistiques proches de la génétique quantitative afin de déterminer l'adaptation génétique et la plasticité phénotypique de différentes souches de *P. viticola* inoculées dans différents « environnements » (i.e. plante hôte). Des feuilles infectées sur des cépages résistants ou sensibles ont été collectées dans les vignobles de la zone frontalière France-Suisse-Allemagne, que nous avons ensuite inoculé en conditions contrôlées sur différents cépages (trois résistants et un sensible).

Concernant le mildiou de la vigne, nous avons mis au point un suivi temporel du développement de la sporulation de *P. viticola* par analyse d'images suivi d'une quantification finale du nombre de spores produites et de leur taille (Delmas et al. 2014a). Nous avons pu ainsi comparer cinq traits quantitatifs (agressivité) entre les cépages inoculés et la provenance des souches : la quantité de spores (sporangies) produites, la taille de ces spores, la période de latence, la vitesse de sporulation et le temps nécessaire pour obtenir 50% de la sporulation finale. La comparaison des traits quantitatifs d'agressivité des souches naïves (provenant de cépages sensibles), correspondant à une analyse de la plasticité phénotypique de ces traits, permet d'étudier l'efficacité de la résistance partielle des variétés Regent, Prior et Bronner. Nous avons mis en évidence que la résistance partielle est globalement efficace pour combattre le mildiou : la production de spores est réduite de 58% à 92% sur les cépages résistants par rapport au cépage sensible Cabernet sauvignon (Delmas et al. 2016b ; Fig. 5A barres vert clair). L'adaptation génétique des souches est étudiée en comparant les traits quantitatifs des deux provenances au sein de chaque environnement : les souches issues des cépages résistants ont une sporulation plus importante et plus précoce que les souches « naïves » (issues de cépages sensibles) (Fig. 5A barres vert foncé). Dans le cas de la variété Regent, cette adaptation est en outre très rapide (inférieure à 5 ans ; Delmotte et al. 2014). La confrontation de la large différenciation des traits quantitatifs d'agressivité entre les souches et de l'absence de différenciation génétique neutre (marqueurs microsatellites) nous a permis de suggérer que



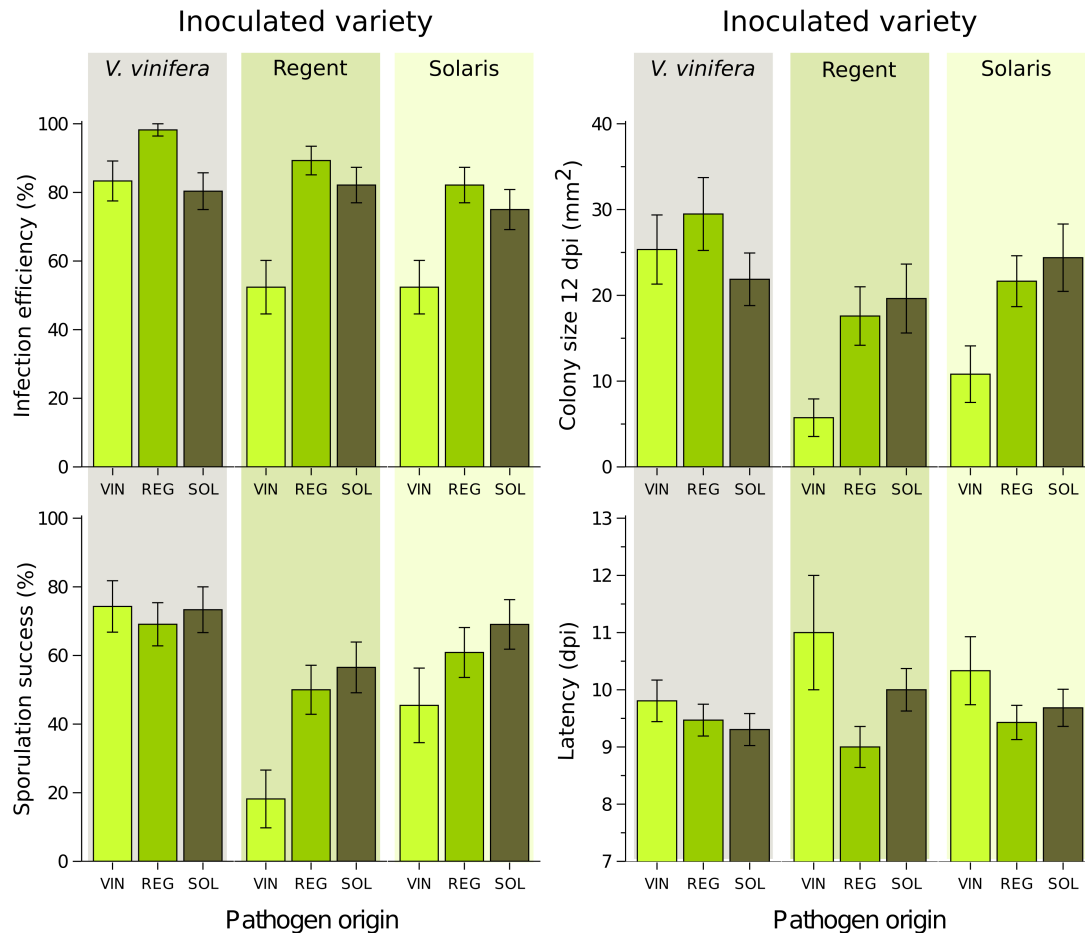
l'adaptation observée était sous tendue par une sélection directionnelle (cf. Merilä & Crnokrak 2001).



**Figure 5. A.** Quantité de spores (moyenne +/- SE) produites par des souches de *P. viticola* provenant soit de cépages résistants (RES en vert foncé, n = 54 souches), soit de cépages sensibles (SUS en vert clair, n = 49 souches) et utilisées pour inoculer trois cépages résistants (Bronner, Prior, Regent) et un cépage sensible (*V. vinifera* cv. Cabernet sauvignon). \*\*\* :  $P < 0.0001$ . **B.** Spécificité des souches de *P. viticola* aux variétés résistantes (en noir les souches collectées et inoculées sur la même variété et en gris les souches collectées sur des variétés autres que celles qui sont inoculées). Figures extraites de **Delmas et al. 2016b**.

Concernant l'oïdium de la vigne, la difficulté pour conduire ce type d'expérimentation réside dans le fait que la conservation de ce champignon n'est pas possible autrement que sur vitro-plants ou repiquage continu des souches sur feuilles détachées. Des feuilles infectées par l'oïdium ont été collectées sur des variétés sensibles et résistantes en Allemagne et en Suisse puis, dans les deux jours suivants, nous avons repiqué les souches à partir d'une conidie unique pour chaque feuille afin de réaliser une expérimentation en conditions contrôlées sur *V. vinifera* cv. Chardonnay (sensible), Regent et Solaris (partiellement résistants). Quatre traits quantitatifs ont été étudiés chez l'oïdium (Fig. 6) : l'efficacité d'infection, la taille des colonies, le succès de sporulation et la période de latence (nombre de jours avant la première sporulation). Cette étude (**Delmas et al. in prep<sup>(20)</sup>**) permet de confirmer pour la première fois chez l'oïdium l'efficacité des résistances partielles pour contrôler le développement du champignon (Fig. 6, barres vert clair). Cependant, tout comme pour le mildiou, la

capacité adaptative de ce champignon est très élevée puisque 10 ans après l'introduction de ces variétés, les souches « adaptées » montrent une efficacité d'infection supérieure aux souches « naïves » quel que soit le cépage inoculé ainsi qu'une taille de colonie et un succès de sporulation supérieur sur les cépages résistants (Fig. 6, barres vert moyen et foncé). L'adaptation aux résistances partielles a donc entraîné un gain d'agressivité (efficacité d'infection) des souches adaptées sur le cépage sensible.



**Figure 6.** Traits quantitatifs d'agressivité de souches d'*Erysiphe necator* (n=22) sur des feuilles de vigne âgées de 8 jours : l'efficacité d'infection (pourcentage de disques foliaires présentant du mycélium 12 jours post inoculation, dpi), la taille de colonie à 12dpi (elle a été évaluée à 5, 8net 12 dpi), le succès de sporulation (pourcentage des disques foliaires infectés avec succès présentant des conidies à 12 dpi), le temps de latence (nombre de jours post inoculation avant la première observation de conidies sur les disques sporulant). "Pathogen origin" indique la provenance des souches c'est-à-dire la variété de vigne sur laquelle a été collectée la souche au vignoble ('VIN': *V. vinifera* cv. Chasselas, n = 6; 'REG': Regent, n = 8, 'SOL': Solaris, n = 8). Les souches sont inoculées sur *V. vinifera* cv. Chardonnay (sensible), Regent et Solaris (résistants). Figure extraite de **Delmas et al. in prep**<sup>[20]</sup>.

L'évolution des traits quantitatifs vers une plus grande agressivité pose la question des contraintes évolutives, c'est à dire des corrélations négatives entre traits et coûts de fitness associés à une sélection de souches plus agressives (Frank 1996 ; Koella and Agnew 1999 ; Paul et al. 2004). Nous avons montré, grâce à de nouvelles méthodes et analyses des comptages de spores de *P. viticola* (Delmas et al. 2014a), l'existence de corrélations négatives entre le nombre de spores produites et la taille de ces spores (capacité de dispersion). Cependant, les spores de grande taille, beaucoup moins nombreuses, contiennent plus de zoospores (propagules responsables de l'infection) que les petites, ce qui contrebalance, en termes de capacité d'infection, le trade-off nombre-taille des spores. En comparant, l'agressivité des souches "naïves" et des souches "adaptées" de *P. viticola* et *E. necator* sur un hôte sensible (donc sans pression de sélection), nous avons démontré une absence de coût de fitness associé à cette adaptation (aucune différence de traits quantitatifs entre les provenances en l'absence de pression de sélection) (Delmas et al. 2016b ; Delmas et al. in prep<sup>(20)</sup>). Dans les agrosystèmes tels que les vignobles, les variétés utilisées sont spatialement structurées, pouvant conduire à une « adaptation locale » des pathogènes ou plutôt à une spécificité à la variété sur laquelle le pathogène a évolué. Cette spécificité serait indiquée par une agressivité moyenne plus élevée des pathogènes sur les hôtes « locaux » par rapport aux hôtes « étrangers » ou par une aptitude moyenne plus élevée des pathogènes locaux que des pathogènes « étrangers » sur les hôtes locaux (Gandon & Van Zandt 1998). Dans le cas du mildiou et de l'oïdium de la vigne, nous n'avons observé aucune spécificité significative sur les variétés étudiées (Fig. 5B et Fig. 6) démontrant l'adaptation globale et généralisée de ces pathogènes aux résistances partielles.

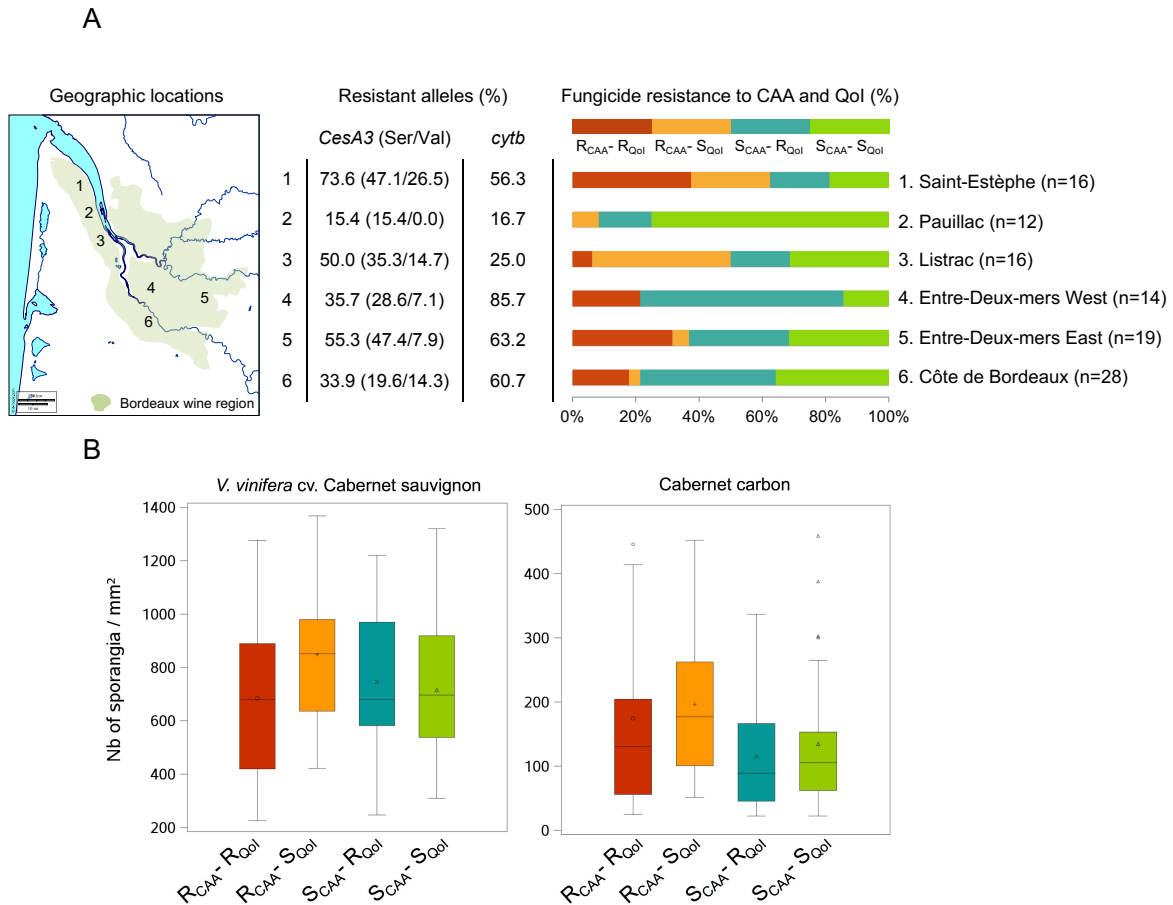
Ces résultats, obtenus dans le cadre du projet européen « Innovine », soulignent l'importance de prendre en compte la durabilité des résistances dans les programmes d'introduction de nouvelles variétés. Nous avons démontré que le mildiou et l'oïdium de la vigne ont été capables de s'adapter rapidement sans coût de fitness et d'une manière générale, c'est à dire non spécifique, aux variétés résistantes. Les résistances partielles restent cependant très efficaces quant à la réduction des dommages de ce pathogène. Depuis ces travaux, le déploiement des variétés résistantes (INRAE ou européennes) est à l'œuvre en France et la durabilité des résistances est suivie grâce au dispositif participatif OSCAR (<https://observatoire-cepages-resistants.fr>) piloté par INRAE (UMR SAVE) et l'IFV (Institut Français de la Vigne et du Vin).

## *Adaptation des agents pathogènes aux fongicides*

Les agents pathogènes ont la capacité de s'adapter au contexte local (Kawecki & Ebert 2004), y compris aux pesticides utilisés, compromettant fortement les stratégies de gestion des maladies (Anderson 2005; Brent & Hollomon 2007 ; Hahn et al. 2014). Cette réponse évolutive rapide est due en grande partie à l'uniformité des conditions environnementales et génétiques des écosystèmes agricoles, ce qui impose une forte pression de sélection directionnelle entraînant l'émergence de populations de pathogènes plus agressifs et résistants aux pesticides (Stukenbrock & McDonald 2008). La compréhension des bases génétiques de cette évolution (structure génétique et identification des loci impliqués ; Grandaubert et al. 2019) et la prévision de l'évolution des résistances aux pesticides sont donc des enjeux majeurs en écologie évolutive appliquée à l'agriculture et nécessite d'explorer les coûts de fitness associés à cette évolution (Mikaberidze & McDonald 2015 ; Hawkins & Fraaije 2018).

Nous avons étudié l'évolution de la résistance aux fongicides et les coûts de fitness associés chez *P. viticola* à l'aide de souches collectées dans le vignoble bordelais (n=108 souches, **Delmas et al. 2017**). L'utilisation massive de fongicides en viticulture (Mézière et al. 2009) a conduit à l'émergence de souches résistantes (Corio-Costet 2015). L'objectif était de caractériser la résistance de ces souches à deux fongicides majeurs par séquençage des gènes impliqués dans la résistance aux « *carboxylic acid amide* » CAA (Blum et al. 2010) et aux « *quinone outside inhibiting* » QoI (Chen et al. 2007 ; Corio-Costet et al. 2010). Contrairement à l'analyse globale habituellement réalisée pour le suivi de la résistance, l'approche moléculaire individuelle utilisée ici a permis d'estimer précisément les fréquences des différents allèles de résistance (Fig. 7A). L'analyse des séquences (en collaboration avec Yann Dussert) a également permis d'étudier l'origine évolutive des allèles de résistance. L'agressivité des souches sensibles et résistantes à ces fongicides a ensuite été comparée en conditions contrôlées afin d'explorer les potentiels coûts de fitness associés aux résistances (Fig. 7B). Nous avons démontré une évolution multiple des allèles de résistance aux CAA (gène PvCesA3) et aux QoI (gène *cytb*). Ces *soft sweeps* (plusieurs haplotypes apparus indépendamment), sont souvent dominants dans les populations avec des tailles effectives importantes chez des organismes évoluant rapidement comme les pathogènes des plantes (Messer & Petrov 2013). En utilisant 23 marqueurs microsatellites, nous avons mis en évidence une absence de structure génétique neutre et une différenciation génétique plus importante pour les loci impliqués dans la résistance aux fongicides (sélection divergente). L'évolution de ces résistances n'était associée à aucun coût de fitness comme le montre l'étude des traits quantitatifs de pathogénicité de *P. viticola* dans deux environnements (optimal et sub-optimal) (Fig. 7B). Six traits de vie ont été analysés, suite au développement de méthodes permettant de quantifier conjointement la capacité de dispersion et la capacité d'infection du mildiou de la Vigne (**Delmas et al. 2014a**) et les

dynamiques de sporulation (Delmas et al. 2016b). Aucun de ces traits ne montrent de différence entre les souches sensibles et résistantes aux fongicides en l'absence de pression de sélection. Il est fort probable que les pratiques de gestion des maladies, hétérogènes dans le temps et dans l'espace, contrôlent les populations de pathogènes et empêchent ces populations de devenir entièrement résistantes.



**Figure 7.** (A) Pourcentage d'allèles résistants et d'isolats résistants (R) et sensibles (S) aux fongicides CAA et QoI pour chacune des six populations de *Plasmopara viticola* en région bordelaise. Les phénotypes de résistance sont déterminés par séquençage des gènes du *cytb* et *CesA3*. Le nombre d'isolats échantillonnés par population est indiqué entre parenthèses. (B) Quantité de spores produites par des souches de *P. viticola* résistantes (R) ou sensibles (S) aux fongicides CAA et QoI. Les isolats sont inoculés en conditions contrôlées chez *V. vinifera* cv. Cabernet sauvignon (hôte sensible, i.e. environnement optimal) and Cabernet carbon (hôte partiellement résistant i.e. environnement sub-optimal). Figures extraites de Delmas et al. 2017.

*Plasmopara viticola* et *Erysiphe necator*, pathogènes biotrophes de la vigne, ont un potentiel évolutif très élevé. Ils se sont adaptés rapidement, de façon non spécifique et sans coûts de fitness aux conditions biotiques (résistance partielle de leur plante hôte) et abiotiques (fongicides). Le déploiement de variétés résistantes (ou de fongicides mais c'est moins en vogue) doit donc s'accompagner d'une surveillance continue pour quantifier l'efficacité des résistances (ou des fongicides) et l'évolution des populations de pathogènes. L'observatoire OSCAR a été mis en place avec pour mission de surveiller la durabilité des résistances des variétés résistantes de vigne introduites. La durabilité des résistances sera certainement affectée par les conditions environnementales. Il semble donc primordial de caractériser la réponse des variétés résistantes disponibles pour les viticulteurs, ou en cours de création, à différentes conditions climatiques et alimentation hydrique et minérale. Ce sujet est abordé en partie II et III pour certaines variétés résistantes face à la sécheresse.

Une avancée très importante pour la compréhension de l'évolution du mildiou de la vigne est la publication de son génome (Dussert et al. 2019) ce qui permet à présent l'utilisation d'approches de génomique des populations pour caractériser l'impact des pressions biotiques et abiotiques de cet oomycète (travail coordonné par François Delmotte et Frédéric Fabre, UMR SAVE).

Mon activité de recherche sur les capacités adaptatives des agents pathogènes de la vigne à leur environnement va se concentrer à présent sur le thème du climat notamment via la valorisation de données obtenues sur l'adaptation locale du mildiou à la température (par des approches quantitatives comme celles présentées ci-dessus). Mes perspectives à plus long terme seront de poursuivre ces activités de recherche proches de la génétique quantitative chez d'autres agents pathogènes comme les champignons du bois de la vigne. Ces activités sont décrites dans la partie « Perspectives » de ce document.

## II. Physiopathologie de la vigne : étude d'un système vasculaire à l'épreuve

Le xylème est un tissu complexe qui est responsable du transport de l'eau dans la plante et qui joue également un rôle clé dans l'organisation des défenses face à différents stress abiotiques et biotiques (Beckman & Roberts, 1995 ; Pearce 1996 ; Morris et al. 2016). Par conséquent le fonctionnement hydraulique (conductivité hydraulique, anatomie des vaisseaux, résistance aux stress, ramification et compartimentation des vaisseaux) est au centre de la problématique de dépérissement des plantes pérennes (Anderegg et al. 2015b ; McDowell et al. 2008). Les mécanismes sous-jacents au dépérissement du cep de vigne (baisse de rendement, mortalité des ceps de vigne, Riou et al. 2016) sont encore méconnus bien que de nombreux facteurs aggravants soient identifiés (virus, champignons, bactéries, sécheresse, aléas climatiques, pratiques culturales...). Peu de travaux ont pu faire le lien entre le fonctionnement hydraulique des ceps de vigne et ces différents facteurs du fait de verrous technologiques. L'étude du fonctionnement hydraulique nécessite de travailler *in vivo* afin de ne pas biaiser les mesures en coupant les éléments conducteurs et l'étude du dépérissement nécessite soit d'isoler les facteurs sur de jeunes plantes produites en serre (expl : **Charrier et al. 2016, 2018**) soit d'utiliser des ceps âgés au vignoble ou en pots comme nous l'avons mis en place (expl : **Bortolami et al. 2019, 2021**). La compréhension des mécanismes sous-jacents au dépérissement de la vigne passe donc par l'étude des liens entre (i) les propriétés du système vasculaire de la vigne, (ii) le fonctionnement hydraulique de la vigne, (iv) sa sensibilité aux stress biotiques et abiotiques, (iii) sa physiologie (potentiel hydrique foliaire, conductance stomatique, transpiration, synthèse de phytohormones) et (v) les réserves en carbohydrates non-structuraux qui sont affectées d'une part par la sécheresse et d'autre part par les agents pathogènes. Ces différents points seront abordés dans la partie II ainsi que dans la partie III de ce document.

### *Adaptation de la vigne à la sécheresse*

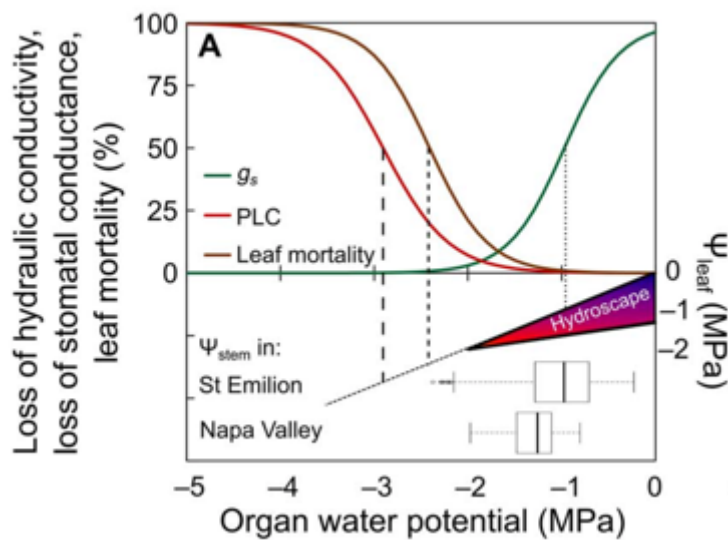
L'identification de matériels génétiques adaptés à un environnement plus sec est un enjeu scientifique important pour l'agriculture et tout particulièrement en viticulture au vu des enjeux économiques (Gambetta et al. 2020). Dans le contexte du dépérissement de la vigne, processus de baisse de rendement et de mortalité, les sécheresses sont amenées à jouer un rôle de plus en plus important puisqu'il est prédit qu'elles augmentent en fréquence et intensité. Les mécanismes de résistance à la sécheresse ont été étudiés chez de nombreuses espèces végétales (Sperry et al. 1998 ; Sperry & Hacke 2002 ; Tardieu & Simonneau 1998). La contrainte hydrique entraîne une augmentation de la tension s'exerçant sur la colonne d'eau transportée dans les vaisseaux du xylème de la plante ce qui conduit à la nucléation d'une bulle d'air au sein d'un vaisseau (cavitation). La caractérisation de la résistance à la cavitation du

système vasculaire apparaît comme un critère d'évaluation rapide de la résistance aux sécheresses extrêmes (Larter et al. 2017; Urli et al. 2013 ; Brodribb et al. 2010 ; Choat et al. 2012). Les caractéristiques du système vasculaire des espèces végétales jouent un rôle déterminant dans leur capacité à résister à la cavitation (Pittermann et al. 2010, Delzon et al. 2010, Lens et al. 2012).

Dans le cadre du projet LabEx Vivaldi et du projet LabEx Drought (ce dernier coordonné par G. Gambetta de l'UMR EGFV, et S. Delzon, BIOGECO), des méthodes non-invasives d'observation en micro-tomographie à rayon X (synchrotron SOLEIL) ont permis de quantifier la résistance à la cavitation (c'est-à-dire à l'embolie) de deux espèces de *Vitis* (*V. vinifera* et *V. riparia*), et de tester leur capacité à réparer les vaisseaux embolisés après une période de re-arrosage. Les résultats de la littérature étaient jusque-là contradictoires, classant la vigne comme extrêmement vulnérable à la sécheresse (Jacobsen & Pratt 2012) ou relativement résistante (Choat et al. 2010 ; Brodersen et al. 2013). Ces études étaient cependant généralement réalisées avec des méthodes destructives (segments de tige) pouvant induire des biais de mesures chez cette espèce à vaisseaux longs (Cochard et al. 2013). L'hypothèse proposée pour expliquer cette faible résistance à la sécheresse, est que la vigne serait capable de réparer ses vaisseaux, même lorsque la sève est sous tension (« *novel refilling* »). La vigne serait également capable de résorber l'embolie grâce à la poussée racinaire (décrite par Slatyer 1967) ce qui nécessite à la fois une bonne disponibilité en eau du sol et l'arrêt de la transpiration afin de placer l'appareil vasculaire sous pression positive.

Nous avons démontré (i) chez deux espèces de *Vitis*, que les plantes juvéniles sont plus résistantes que précédemment observé (pression à laquelle 50% des vaisseaux sont embolisés  $P_{50} = 1.7$  MPa), *V. vinifera* étant plus résistante que *V. riparia*; (ii) que la résistance à l'embolie est segmentée au sein de la plante (les pétioles étant significativement plus vulnérables à l'embolie que les tiges) ; et enfin (iii) que la réparation des vaisseaux (*refilling*) ne se produit que sous pression positive grâce à une poussée racinaire et en aucun cas lorsque la sève est sous tension (pression négative) (**Charrier et al. 2016**). Nous avons également mis en évidence les seuils de stress hydrique entraînant la fermeture stomatique et un dysfonctionnement hydraulique dans différents organes (feuilles, pétioles, tiges) de la vigne chez différents cépages. Ces seuils ont été comparés aux potentiels hydriques minimum observés au vignoble (Saint Emilion et Napa) (Fig. 8 ; **Charrier et al. 2018**). Ces suivis physiologiques sur le long terme ont permis de démontrer que la vigne n'a pas ou que très rarement atteints dans ces vignobles les seuils critiques de potentiel hydrique entraînant la mort de la plante suggérant une marge de sécurité encore assez importante (Fig. 8).



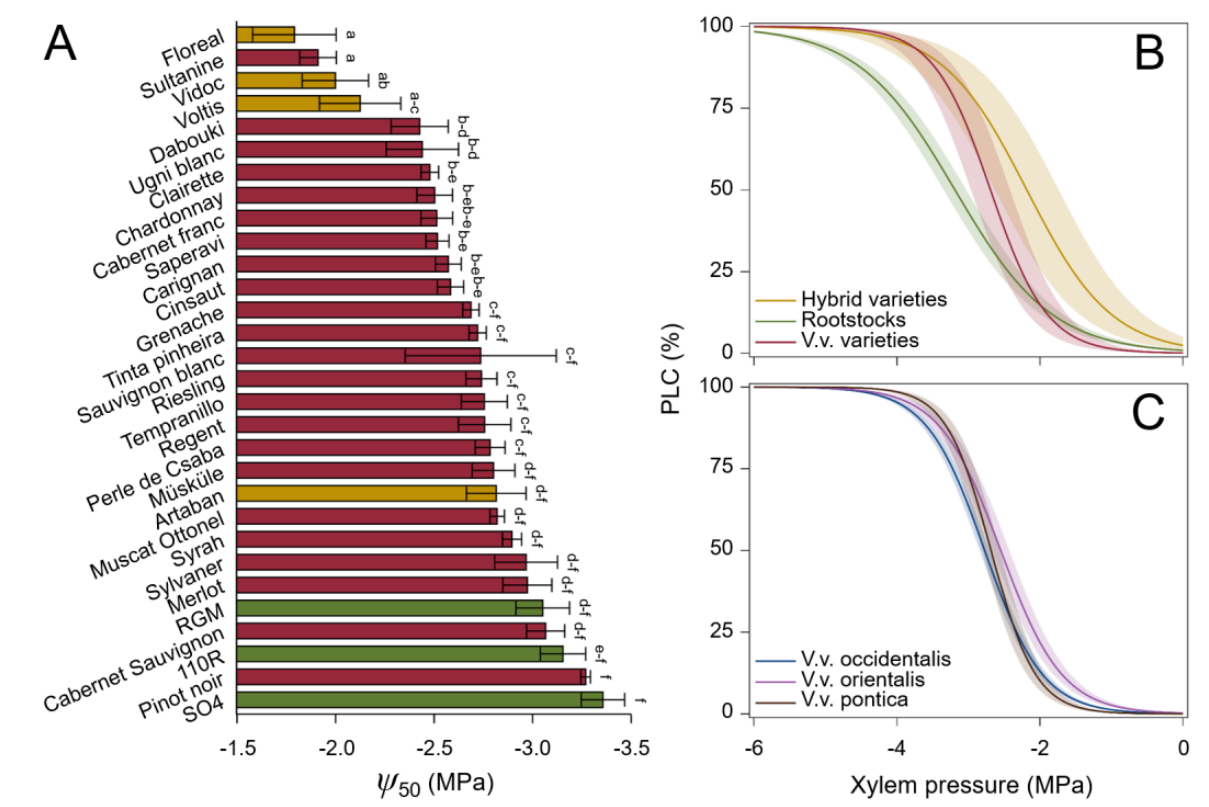


**Figure 8.** Seuils physiologiques induisant la mortalité des tiges et des feuilles de vigne au cours d'une sécheresse comparés à des suivis long terme de potentiels hydriques minimum dans la Napa Valley et à Saint-Emilion. Le panel du haut présente la perte (%) de conductance stomatique ( $g_s$ ; vert), la mortalité foliaire (marron), et la perte de conductivité hydraulique (%) des tiges (rouge, PLC : pourcentage de perte de

conductivité hydraulique) selon la mesure du potentiel hydrique ( $\Psi$ ) pour chaque organe. Les trois courbes sont une moyenne des différents cépages étudiés en serre car il n'y a pas de différences significatives entre ces cépages (Grenache, Syrah) pour ces traits physiologiques (voir Charrier et al. 2018). Le panel du bas présente l'*hydroscape* standardisé chez *V. vinifera* (c.-à-d. l'enveloppe d'utilisation de l'eau qui définit le taux maximal d'utilisation de l'eau possible du point de vue hydraulique en fonction de l'humidité du sol ; Sperry et al. 2002) et les boxplots présentent la distribution des  $\Psi$  en septembre observé sur une dizaine d'années à Saint-Emilion et dans la Napa Valley. Figure extraite de **Charrier et al. 2018**.

Le projet PHYSIOPATH nous a permis d'aller plus loin dans l'étude de la résistance à la cavitation d'une gamme de cépages de vigne. Nous avons pour cela utilisé plusieurs méthodes : le CAVI1000 (plateforme GENOBOIS) qui nous permet, grâce à la centrifugation de segments de branche d'1m de quantifier la  $P_{50}$  pour chaque cépage (pression à laquelle 50% des vaisseaux s'embolisent, trait corrélé à la mortalité, Delzon & Cochard 2014). Nous mettons en évidence une faible variabilité au sein des cépages *Vitis vinifera*, une plus forte résistance chez les porte-greffes et une plus forte sensibilité chez certaines variétés résistantes au mildiou/oïdium (Voltis, Floréal, Vidoc) (**Lamarque et al. in prep<sup>[22]</sup>**; Fig. 9). Nous observons également une résistance des tiges de vigne à l'embolie de plus en plus importante au cours de la saison (de juin à octobre, effet ontogénique) (**Charrier et al. 2018 ; Lamarque et al. in prep<sup>[22]</sup>**). Cette augmentation de la résistance à l'embolie au cours de la saison pourrait être liée à la lignification des tissus (analyses en cours). Pour comprendre l'évolution de la résistance à la cavitation avec la lignification il est intéressant de s'intéresser aux espèces herbacées qui présentent peu de lignine. Ces dernières sont communément considérées comme très vulnérables mais la vulnérabilité de leur système vasculaire à l'embolie a été peu étudiée à ce jour par rapport aux plantes ligneuses (Delzon et al. 2010 ; Choat et al. 2012 ; Larter et al. 2015). Afin de tester la véracité de ce paradigme,

un consortium international a vu le jour en 2013, à l'initiative de Pr. F. Lens et Dr. S. Delzon, pour tester la résistance à la cavitation de plantes herbacées (principalement poacées). Nous avons démontré que la gamme de variation de la résistance à l'embolie des herbacées était aussi large que celle des plantes ligneuses (Lens et al. 2016). Une méta-analyse a montré que les espèces herbacées les plus résistantes sont celles qui avaient les tiges les plus lignifiées vivant dans les milieux les plus arides. Des suivis de potentiels hydriques réalisés in situ au cours de deux années consécutives a par ailleurs confirmé que ces espèces subissaient peu d'embolie lors de sécheresses faibles à modérées, réfutant par là même l'hypothèse d'une réparation de l'embolie sur une base quotidienne (Lens et al. 2016).



**Figure 9.** Gamme de variation de la P50 en été (pression du xylème entraînant 50% de vaisseaux embolisés) au sein du genre *Vitis* (n=30). Les cépages commerciaux *V. vinifera* sont présentés en rouge, les porte-greffes sont présentés en vert et les cépages résistants au mildiou et à l'oïdium (hybrides interspécifiques) en jaune. Le panel A montre la P50 moyenne  $\pm$  SE pour chaque variété, les panels B et C présentent les courbes de vulnérabilité moyennes  $\pm$  SE (PLC : pourcentage de perte de conductivité hydraulique en fonction de la pression du xylème) obtenues au CAVI1000 pour chaque type de variétés (hybride résistant n=4, porte-greffe n=3 ; cépages *Vitis vinifera* n=23) (B) et chaque sous-espèce chez *V. Vinifera* (n = 13 pour *Vitis vinifera* subsp. 'occidentalis', n = 7 subsp. 'orientalis' et n : 3 subsp. 'pontica'). Figure extraite de Lamarque et al. in prep<sup>[22]</sup>.

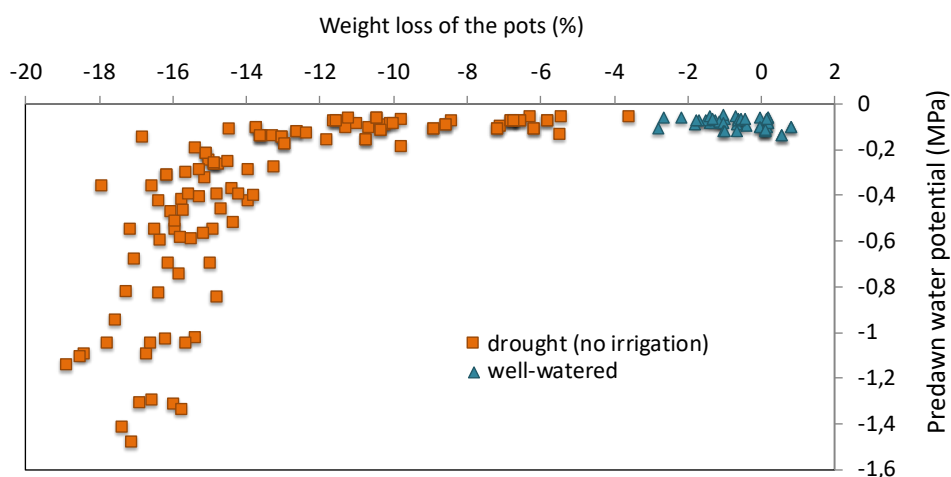
## *Importance de la mesure du potentiel hydrique et régulation du transport de l'eau chez la vigne*

Le statut énergétique de l'eau dans la plante est exprimé par le potentiel hydrique ( $\Psi$ ) dont le gradient au sein de la plante engendre le déplacement de l'eau dans l'appareil vasculaire. La mesure du potentiel hydrique de la plante, par psychrométrie ou chambre à pression, permet donc de caractériser l'état hydrique de la plante (Turner 1981). Dans une synthèse de la littérature que nous avons réalisée sur l'interaction sécheresse x maladies cryptogamiques chez les plantes (voir partie III de ce document), seulement 59% des articles (n=62) présentaient des mesures du potentiel hydrique des plantes étudiées, tandis que 41% des études présentaient des conclusions sur un impact potentiel de la sécheresse (réduction de l'arrosage) sur les interactions plante-pathogènes, sans quantifier le stress hydrique de la plante.

Or, lors d'une expérimentation de stress hydrique provoqué par arrêt de l'arrosage, la relation entre la perte de masse du pot et le potentiel hydrique de base est non-linéaire (Fig. 10, résultats obtenus chez la vigne). Le potentiel de base ( $\Psi_{PD}$ ) est mesuré avant le lever du jour (avant que la plante ne commence à transpirer<sup>4</sup>) permettant ainsi d'obtenir la pression dans le xylème de la plante lorsqu'elle est en équilibre avec le potentiel hydrique du sol. Nous pouvons observer chez la vigne que la chute du potentiel hydrique de base ne se produit qu'après un certain seuil de perte de masse du pot (Fig. 10). La perte de masse représente la consommation en eau de la plante (le sol autour de la tige étant couvert hermétiquement) qui est dépendante du type de sol utilisé, des conditions ambiantes de la serre (température, humidité) et de la surface foliaire de la plante. Or cette perte de masse n'est pas un bon proxy de l'état de stress de la plante que l'on caractérise par son potentiel hydrique (potentiel hydrique de base, voir minimum). Chez la vigne, un faible re-arrosage entraîne une récupération d'un potentiel de base proche de 0 MPa. Afin de maintenir les plantes en stress hydrique il s'agit donc soit de ne pas les arroser (le potentiel hydrique chute donc progressivement dès que le seuil d'assèchement du pot est atteint (Fig. 10 ; Fig. 19A-B), soit de les maintenir à un potentiel hydrique cible avec des re-arrosages finement contrôlés en continu (Fig. 21a). Ces derniers doivent être réalisés en fonction de la réponse du potentiel hydrique à l'arrosage.

---

<sup>4</sup> Un certain niveau de transpiration nocturne a été mis en évidence chez la vigne (Rogiers et al. 2009 ; Coupel-Ledru et al. 2016) mais voir Dayer et al. (2021).



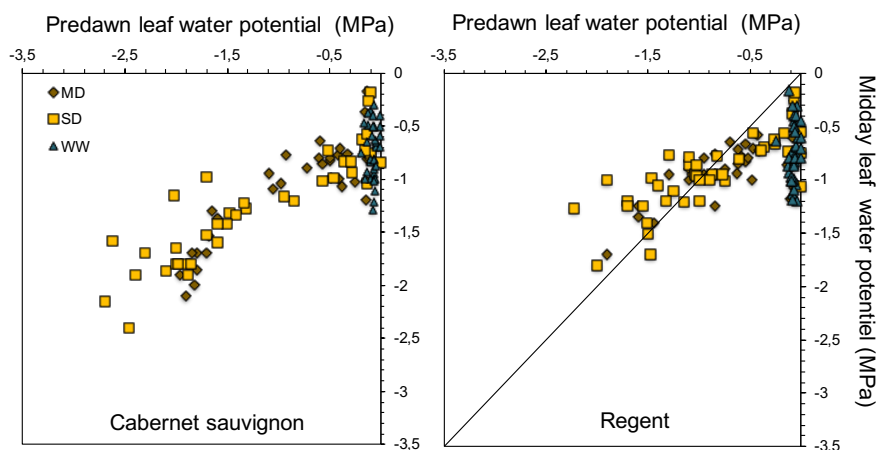
**Figure 10.** Relation non linéaire entre la perte de masse du pot (%) et le potentiel hydrique de base de la vigne suite à l'arrêt de l'arrosage. Les pots sont placés sur des balances individuelles. La perte de masse indiquée est calculée avec la masse relevée juste après la mesure du potentiel de base et la masse du pot à capacité au champ (triangles bleus : plantes arrosées à la capacité au champ ; carrés oranges : plantes non arrosées depuis différentes dates afin d'obtenir une gamme de stress hydrique). Les plantes sont des greffés soudés avec deux tiges de 10 feuilles minimum chacune de deux cépages (Cabernet sauvignon et Regent).

La chute du potentiel hydrique est, dans un premier temps, contrôlée par la fermeture stomatique qui se produit chez la vigne et chez toutes les espèces ligneuses (Martin St-Paul et al. 2017) avant l'apparition d'évènements de cavitation dans le système vasculaire (Creek et al. 2020, Hochberg et al. 2017 ; Dayer et al. 2020 ; Gambetta et al. 2020). Lors de nos expérimentations la conductance stomatique a chuté entre -0.5 et -1MPa que ce soit chez des jeunes plantes en pots (Fig. 8 ; Charrier et al. 2018, Fig. 19 et 20 ; Delmas et al. données non publiées) ou chez des ceps âgés en pots (Fig. 22A,B ; Bortolami et al. soumis<sup>(19)</sup>) voir également Schultz (2003) pour des données collectées au vignoble sur des plantes âgées de 8 ans). La fermeture stomatique est contrôlée par la synthèse d'ABA dans les feuilles (Mittelheuser and Van Steveninck 1969). Nous avons quantifié la synthèse d'ABA dans une de nos expérimentations où la sécheresse a été induite par arrêt total de l'arrosage, et celle-ci augmente significativement à partir de  $\Psi_{MD} = -0.8\text{MPa}$ , uniquement chez les plantes en conditions de sécheresse ( $1055 \pm 54 \text{ ng g}^{-1} \text{ FW}$  d'ABA en moyenne chez les plantes stressées) tandis que la synthèse d'ABA des plantes témoins reste stable et faible ( $298 \pm 16 \text{ ng g}^{-1} \text{ FW}$  d'ABA en moyenne ; ABA quantifié à Hobart University avec S. McAdam et T. Brodribb ; McAdam 2015).

Les expérimentations de stress hydrique en conditions contrôlées permettent d'étudier la régulation du transport de l'eau dans des gammes de stress très large (en conditions de stress sévère que l'on n'observe que rarement au champ ; sécheresse décennale) et de révéler ainsi les caractéristiques de la dynamique des potentiels hydriques face au stress hydrique de chaque espèce ou variété étudiée (Martinez-Vilalta et al. 2014).

L'attribution d'un comportement aniso vs. isohydrique déterminé via la dynamique des potentiels hydriques (aniso vs. isohydrique) a été l'objet de débats chez la vigne (Chaves et al. 2010) et d'autres espèces (Matínez-Vilalta et al. 2017). En utilisant des jeux de données (issus du travail de G. Charrier puis des projets VIVALDI et PHYSIOPATH, voir partie III de ce document) de suivi de potentiels hydriques dans une large gamme de conditions de sécheresse et en combinant des observations sur le terrain et des expériences en serre, nous avons exploré la relation dynamique entre le potentiel de midi ( $\Psi_{MD}$ ) et le potentiel hydrique de base ( $\Psi_{PD}$ ).

Grenache et Syrah n'ont pas présenté de différences significatives dans la relation  $\Psi_{MD}$  et  $\Psi_{PD}$  (au champ ou en serre lors d'une expérimentation de sécheresse continue sur jeunes plantes **Charrier et al. 2018**) et ont tous deux présenté une transition dynamique au cours de l'évolution du stress hydrique d'un comportement anisohydrique à isohydrique. Il faut noter que ces cépages présentent des différences significatives pour d'autres traits hydrauliques décrits dans le travail de Dayer et al. (2020). Lors d'une autre expérimentation de sécheresse provoquée par arrêt de l'arrosage, Cabernet sauvignon et Regent (Fig. 11) n'ont pas présenté non plus de différences majeures entre eux dans la relation  $\Psi_{MD}$  et  $\Psi_{PD}$  et la dynamique de leurs potentiels hydriques devient nettement isohydrique lorsque les potentiels hydriques de base sont  $< -1$  MPa. La relation entre  $\Psi_{MD}$  et  $\Psi_{PD}$  a également été étudiée chez des ceps âgés de Sauvignon blanc (Fig21b ; **Bortolami et al. soumis<sup>(19)</sup>**) et il sera intéressant de comparer les pentes (sensibilité relative du taux de transpiration et la conductance hydraulique à la chute de potentiel hydrique) et les interceptes (caractérisant le taux de transpiration maximale par unité de capacité de transport hydraulique ; voir Martinez-Vilalta et al. 2014) de ces relations  $\Psi_{MD}$  vs.  $\Psi_{PD}$  avec les jeux de données obtenus sur jeunes plantes.



**Figure 11.** Relation entre le potentiel hydrique foliaire de base (à l'aube : *predawn*) et minimum (à midi solaire : *midday*) de *Vitis vinifera* cv. Cabernet sauvignon et Regent soumis à différents niveaux de stress hydrique (WW : irrigation à la capacité au champ ; SD : arrêt de l'arrosage total au premier jour de l'expérimentation ; MD : arrêt de l'arrosage une semaine après les SD). La ligne noire indique la régression 1 :1.

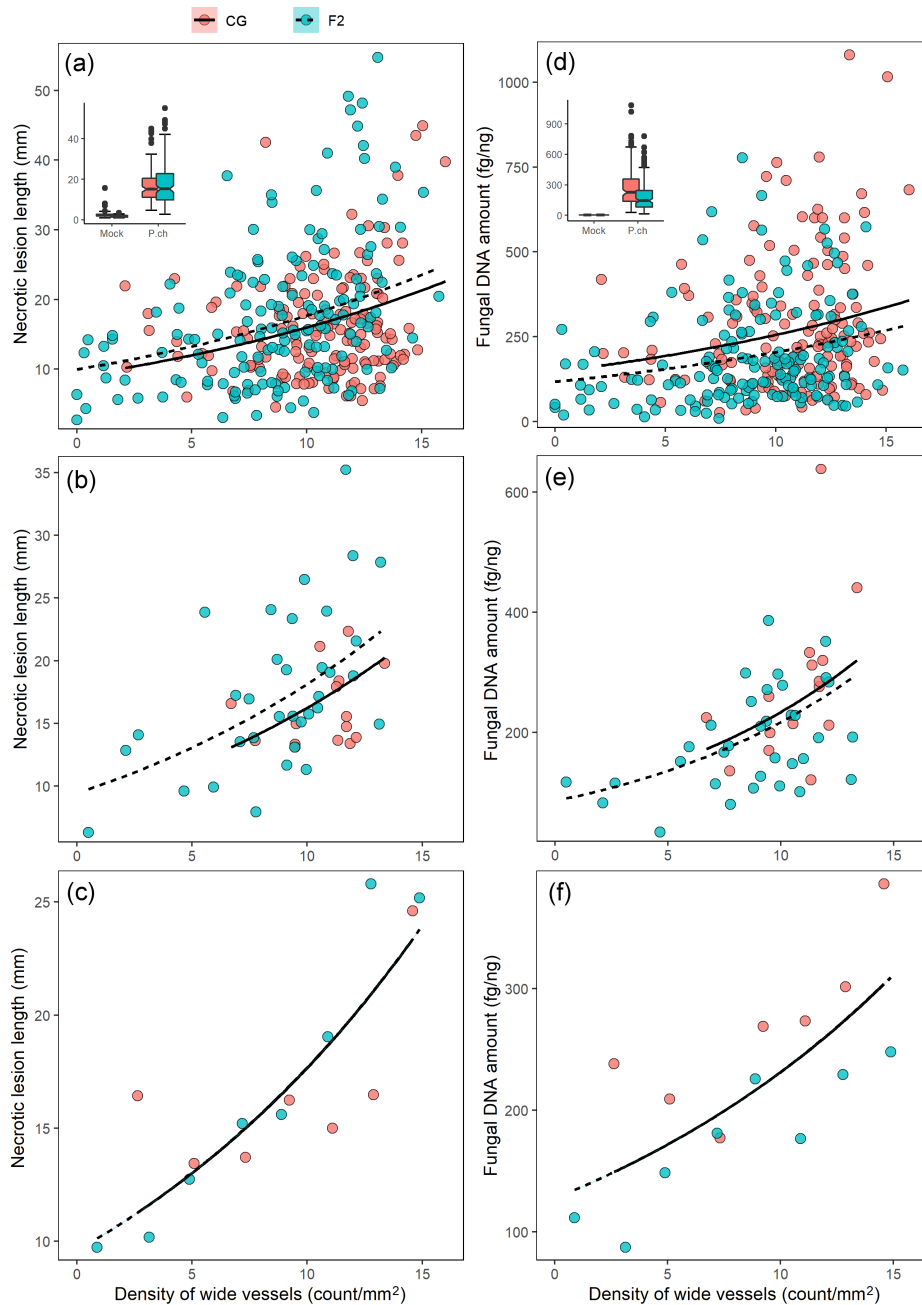
## *Rôle des propriétés des vaisseaux du xylème dans la sensibilité de la vigne aux agents pathogènes vasculaires et à la sécheresse*

Les caractéristiques anatomiques du système vasculaire ont un impact certain sur la capacité de l'hôte à contenir les infections et sur la stratégie de colonisation adoptée par les pathogènes vasculaires (Fradin & Thomma, 2006). Le modèle CODIT illustre de quelle façon les barrières anatomiques au sein du xylème peuvent être utilisées pour restreindre le mouvement des pathogènes (Shigo, 1984). La restriction du mouvement longitudinal des pathogènes serait principalement réalisée par l'occlusion des vaisseaux du xylème, tandis que les mouvements latéraux seraient principalement limités par le renforcement des parois cellulaires ou l'accumulation de composés antimicrobiens. Le diamètre et la longueur des vaisseaux du xylème, leur connectivité et certaines caractéristiques des ponctuations aréolées ont été proposés comme facteurs contribuant à la résistance de l'orme et de la vigne à *Ophiostoma novo-ulmi* (maladie de l'Orme) et à *Xylella fastidiosa* (maladie de Pierce) (Brodersen et al, 2013 ; Chatelet et al. 2011 ; Martín et al 2009 ; Solla et al. 2002 ; Sun et al. 2011). Le diamètre des vaisseaux a également un impact sur le processus de compartimentation en modifiant la dynamique de l'occlusion des vaisseaux par les tyloses (Pouzoulet et al. 2017 ; Pouzoulet et al. 2019). Il a récemment été mis en évidence que la densité des vaisseaux du xylème de large diamètre serait corrélée à la sensibilité des génotypes de *Vitis vinifera* au pathogène vasculaire *Phaeoconiella chlamydospora* (Pouzoulet et al. 2017). Cet agent pathogène impliqué dans l'esca est identifié comme étant l'un des plus virulents (Feliciano et al. 2004, Travadon et al. 2013, Urbez-Torres et al. 2014) et il est systématiquement isolé des ceps de vigne (Morales-Cruz et al. 2018 ; Bruez et al. 2020 ; **Bortolami et al. 2019, 2021**).

A l'aide d'une gamme de génotypes expérimentaux et de cépages commerciaux de *V. vinifera*, nous avons étudié l'impact de l'anatomie des vaisseaux du xylème sur la sensibilité des génotypes à l'inoculation contrôlée de *P. chlamydospora* et exploré l'hypothèse que la densité de vaisseaux soit un paramètre clé de la sensibilité à cette infection. Nous avons mis en évidence une relation positive et significative entre la densité de vaisseaux (>100µm) et la taille des nécroses provoquées par *P. chlamydospora* ou la quantité d'ADN de ce champignon détecté dans les tissus (**Pouzoulet et al. 2020 ; Fig. 12**). Cette étude confirme le rôle de la taille des vaisseaux dans la capacité de la vigne à limiter la progression de ce champignon que ce soit à l'échelle intra-organe (une tige) ou à l'échelle inter-génotype. Plus précisément, les résultats indiquent que les plantes ayant une forte densité de vaisseaux de diamètres élevés ne sont pas systématiquement sensibles mais présentent des infections sévères (nécroses de grande taille) en grand nombre qui ne sont pas observées chez les plantes ayant une faible densité de larges vaisseaux. Par ailleurs, bien que la capacité des génotypes à restaurer l'intégrité du cambium vasculaire lors de l'infection soit très variable, ce trait n'est pas corrélé avec leur capacité à entraver le mouvement des pathogènes au niveau

du xylème. La distribution des données de taille de nécroses sur la gamme de sensibilité des génotypes suggère qu'un mécanisme « basé sur le risque » soit impliqué. Nous avons utilisé ces données expérimentales pour calibrer un modèle mécaniste stochastique de la propagation de l'agent pathogène permettant ainsi de démontrer que l'efficacité du processus de compartimentation dans un vaisseau du xylème donné est fonction de son diamètre (**Pouzoulet et al. 2020**).

Nous avons également étudié la relation entre la vulnérabilité à l'embolie et la sensibilité aux agents pathogènes vasculaires ainsi que le rôle de l'anatomie du xylème (taille et nombre de vaisseaux) en comparant les jeux de données issues de **Lamarque et al. (in prep<sup>(22)</sup>)** et **Pouzoulet et al. (2020)**. Les essais de ces deux études ont été réalisés en parallèle sur les 19 cépages commerciaux (Voltis, Floréal, Vidoc, Artaban - résistants aux maladies foliaires-; et Cabernet franc, Merlot, Cabernet sauvignon, Tempranillo, Ugni blanc, Grenache, Pinot noir, Syrah, Chardonnay, Sultanine blanc, Clairette, Cinsaut, Tinta pinheira, Saperavi, Magdeleine noire des Charentes). L'anatomie des vaisseaux a été étudié sur le lot de plantes destinés au CAVI100 pour caractériser la vulnérabilité à l'embolie et sur le lot de plantes destinés aux essais d'inoculation. De plus la descendance F2 utilisé dans **Pouzoulet et al. (2020)**, qui présente une grande gamme de variation de taille de vaisseaux, a également été caractérisée pour sa résistance à l'embolie. Les données de ces derniers points sont encore en cours d'analyse. Ce travail est mené en collaboration avec L. Lamarque et J. Pouzoulet, tous deux ayant été en post-doctorat dans le cadre du projet PHYSIOPATH, et dans le cadre du stage de master 2 de Ninon Dell'Acqua et Rémi Charbois (ce dernier a été encadré par J. Pouzoulet).



**Figure 12.** Effet de la densité des vaisseaux de diamètre  $>100\mu\text{m}$  sur la longueur des lésions nécrotiques (a,b,c) et sur la quantité d'ADN de *P. chlamydospora* chez une gamme de cépages commerciaux de vigne (CG, rouge et lignes pleines ;  $n = 15$  cépages) et chez une descendance F2 *V. vinifera* cv. Cabernet-Sauvignon  $\times$  *Vitis riparia* cv. Gloire de Montpellier (CS  $\times$  RGM, Guillaumie et al. 2020) ( $n = 34$  ; bleu et lignes pointillées). Les relations sont représentées en utilisant différentes méthodes de regroupement : (a,d) données brutes (un point par plante) ; (b,e) valeurs moyennes par génotypes ; (c,f) valeurs moyennes par classes de vaisseaux de large diamètre. (a et d insets). La comparaison des plantes « Mock » (plantes percées inoculées avec de l'eau stérile) et inoculées par *P. chlamydospora*. Figure extraite de Pouzoulet et al. 2020.



## *Impact de l'esca sur le fonctionnement hydraulique de la vigne*

L'esca est une maladie du bois de la vigne (Mugnai et al. 1999 ; Surico et al. 2006) causée par un complexe de champignons pathogènes et entraînant de forts dommages dans les vignobles européens, californien et sud-africain (10 à 20% des ceps seraient improductifs à cause de cette maladie selon les régions, Cloete et al. 2015 ; Guérin-Dubrana et al. 2019). Cette maladie s'observe par différents types de symptômes : des symptômes sur feuilles (feuilles tigrées ou totalement desséchées), sur baies (nécroses noires et dessèchement des baies), une nécrose longitudinale en surface du xylème (appelée « bande brune ») et des nécroses internes de différents aspects (Lecomte et al. 2012 ; Mondello et al. 2018 ; Ouadi et al. 2019). Les symptômes foliaires sont observés uniquement dans des vignobles âgés de plus de 7 à 10 ans et, de façon aléatoire, dans l'espace du vignoble et dans le temps (une plante peut exprimer une année et pas la suivante ; Surico et al. 2006 ; Li et al. 2017). Le rôle des facteurs abiotiques (température, pluviométrie, sécheresse du sol) est encore peu connu malgré quelques études (expl : Marchi et al. 2005 ; Calzarano et al. 2018). Le phénotype des symptômes foliaires est extrêmement divers entre feuilles (intra et inter plante) et d'un cépage à l'autre, et le phénotype évolue au cours du temps (Lecomte et al. 2012).

De nombreuses synthèses existent sur les maladies du bois de la vigne et l'objectif ne sera pas ici de décrire ces pathologies complexes. Nous pouvons noter cependant qu'un effort de recherche conséquent ces dernières années a permis de décrire plus d'une centaine d'agents pathogènes présents dans les nécroses du bois de la vigne (Bertsch et al. 2013). Trois agents pathogènes sont classiquement associés à l'esca : *Phaeomoniella chlamydospora*, *Phaeacremonium minimum* et *Fomitiporia mediterranea* (Mugnai et al. 1999 ; White et al. 2011 ; Bruez et al. 2014, Morales-Cruz et al. 2018). Cependant, lors de l'inoculation de ces champignons (ensemble ou séparément), aucun ou très peu de symptômes foliaires sont reproduits (Reis et al. 2016 ; Brown et al. 2020). Des travaux de l'UMR SAVE utilisant la métagénomique ont mis en évidence la diversité des assemblages fongiques et bactériens du bois de vigne en fonction du cépage, de l'organe (porte-greffe, tronc, bras), de la saison et de la présence visuelle de symptômes foliaires (expl : Bruez et al. 2014 ; 2015 ; 2016 ; 2020). Les communautés fongiques semblent similaires entre une plante exprimant ou non des symptômes foliaires que le bois étudié soit non nécrosé (Bruez et al. 2020), ou comprenne tous les types de bois nécrosés ou non présents dans le tronc (Hofstetter et al. 2012). Les derniers résultats proposent que l'association entre *P. chlamydospora* et *F. mediterranea* pourrait jouer un rôle majeur dans l'expression des symptômes (Brown et al. 2020 ; Bruez et al. 2020).

Cependant, il reste des lacunes importantes au niveau de la compréhension des mécanismes physiologiques sous-jacents à l'expression des symptômes foliaires de l'esca (Fontaine et al. 2016). Les hypothèses proposées par Surico et al. (2006) et

Claverie et al. (2020) sont d'ailleurs identiques malgré quinze ans d'écart car aucune donnée ne permet jusqu'à présent de pouvoir déterminer les processus spécifiques entraînant ces symptômes. Deux hypothèses sont avancées pour expliquer le développement des symptômes foliaires. (1) L'hypothèse que la production de toxines fongiques ou de molécules signal synthétisées par la plante entrainerait la dégénérescence des tissus foliaires ; et d'autre part (2) l'hypothèse qu'un dysfonctionnement hydraulique menant à une perte de conductivité entrainerait le développement des symptômes, la cause de ce dysfonctionnement pouvant être dû à une embolie vasculaire (cavitation), à la présence de pathogènes ou à l'occlusion des vaisseaux par la plante. Ces hypothèses, résumées pour les maladies du bois par Claverie et al. (2020), sont également celles qui sont proposées pour d'autres maladies vasculaires chez la vigne ou d'autres espèces ligneuses (McElrone et al. 2010 ; Sun et al. 2013 ; Yadeta & Thomma 2013). Cependant elles n'ont jamais été testées chez l'esca de la vigne, tel qu'on l'observe au vignoble, du fait de verrous technologiques tels qu'exposés précédemment (notamment la difficulté de reproduire les symptômes en conditions contrôlées). Il est intéressant de noter que certaines pratiques culturales en particulier la méthode de taille (« taille minimale », Lecomte et al. 2018 ; Mondello et al. 2018) ont commencé à faire leurs preuves au vignoble pour réduire l'expression des symptômes. Ce potentiel rôle de la taille indique de façon criante que l'étude du fonctionnement hydraulique du cep de vigne au cours de la pathogénèse de l'esca pourrait apporter des réponses nouvelles à des problématiques anciennes.

La difficulté, pour étudier l'impact de la sécheresse sur la pathogénèse de l'esca et la physiologie de la vigne lors de l'expression des symptômes d'esca, réside dans le fait de devoir étudier l'esca au vignoble (seules plantes exprimant les symptômes foliaires). De plus, l'étude du fonctionnement hydraulique des plantes nécessite également de travailler *in vivo* sur des plantes entières et non sur des prélèvements (expl : de tiges). Ceci prend tout son sens lorsqu'il s'agit d'amener les plantes pour de longues sessions de travail au synchrotron. Tout prélèvement de tissus (tiges ou feuilles) conduit à une rupture hydraulique si ce n'est pas effectué sous eau ce qui peut entraîner des biais dans l'étude de l'hydraulique de la plante (Torres-Ruiz et al. 2015). Afin d'étudier les mécanismes physiologiques entraînant l'expression de symptômes d'esca et l'interaction avec la sécheresse, il est donc primordial de pouvoir avoir du matériel végétal symptomatique d'esca transférable en serre et au labo.

Par conséquent nous avons mis au point en 2017 un protocole d'arrachage des ceps de vigne à la parcelle (âgés de >25 ans) et un reconditionnement en pots (Fig. 13). Cette méthode nous permis d'obtenir 160 vignes en pot (entre 2017 et 2021). Grâce à une base de données historique de l'UMR SAVE (Pascal Lecomte), nous possédons l'histoire de chaque cep vis à vis de l'esca (symptômes foliaires notés au vignoble chaque année depuis 2012). Certains de ces ceps ont exprimé les symptômes d'esca au cours de nos expérimentations (avec une incidence équivalente à celle qui était observée au

vignoble) nous permettant d'étudier les relations hydriques et carbonées au cours du développement des symptômes. Ce dispositif expérimental innovant du point de vue de l'étude de l'esca nous permet de répondre à des questions scientifiques novatrices sur l'interaction esca / facteurs abiotiques et sur l'impact de l'esca sur le fonctionnement hydraulique de ces ceps de vigne âgés, puisque nous pouvons contrôler l'environnement abiotique (irrigation, nutrition, microclimat) de nos plantes au cours des expérimentations et les transporter dans différents laboratoires. Ce travail a fait l'objet de la thèse de Giovanni Bortolami à l'UMR SAVE que j'ai co-encadré avec Gregory Gambetta (UMR EGFV) entre 2018 et 2021.

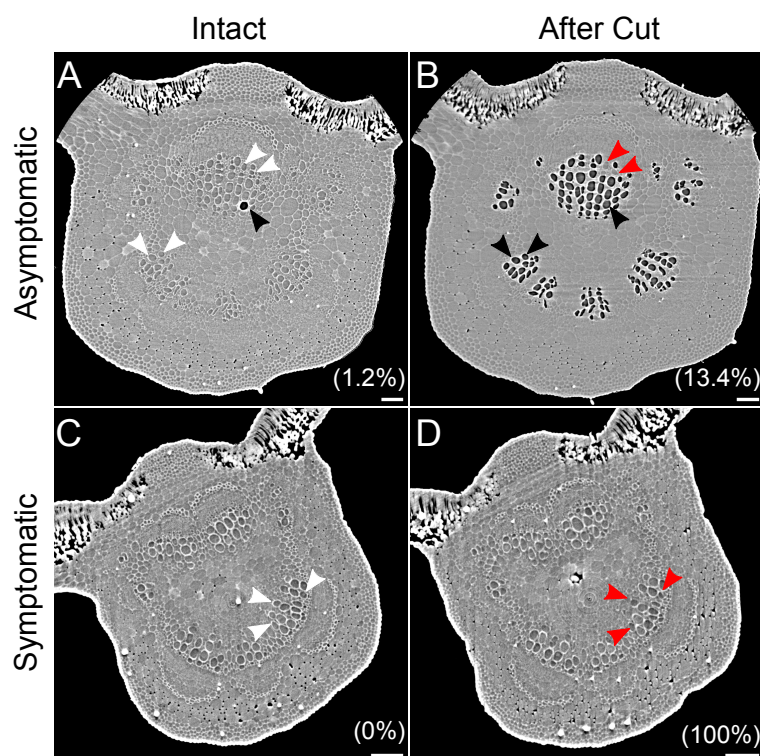


**Figure 13.** Illustration du protocole d'arrache des ceps de vigne et transplantation en pots de 20 litres. Protocole mis au point par Jérôme Jolivet (TR INRAE). (A) arrachage manuel au vignoble pour préserver les racines ; (B) les pots sont placés sur table chauffante pour promouvoir le développement racinaire ; (C) les ceps sont ici placés sur des balances individuelles au sein du dispositif Bordô (UMR EGFV) ; (D) expression de symptômes typiques d'esca sur un cep de Sauvignon blanc en conditions contrôlées ; (E) photographie des feuilles symptomatique d'esca de ces mêmes ceps de vigne au vignoble l'année avant l'arrachage.

Nous nous sommes donc attachés à explorer l'hypothèse (2), dite du « dysfonctionnement hydraulique », en étudiant l'impact de l'esca à court et long terme sur le fonctionnement hydraulique du cep de vigne grâce à une collaboration interdisciplinaire avec des physiologistes des plantes pérennes. Nous avons développé une approche intégrée pour étudier la pathogénèse de l'esca en combinant la microtomographie à rayon X (microCT, technologie du synchrotron SOLEIL) pour visualiser le fonctionnement hydraulique *in vivo* (Torres-Ruiz et al. 2015 ; Choat et al. 2016), la technique de vulnérabilité optique (« OV technique », Brodribb et al. 2016) pour quantifier le dysfonctionnement hydraulique des feuilles symptomatiques, la microscopie (histologie du xylème des feuilles et des tiges) pour étudier l'intégrité des

vaisseaux, ainsi que des mesures de conductivité hydraulique sur tiges (Torres-Ruiz et al. 2012) au cours de l'expression des symptômes foliaires.

L'objectif, grâce aux observations non destructives faites au rayon X par microCT, était de tester si le développement des symptômes foliaires d'esca entraîne un dysfonctionnement hydraulique (perte de conductivité). L'utilisation de la microCT permet d'éviter les artefacts causés par les techniques invasives traditionnelles (Torres-Ruiz et al. 2015) et, couplée à un agent de contraste (l'iohexol ; Pratt & Jacobsen 2018), elle permet une détection visuelle des vaisseaux fonctionnels, des vaisseaux pleins d'air et des vaisseaux obstrués par des occlusions (Fig. 15). Nous avons pu mettre en évidence pour la première fois une absence d'embolie native (c.-à-d. absence d'air) dans les feuilles et les tiges symptomatiques et la présence de vaisseaux du xylème non fonctionnels (Fig. 14 et Fig. 15 ; Bortolami et al. 2019, 2021).

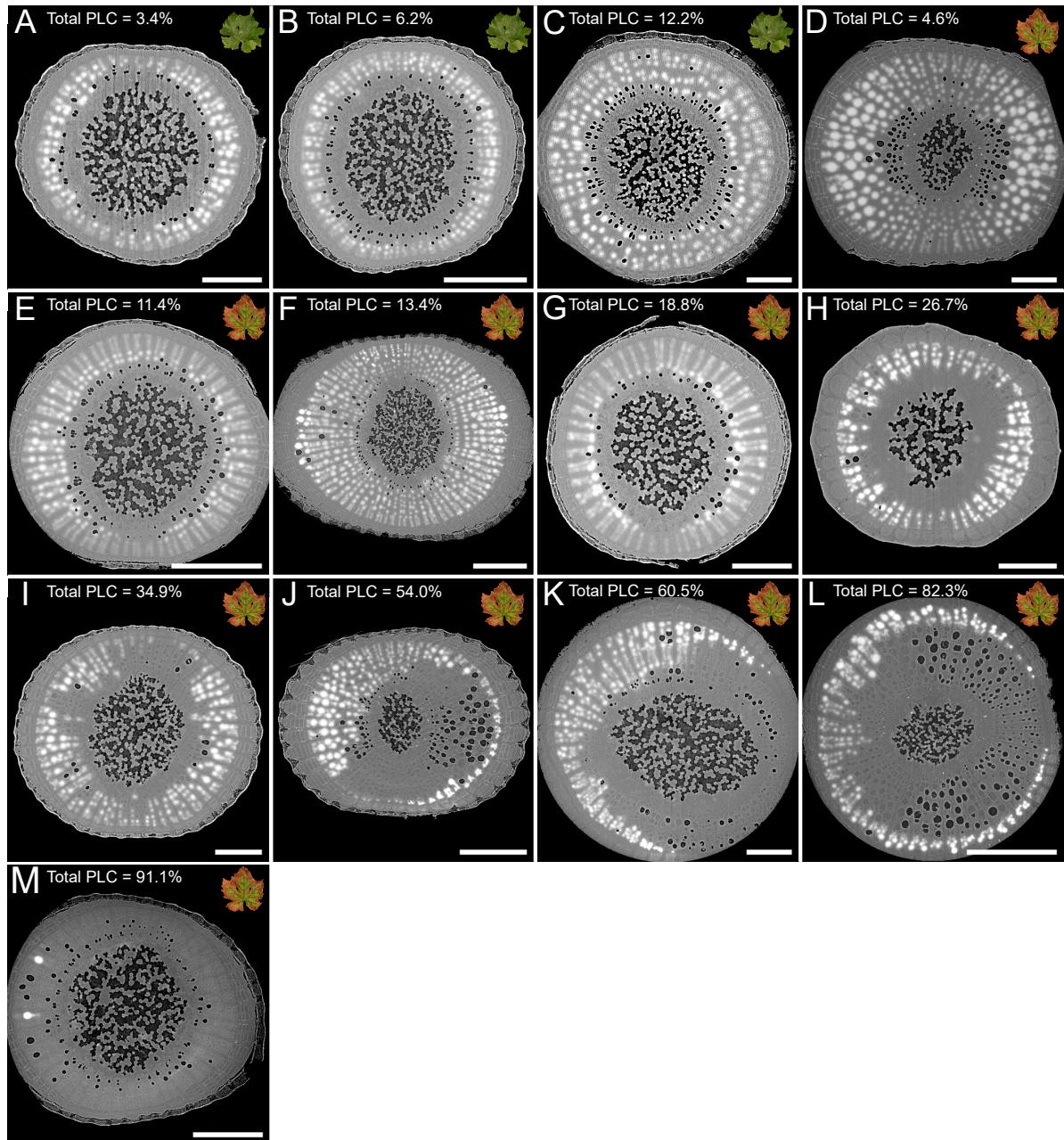


**Figure 14.** Reconstitutions 2D de coupes transversales à partir de volumes obtenus par microtomographie à rayons X de feuilles de vigne (*V. vinifera* cv. Sauvignon blanc). Des nervures centrales de feuilles de vigne asymptomatiques (A et B) et symptomatiques d'esca (C et D) sont représentées. Après un premier scan sur des feuilles intactes (A et C), les échantillons ont été coupés (B et D) juste au-dessus de la zone scannée pour emboliser les vaisseaux, puis scannés à nouveau. Les vaisseaux remplis d'air (expl : pointes de flèche noires), remplis d'eau (expl : pointes de flèche blanches) et obstrués (expl : pointes de flèche rouges) ont été comptés et leurs diamètres en coupe transversale ont été quantifiés pour déterminer le pourcentage de perte de conductance hydraulique (PLC). La PLC causée par l'embolie native (A et C) ou par les occlusions (B et D) est indiquée entre parenthèses. Échelle = 100 µm. Figure extraite de Bortolami et al. 2019.

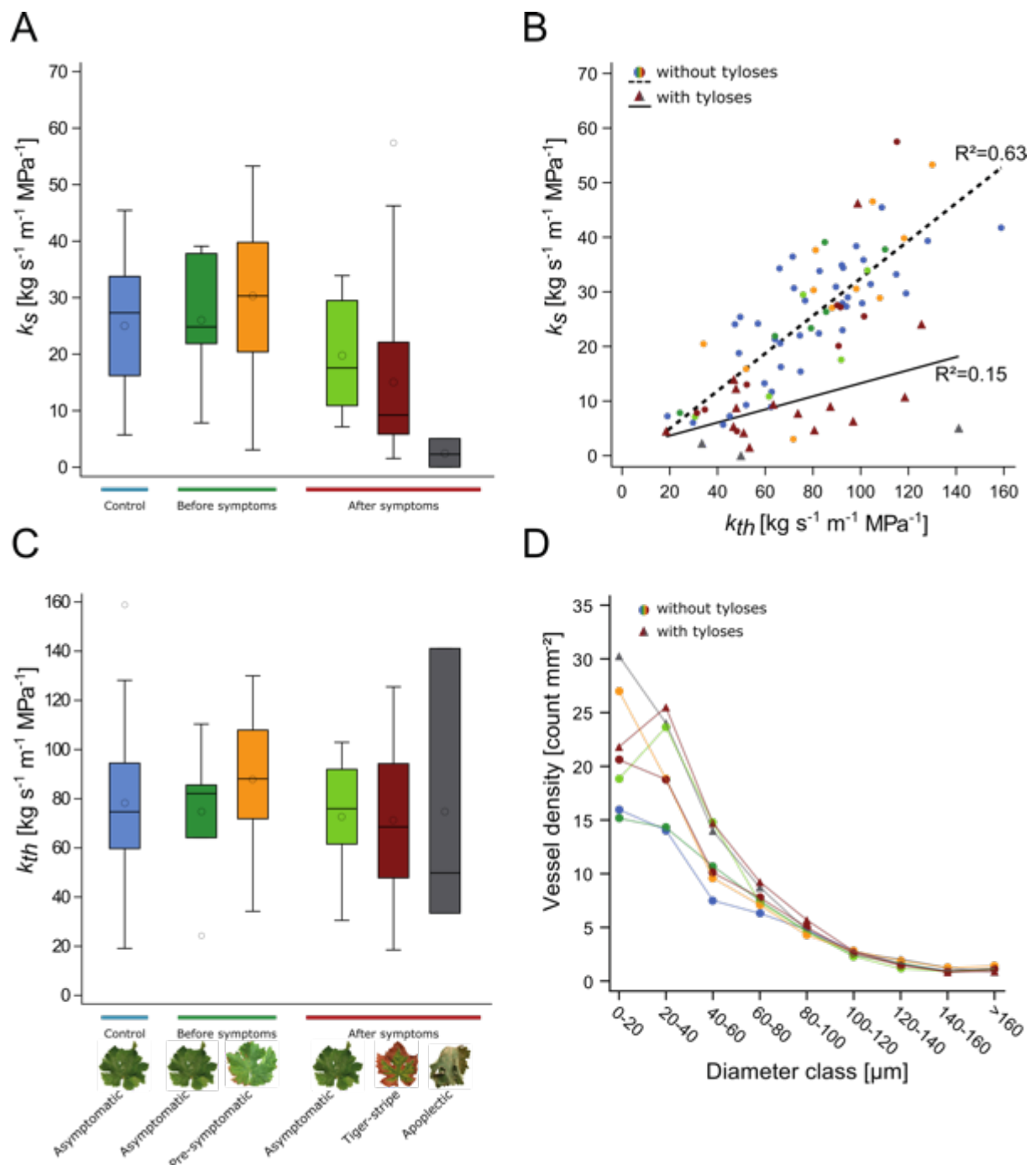
L'étape suivante a été de mettre au point une méthode de détection du contenu des vaisseaux afin d'identifier l'origine de la perte de conductivité hydraulique. Nous avons réalisé des observations histologiques avec différents colorants et pu mettre en évidence la présence de thylloses et de gels dans les vaisseaux. De plus, nous avons confirmé par qPCR (cf. Pouzoulet et al. 2013) l'absence dans les tiges de l'année et les feuilles (là où les symptômes sont observés) de deux pathogènes vasculaires impliqués dans l'esca et colonisant par contre le tronc des ceps de vigne (**Bortolami et al. 2019, 2021**). Ces symptômes (et les occlusions des vaisseaux) sont donc observés à distance des nécroses du tronc où se trouvent les agents pathogènes. Ces résultats démontrent l'absence d'embolie et la présence d'un dysfonctionnement hydraulique dû à des occlusions non gazeuses dans les feuilles symptomatiques d'esca (**Bortolami et al. 2019**) ainsi que dans les tiges (**Bortolami et al. 2021**).

De plus, il existe une segmentation hydraulique entre les organes pour la sensibilité aux occlusions, tout comme nous l'avons observé ainsi que d'autres auteurs pour la sensibilité à la cavitation chez la vigne (Zufferey et al. 2011 ; **Charrier et al. 2016** ; Hochberg et al. 2016 ; 2017). En effet, nous avons pu observer une perte de conductivité due aux occlusions en moyenne de 61% dans les nervures centrales et de 54% dans les pétioles des feuilles symptomatiques et de 27% dans les tiges symptomatiques. De plus, l'utilisation de la technique de vulnérabilité optique à l'UMR BIOGECO (Brodrigg et al. 2016 ; Lamarque et al. 2018 ; Dayer et al. 2020) sur le limbe de feuilles symptomatiques et contrôles nous a permis de mettre en évidence que le dysfonctionnement hydraulique dû aux occlusions est encore plus important dans les nervures secondaires que dans la nervure centrale de la feuille (**Bortolami et al. in prep**<sup>(21)</sup>).

Les mesures directes de conductivité hydraulique sur tiges, couplées à la quantification de la conductivité hydraulique théorique (anatomie du xylème), ont permis de mettre en évidence que la perte de conductivité ne se produit qu'en présence de thylloses sur les tiges symptomatiques, soit pour 2/3 des tiges avec des symptômes foliaires, toutes les tiges apoplectiques c'est-à-dire entièrement desséchées, et aucune des tiges contrôles (Fig. 16 ; **Bortolami et al. 2021**). Ce travail a été réalisé dans le cadre de la thèse de Giovanni Bortolami (2021), du master d'Elena Farolfi (2019) et du stage de licence de Marie Marchesseau-Marchal (2020) et a impliqué de nombreuses collaborations à l'interface de la physiologie et de la pathologie.



**Figure 15.** Reconstructions 2D de sections transversales à partir de volumes de tiges de vigne (*V. vinifera* cv. Sauvignon blanc) obtenues par microtomographie à rayons X. Chaque panel représente une section transversale de différentes tiges de plantes contrôles (A-C) et de tiges symptomatiques d'esca (D-M). L'iohexol apparaît en blanc brillant dans les vaisseaux fonctionnels ; les vaisseaux remplis d'air apparaissent en noir (PLC native) ; les vaisseaux obstrués par des occlusions apparaissent en gris (PLC occlusion). Les valeurs de perte de conductivité hydraulique total (c'est-à-dire PLC native + PLC occlusion) sont indiquées pour les échantillons présentés. Barres d'échelle = 1mm. Figure extraite de **Bortolami et al. 2021**.

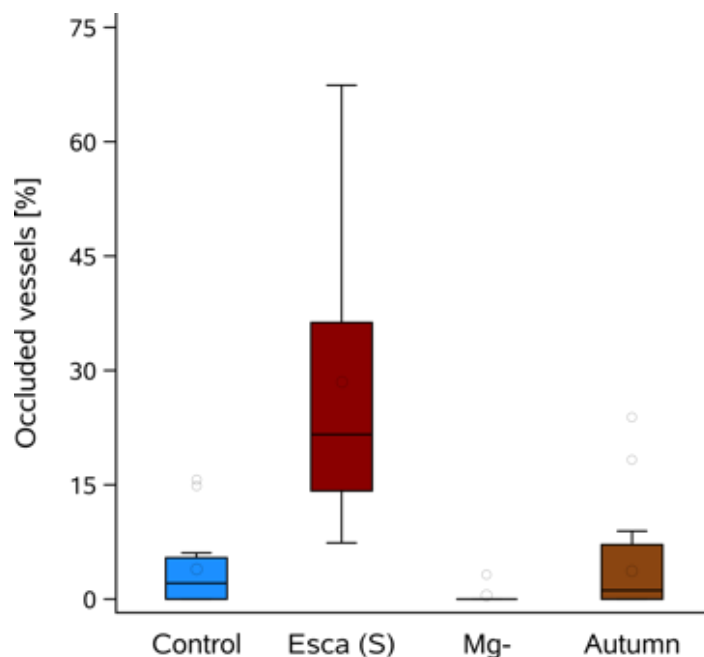


**Figure 16.** Relations entre la conductivité hydraulique spécifique de la tige ( $k_s$ ), la conductivité hydraulique théorique de la tige ( $k_{th}$ ) et la densité des vaisseaux dans des ceps de vigne contrôlés et symptomatiques de l'esca (*V. vinifera* cv. Sauvignon blanc). (A) Valeurs de  $k_s$  pour les tiges contrôles issues de plantes contrôles (bleu), les tiges asymptomatiques (vert foncé) et pré-symptomatiques (jaune) de plantes avant l'apparition des symptômes ; les tiges asymptomatiques (vert clair), symptomatiques (rouge) et apoplectiques (gris) dans les plantes après l'apparition des symptômes (pas de différences significatives,  $n=88$ ,  $P=0.28$ ). (B) Relations entre  $k_s$  et  $k_{th}$ . Les symboles représentent l'absence (cercles) ou la présence (triangles) de thylloses dans les vaisseaux du xylème. Les couleurs représentent la symptomatologie de l'esca (identique au panel A). La ligne pointillée représente la régression pour les tiges dans lesquelles aucune thyllose n'a été observée dans les vaisseaux du xylème, et la ligne pleine

représente la régression pour les échantillons avec des thyloses. (C) Valeurs de  $k_{th}$  pour les différentes catégories de tiges telles que présentées dans le panel A (pas de différences significatives,  $n=88$ ,  $P=0.71$ ). (D) Relations entre les valeurs moyennes de la densité des vaisseaux du xylème et leurs diamètres (pas de différences significatives,  $n=88$ ,  $P=0.60$ ). Figure extraite de **Bortolami et al. 2021**.

La connaissance de l'historique pathologique (symptômes d'esca) de chaque cep de vigne au vignoble avant l'arrachage (travail de P. Lecomte, UMR SAVE) nous a permis de mettre en évidence que l'anatomie du xylème et la conductivité hydraulique des tiges ne sont pas impactées par l'expression de symptômes d'esca les années précédentes (sur une période de 6 à 7 ans avant l'étude) (**Bortolami et al. 2021**).

Enfin, afin de comprendre les processus physiologiques à l'origine des symptômes foliaires d'esca, nous avons comparé l'anatomie des vaisseaux du xylème (nervures centrales) de feuilles exprimant des symptômes de différentes origines (esca, senescence automnales, carence en magnésium). Les résultats (**Bortolami et al. in prep**<sup>[21]</sup>) démontrent l'unicité des symptômes d'esca car ce sont les seuls symptômes présentant des niveaux d'occlusions élevés en moyenne de 28% contre 3% pour les autres symptômes (Fig. 17).



**Figure 17.** Vaisseaux obstrués par des occlusions dans les nervures centrales de *V. vinifera* au cours de différents processus de sénescence ( $\chi^2=1186.01$ ,  $P<0.0001$ ) : plantes contrôles (bleu,  $n=14$  feuilles), plantes symptomatiques de l'esca (rouge,  $n=13$  feuilles), plantes présentant des carences en magnésium (gris,  $n=4$  feuilles) et plantes en sénescence automnale (marron,  $n=21$  feuilles). Plusieurs cépages sont poolés dans cette figure. Figure extraite de **Bortolami et al. in prep**<sup>[21]</sup>.



Afin d'approfondir les connaissances sur l'anatomie des vaisseaux et le fonctionnement hydraulique du xylème de feuilles lors de l'expression des symptômes d'esca, nous avons sollicité des collaborations internationales pour recevoir des échantillons issus de différents cépages et de différents vignobles (France, Espagne, Italie et Californie). Je me permets de mentionner ici que l'histologie végétale (feuilles et tiges et bientôt tronc) est une compétence nouvelle pour l'UMR SAVE que nous avons mis en place pour étudier la physiopathologie de la vigne avec l'arrivée de Nathalie Ferrer en 2019 (TR INRAE). Nos résultats indiquent que la proportion d'occlusions dans les nervures centrales de feuilles symptomatiques d'esca serait variable entre les cépages (**Bortolami et al. in prep<sup>(21)</sup>**) ce qui ouvre des perspectives de recherche sur la relation entre l'anatomie du xylème des cépages et la sensibilité variétale (voir les perspectives de ce document). De plus, nous avons prélevé des feuilles au cours des expérimentations de la thèse de G. Bortolami afin d'identifier le moment d'apparition des occlusions dans les vaisseaux (données en cours d'analyse).

Un dépérissement de grande ampleur a été observé au cours des dernières décennies dans des écosystèmes agricoles et forestiers à travers le globe, mais les causes sous-jacentes (biotiques, abiotiques et socio-économiques) à cette mortalité de plantes pérennes sont encore très mal connues. Les travaux décrits ci-dessus démontrent que le fonctionnement hydraulique est au cœur de la problématique du dépérissement de la vigne. Notre travail a eu pour ambition d'identifier les facteurs impliqués dans le dépérissement de la vigne par une approche intégrée combinant physiologie et pathologie de la vigne et mobilisant différents outils et dispositifs expérimentaux. Nous avons (i) caractérisé l'adaptation des différents cépages de vigne à la sécheresse, leur tolérance à l'embolie, et étudié la capacité de la vigne à réparer ses vaisseaux suite à des événements d'embolie, (ii) mis en évidence le rôle de la taille des vaisseaux du xylème de la vigne dans la sensibilité à un pathogène vasculaire (*P. chlamydospora*), (iii) mis en évidence que l'esca, maladie vasculaire de la vigne, entraîne lors de l'expression des symptômes un dysfonctionnement hydraulique (feuilles et tiges) causé par des occlusions produites par la plante à distance de la niche des agents pathogènes (tronc). Une maladie vasculaire comme l'esca, qui affecte l'intégrité du xylème et entraîne un dysfonctionnement hydraulique dû à des occlusions non-gazeuses, pourrait amplifier le risque de mortalité des plantes au vignoble lors d'évènements de sécheresse intense.

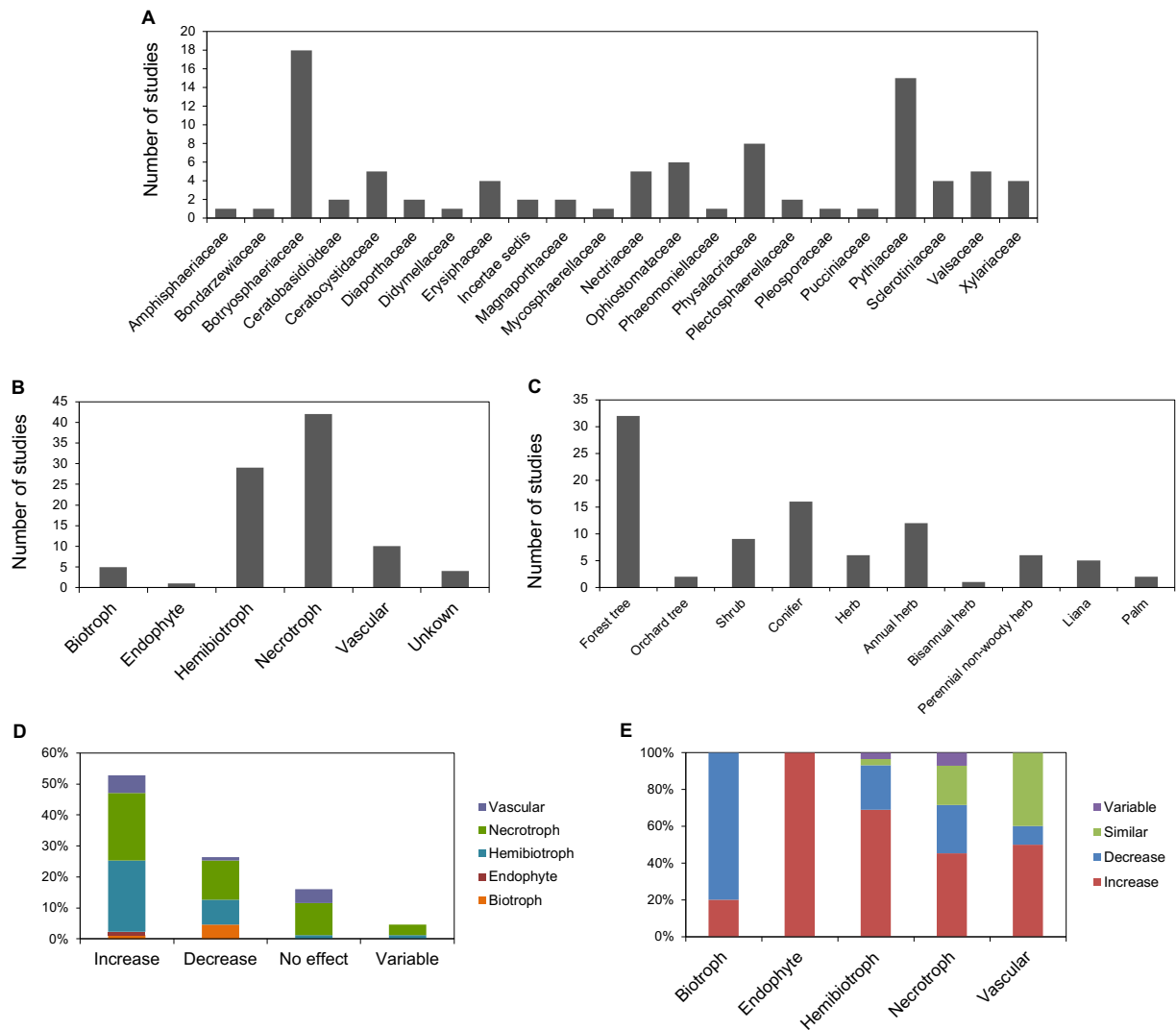
### **III. Vulnérabilité de la vigne au stress multiple et impact de la sécheresse sur les interactions plantes-pathogènes**

Les stress abiotiques peuvent affecter fortement les interactions plantes-pathogènes et l'expression des maladies, résultantes de cette interaction. Les interactions entre l'environnement, la plante et les agents pathogènes dépendent du type de stress et de son intensité ainsi que du pathosystème (et des traits étudiés), pouvant conduire à une augmentation ou une diminution des dommages causés sur la plante par la maladie ou les ravageurs (expl : Jactel et al. 2012, 2019). Parmi les stress abiotiques, la sécheresse est responsable d'évènements de mortalité de grande ampleur (Pedersen 1998; Bréda et al. 2006). Le changement climatique augmente la fréquence et l'intensité de sécheresse, ce qui entraîne le déclin de productivité et la mortalité de plantes ligneuses dans les zones où l'eau est limitante (Allen et al. 2010). Comme évoqué en partie II, la sécheresse entraîne une baisse du potentiel hydrique de base de la plante qui conduit progressivement à un arrêt de la croissance de la plante, une baisse de la photosynthèse (fermeture stomatique) puis, lorsque le potentiel hydrique continue de chuter, à la senescence des feuilles et des parties pérennes de la plante par cavitation (Fig. 8 ; Delzon & Cochard 2014). Chez la vigne plus spécifiquement, l'état hydrique des plantes constitue un facteur clé dans les échanges gazeux, et l'efficacité de l'utilisation de l'eau mais également la composition des baies et la qualité du vin (Zufferey et al. 2017, 2018 ; Gambetta et al. 2020). La sécheresse peut affecter les interactions plantes-pathogènes soit par un impact direct sur les agents pathogènes (Cook & Papendick 1972 ; Luard & Griffin 1981 ; Vannini & Scarascia Mugnozza 1991 ; Vannini et al. 1996), soit par un effet antagoniste ou synergique sur la physiologie de la plante (concept de prédisposition et de stress multiples ; Desprez-Loustau et al. 2006). Il a été suggéré que l'interaction sécheresse x maladie est dépendante du type d'interaction trophique entre la plante hôte et son agent pathogène (biotrophe, hémibiotrophe, vasculaire, nécrotrophe ; Oliva et al. 2014 ; voir aussi Jactel et al. 2012) puisque chaque type d'agents pathogènes interagit avec la plante soit au niveau du fonctionnement hydraulique (occlusion des vaisseaux) ou de la balance carbonée (consommation des carbohydrates ou activation de la réponse défense de la plante).

#### *Synthèse quantitative de la littérature*

Nous avons réalisé une synthèse bibliographique (62 articles étudiant 91 pathosystèmes entre 1968 et 2015) sur l'impact de la sécheresse sur les maladies des plantes (Fig. 18A-C) qui démontre que 51% des études mettent en évidence une augmentation des symptômes de la maladie en conditions de stress hydrique contre 26% de diminution (les études restantes démontrant un impact neutre ou variable).

Les pathogènes hémibiotrophes, vasculaires et nécrotrophes présentaient respectivement des dommages plus importants dans 66.7%, 50% et 45.2% des cas en condition de sécheresse par rapport aux conditions contrôles (Fig. 18D, E). Trop peu d'études concernent les pathogènes biotrophes (n=5) pour pouvoir analyser les tendances générales.



**Figure 18.** Synthèse bibliographique (1968-2015) sur les effets d'un stress hydrique sur les maladies des plantes (champignons et oomycètes). A : Nombre d'études par familles auxquelles appartiennent les agents pathogènes. B : Nombre d'études par type de relation trophique entre l'agent pathogène et son hôte. C : Nombre d'études par type de plantes étudiées. D : Pourcentage d'études selon l'effet du stress hydrique sur le développement de la maladie. E : Pourcentage d'études selon l'effet du stress hydrique sur le développement de la maladie au sein de chaque type de relation trophique entre l'agent pathogène et la plante.

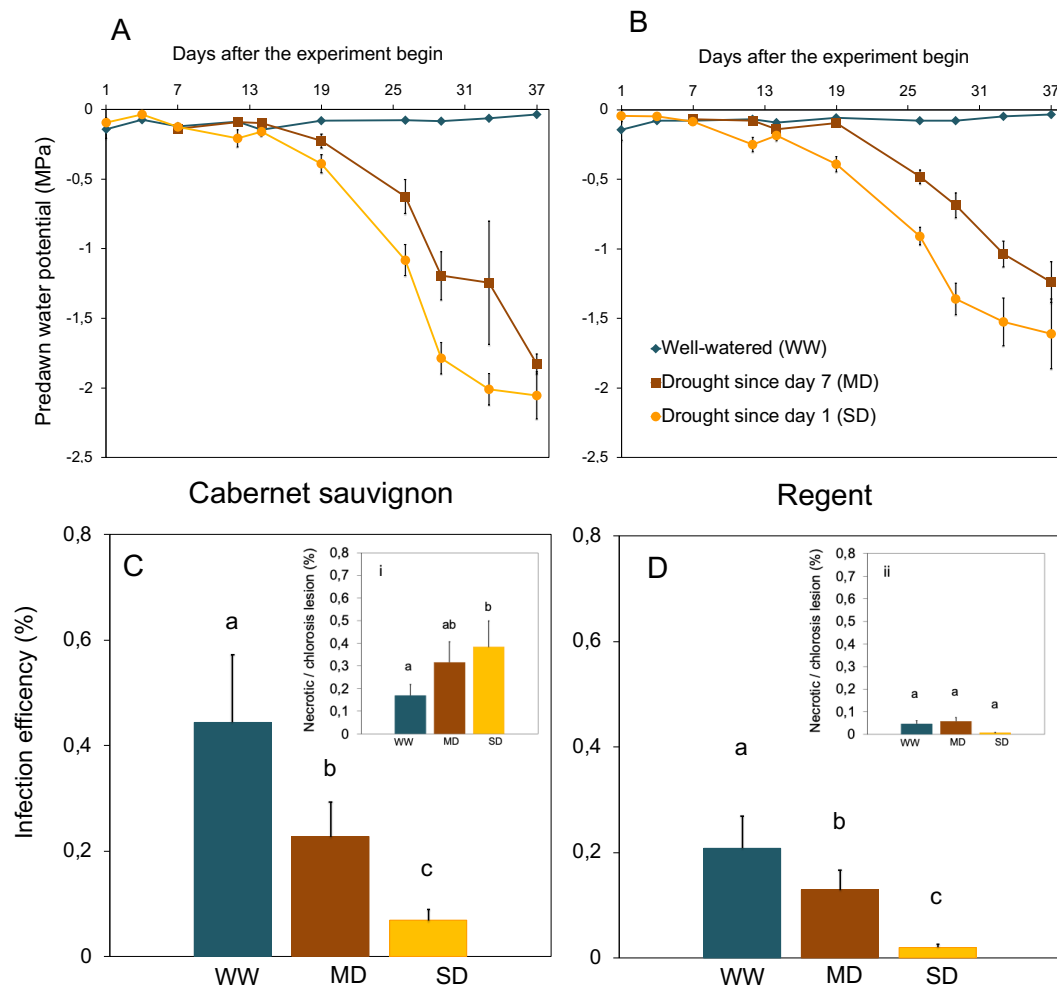
Peu d'études ont été réalisées sur l'interaction entre la sécheresse et les agents pathogènes de la vigne mis à part celles portant sur la maladie de Pierce (expl : McElrone et al. 2001 ; Choat et al. 2009) et les maladies du bois (expl : Ferreira et al. 1999 ; Van Niekerk et al. 2011 ; Galarneau et al. 2019 ; notamment des études réalisées *in vitro* sur des cultures de champignons soumises à différents potentiels osmotiques, voir la synthèse de Songy et al. 2019), mais très peu sur les maladies foliaires de la vigne (voir cependant Guilpart et al. 2017).

Nos travaux portent sur deux types de maladies : l'oïdium (présenté en partie I de ce document) et l'esca, maladie vasculaire associant des nécroses à l'intérieure du tronc causées par plusieurs espèces de champignons pathogènes et des symptômes sur feuilles et sur baies (Mugnai et al. 1999). Les questions de recherche sont : L'incidence et la sévérité des différents types de maladies dépendent-elles de l'état hydrique, hormonal et carboné de la plante ? Dans quelles mesures les agents pathogènes sont-ils un facteur aggravant pour la plante en condition de stress hydrique ? Dans quelles mesures le stress hydrique est-il un facteur aggravant lors d'infection par différents types d'agents ?

### *Impact de la sécheresse sur l'oïdium de la vigne*

Grâce à une expérimentation en condition contrôlée alliant pathologie et physiologie (données non publiées, projet VIVALDI), nous avons caractérisé à la fois la pathogénicité de *E. necator* (efficacité d'infection et taille de lésions) et les traits écophysologiques de la vigne (croissance de la plante, statut hydrique, transpiration en continu, échanges gazeux, quantification de l'ABA foliaire, senescence foliaire et capacité de récupération après re-arrosage) en condition de sécheresse seule, infection seule ou bien sécheresse x infection (n=144 plantes). Deux cépages de vigne ont été comparés : une variété sensible à ce pathogène (n = 72 plantes de Cabernet sauvignon) et une variété partiellement résistante à l'oïdium (n = 72 plantes de la variété Regent, voir Fig. 6 pour l'efficacité de sa résistance). La sécheresse a été imposée par arrêt total de l'arrosage et l'état hydrique des plantes a été suivi par la mesure du potentiel hydrique de base et minimum (Fig. 19A-B et Fig. 11).

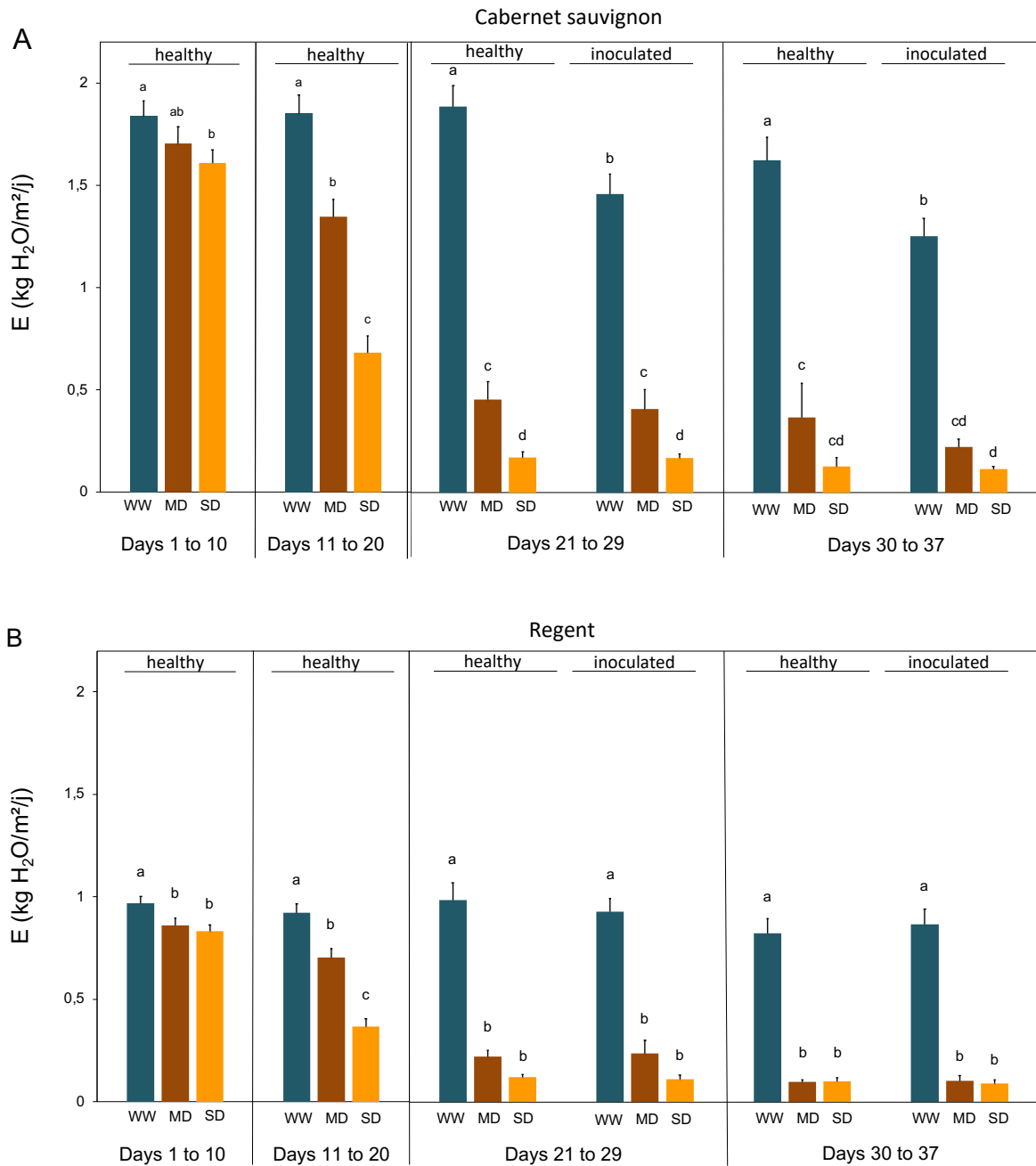
Nos travaux (Delmas et al. données non publiées) ont permis de mettre en évidence une interaction négative entre la sécheresse et le développement de *E. necator*. La contrainte hydrique a entraîné une forte baisse significative de l'efficacité d'infection de ce pathogène biotrophe (production de spores réduite) chez Cabernet sauvignon (Fig. 19C) et Régent (Fig. 19D). Cependant, la sécheresse a entraîné une augmentation significative de la proportion de lésions nécrotiques et de chloroses au point d'inoculation chez Cabernet sauvignon (Fig. 19Ci), ce qui n'était pas le cas chez Regent (Fig. 19Dii).



**Figure 19.** (A et B) Suivi du potentiel hydrique foliaire chez *Vitis vinifera* cv Cabernet sauvignon (A, n=72 plantes) et Regent (B, n=72 plantes). Les marqueurs représentent les valeurs moyennes  $\pm$  SE du potentiel hydrique de base (avant l'aube) ( $\Psi_{PD}$ ) du premier jour de l'expérimentation au dernier (37 jours). Les losanges et lignes bleues représentent les plantes bien arrosées à la capacité au champ, les ronds et lignes rouges représentent les plantes en sécheresse depuis le premier jour (traitement appelé sécheresse sévère, SD) et les carrés et lignes orange représentent les plantes en sécheresse depuis le septième jour (traitement appelé sécheresse modérée, MD). (C et D) Efficacité d'infection de l'oidium de la Vigne (*Erysiphe necator*) sur *V. vinifera* cv. Cabernet sauvignon (sensible, C) et Regent (partiellement, D) en condition de sécheresse sévère (SD), modérée (SM) et bien irriguée (WW), 17 jours après l'inoculation (jour 37 du panel A et B). Potentiel de base moyen à la date d'inoculation jour 20 du panel A et B pour les plantes SD :  $\Psi_{PD} = -1.3$  MPa ; les plantes MD :  $\Psi_{PD} = -0.7$  MPa ; les plantes WW :  $\Psi_{PD} = 0$  MPa). Efficacité d'infection : % moyen de lésions sporulantes par feuille. Inserts i et ii : % de lésions nécrotiques (chloroses) moyen par feuilles chez Cabernet sauvignon (i) et Regent (ii). Les lettres indiquent les différences significativement ( $P < 0.05$ ).

Le stress hydrique a entraîné une surproduction d'ABA foliaire uniquement chez les plantes non arrosées (à partir de  $\Psi_{MD} = -0.8$  MPa) et une réduction sévère de la croissance et de la transpiration des plantes (échelle plante entière présentée en Fig. 20, et à l'échelle de la feuille). L'infection par *E. necator* a conduit à une baisse significative de la transpiration en comparaison des plantes saines (échelle de la plante entière, Fig. 20A, et échelle de la feuille), uniquement chez le cépage sensible Cabernet sauvignon. La transpiration de la variété partiellement résistante Régent n'a pas été impactée par l'infection de *E. necator* (Fig. 20B).

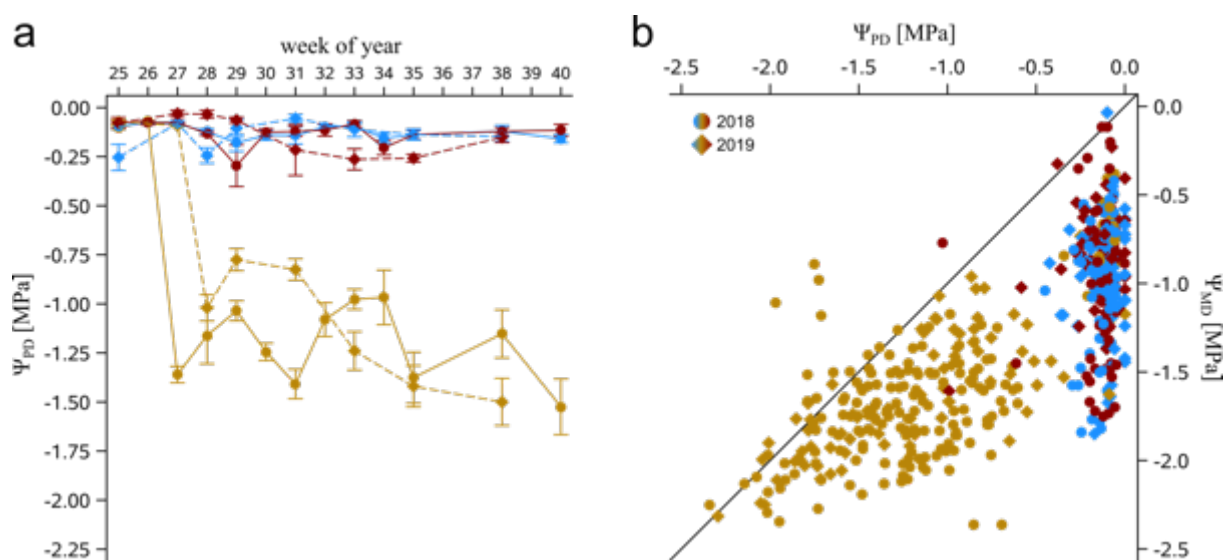
La physiologie de la vigne (contrôle stomatique, synthèse ABA) n'a globalement pas été significativement impactée par l'interaction entre l'infection par *E. necator* et le stress hydrique. Une fois les plantes en stress hydrique, les traits physiologiques ne diffèrent plus entre les plantes saines et inoculées (la Fig. 20 illustre ce résultat pour la transpiration à l'échelle de la plante entière). Des analyses d'expression de gènes (puce "NeoViGen96" de 85 gènes liés à la défense de la vigne, Dufour et al. 2016) ont été réalisées pour compléter ce jeu de données (collaboration M.C. Dufour, UMR SAVE ; résultats en cours d'interprétation) ainsi qu'une analyse de l'impact de la sécheresse et de l'infection d'*E. necator* sur le microbiote foliaire (collaboration C. Vacher, UMR BIOGECO ; **Vacher et al. in prep**<sup>[23]</sup>).



**Figure 20.** Évolution périodique de la transpiration à l'échelle de la plante entière de *V. vinifera* Cabernet sauvignon (A) et de Regent (B) en fonction du stress hydrique et de l'inoculation de *E. necator* (oïdium). Les potentiels hydriques de base en fonction des jours de l'expérimentation sont indiquées en Fig19A, B. La transpiration a été calculée au jour j comme étant le rapport entre la perte en eau au jour j (mesurées grâce aux pesées sur des balances individuelles) et la surface foliaire de la semaine de chaque plante (notez que les plants de Regent avaient une surface foliaire deux fois supérieur que Cabernet sauvignon de par leurs feuilles de plus grande taille). Traitements : WW (contrôle) = Irrigué à la capacité au champ ; MD = Sécheresse modérée (appliqué jour 7 de l'expérimentation); SD = Sécheresse sévère (appliqué jour 1 de l'expérimentation). Les valeurs sont les moyennes de transpiration sur la période  $\pm$  SE (erreur standard). Les lettres indiquent les différences significativement ( $P < 0.05$ ).

## Impact de la sécheresse sur le développement de l'esca de la vigne

Dans le cadre du projet PHYSIOPATH, et grâce au dispositif expérimental de ceps âgés en pots décrit ci-dessus (Fig. 13), nous nous sommes intéressés à l'impact de la sécheresse sur l'esca de la vigne et à la réponse physiologique de la vigne à ces deux stress (**Bortolami et al. soumis<sup>[19]</sup>**). Ce travail a été réalisé dans le cadre de la thèse de Giovanni Bortolami. Des expérimentations en conditions contrôlées, sur deux années, nous ont permis d'étudier la réponse physiologique de 102 plantes en pots grâce à la caractérisation de plusieurs traits écophysiologiques tels que la croissance, le statut hydrique, la transpiration de la plante entière en continu, les échanges gazeux, la quantification des carbohydrates non-structuraux des feuilles et des tiges, la conductivité hydraulique des tiges. La moitié des ceps ont été soumis à une contrainte hydrique maintenue à un  $\Psi_{PD} < -0.8$  MPa) de longue durée (3 mois ; Fig. 21a).



**Figure 21.** Suivi du potentiel hydrique foliaire ( $\Psi$ ) en 2018 et 2019 (*Vitis vinifera* cv Sauvignon blanc). (a) Valeurs moyennes  $\pm$  SE du potentiel hydrique de base (avant l'aube) ( $\Psi_{PD}$ ) sur les deux périodes d'expérimentations pour chaque semaine de mi-juin (semaine 25) à début octobre (semaine 40). Les symboles et les lignes représentent l'année : cercles et lignes pleines pour 2018, diamants et lignes pointillées pour 2019. Les couleurs représentent les différents stress : plantes contrôles (bleu), plantes symptomatiques d'esca (rouge), plantes en déficit hydrique (jaune). (b) Relation entre  $\Psi_{PD}$  et le potentiel hydrique minimum (à midi)  $\Psi_{MD}$  sur les deux années. La ligne noire indique la régression 1 :1. Le traitement (contrôle, esca et déficit hydrique) a un effet significatif sur  $\Psi_{PD}$  ( $P < 0.0001$ ), et  $\Psi_{MD}$  ( $P < 0.0001$ ).  $\Psi_{PD}$  et  $\Psi_{MD}$  ne diffèrent pas significativement entre plantes témoins et esca ( $P = 0.68$  et  $P = 0.46$ , respectivement), tandis que le déficit hydrique présentait des valeurs de  $\Psi$  significativement différentes par rapport aux plantes témoins ( $P < 0.0001$ ) et esca ( $P < 0.0001$ ). Figure extraite de **Bortolami et al. soumis<sup>[19]</sup>** qui est inclus dans la sélection de publication jointe.



Nous avons mis en évidence une interaction antagoniste très forte entre la contrainte hydrique ( $\Psi_{PD} < -0.8 \text{ MPa}$ ) et l'expression des symptômes d'esca chez le cépage Sauvignon blanc, puisqu'aucune des plantes soumises à ce stress hydrique n'a exprimé des symptômes foliaires d'esca (2018, 2019) alors que 31% et 32% des plantes bien irriguées ont exprimé des symptômes chacune des deux années de l'étude (Tableau 1 extrait de **Bortolami et al. soumis**<sup>[19]</sup>). Cette incidence est similaire à celle observée dans le vignoble d'origine des vignes. Ce résultat indique que le transport de l'eau dans la plante et son statut hydrique jouent un rôle clé dans le développement des symptômes. Le stress hydrique induit dans cette étude est plus important que celui observé en moyenne au vignoble (**Charrier et al. 2018**), cependant la mise en évidence d'une relation nette entre statut hydrique de la vigne et expression de l'esca suggère que la mesure du potentiel hydrique de la vigne au champ pourrait conduire à mieux comprendre l'interaction entre le climat et l'expression de l'esca (rôle du VPD et de la sécheresse édaphique).

**Tableau 1.** Effet du régime hydrique et de l'historique de la maladie de l'esca sur le développement des symptômes d'esca chez *Vitis vinifera* cv Sauvignon blanc.

Esca symptoms the year of the experimentation	Watering regime and historical disease record			
	Well-watered (WW)		Water deficit (WD)	
	pA	pS	pA	pS
Presence esca leaf symptoms in 2018	14 % (2/14)	50 % (6/12)	0 % (0/13)	0 % (0/12)
Presence esca leaf symptoms in 2019	33 % (4/12)	31 % (4/13)	0 % (0/13)	0 % (0/13)

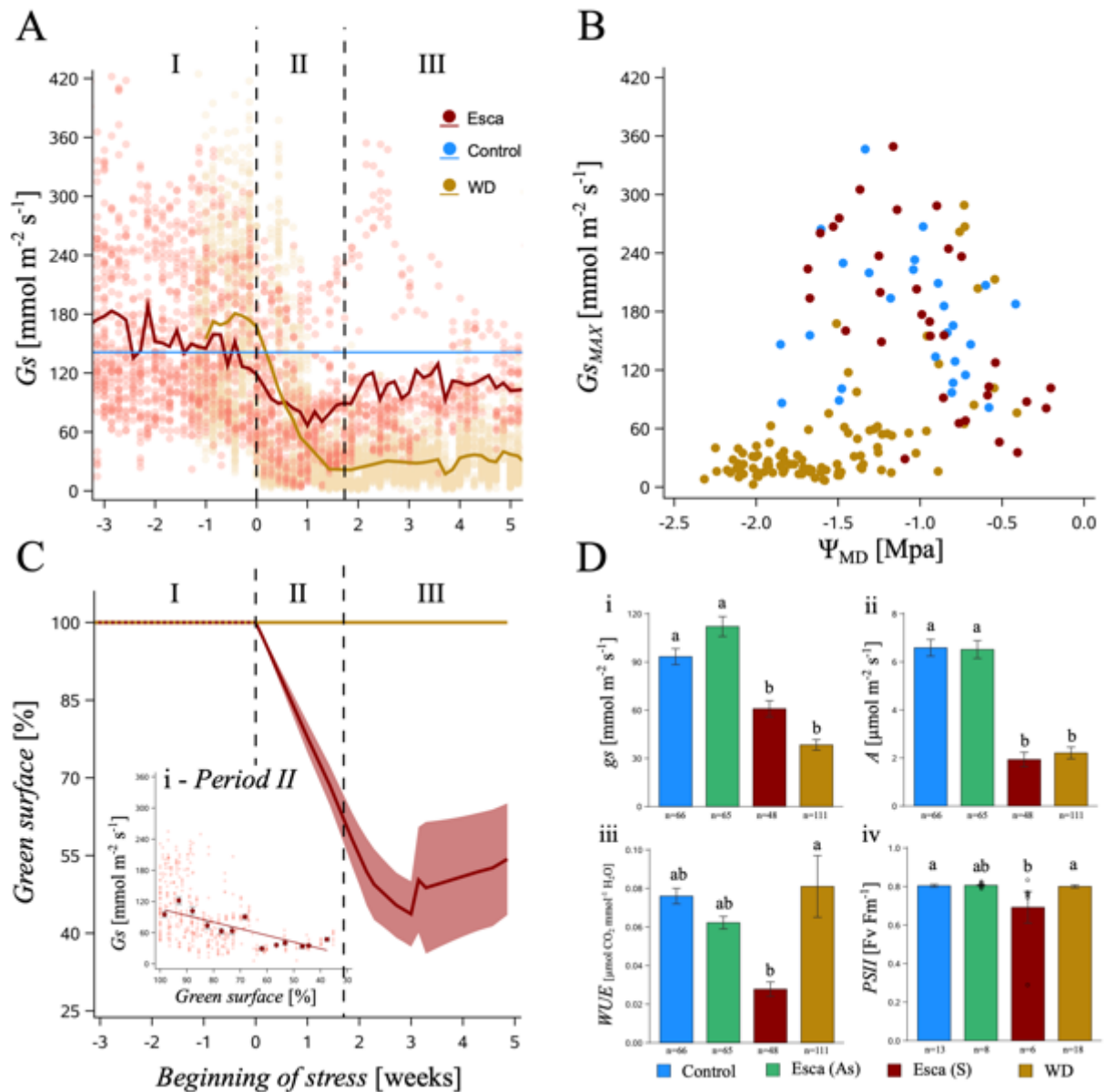
Plants are grouped by their watering regime: well-watered plants (WW), mean  $\Psi_{PD} > -0.3 \text{ MPa}$ ; water deficit plants (WD) mean  $\Psi_{PD} < -0.5 \text{ MPa}$  from July to October, and by their disease history: plants that never expressed symptoms since 2012 (previously asymptomatic, pA), and plants that have expressed at least once since 2012 (previously symptomatic, pS). Ratios present the number of symptomatic plants in each category over the total number of plants of the category in each of the two different years. Source: **Bortolami et al. soumis**<sup>[19]</sup>

Le suivi physiologique des ceps de vigne en pots soumis à un stress hydrique ou exprimant des symptômes d'esca nous a permis de mettre en évidence les différences fondamentales entre ces deux stress (**Bortolami et al. soumis**<sup>[19]</sup>). La conductance stomatique de la plante entière (mesuré grâce à la pesée continue des pots) chute dès l'initiation de la sécheresse et dès l'expression foliaire d'esca (Fig. 22A, période II). Cependant pour les plantes en stress hydrique cette chute de la transpiration est causée par la chute du potentiel hydrique minimum (Fig. 22B) et de base (Fig. 21b) alors que

dans le cas de l'esca, les potentiels hydriques restent similaires à ceux mesurés sur les plantes contrôles (Fig. 21a, b, 22B). La chute de transpiration des plantes exprimant l'esca est significativement corrélée à la réduction de la surface foliaire transpirante (apparition et augmentation des symptômes d'esca sur feuilles) et nous pouvons noter que ces plantes symptomatiques produisent de nouvelles pousses (vertes) qui permettent la reprise de la transpiration (Fig. 22A, C ; période III) et certainement la restauration des réserves carbonées (voir **Bortolami et al. soumis<sup>(19)</sup>**).

A l'échelle de la feuille, les symptômes foliaires d'esca ou le stress hydrique entraînent tous deux une baisse de conductance stomatique et de l'assimilation photosynthétique mais seul l'esca entraîne une baisse de l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) et un dysfonctionnement du photosystème II (Fig. 22D) suggérant une atteinte des capacités photosynthétiques des feuilles. Les feuilles symptomatiques d'esca présentent également une augmentation significative des exoses (glucose et fructose) et une baisse du sucrose (voir **Bortolami et al. soumis<sup>(19)</sup>**) suggérant une augmentation de l'activité de l'invertase comme observé chez d'autres pathosystèmes (Berger et al. 2007 ; Medici et al. 2014) et des conséquences sur le transport phloémien. Ces variations de carbohydrates non structuraux (NSC) sont significativement corrélées aux symptômes foliaires (% feuille verte).

Enfin nous avons pu mettre en évidence que la réponse de la plante à la sécheresse n'est pas affectée par l'historique pathologique des ceps de vigne (expression des symptômes les années passées). Ces résultats apportent des connaissances nouvelles sur la pathogénèse de l'esca en comparant pour la première fois la physiologie à l'échelle de la plante entière de deux stress impactant le système vasculaire de la vigne.



**Figure 22.** Physiologie de la plante entière et des feuilles au cours de l'expression des symptômes d'esca et d'un déficit hydrique chez *Vitis vinifera* cv Sauvignon blanc : conductance stomatique de la plante entière (A-C), échange gazeux des feuilles et rendement quantique maximal du photosystème II (D). (A) Évolution de la conductance stomatique de la plante entière  $G_s$  ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) par rapport au début du stress en semaines (la semaine 0 indique la première apparition des symptômes foliaires, ou le jour où nous avons commencé le stress hydrique). Les couleurs représentent les différents stress : bleu pour le contrôle, rouge pour les symptômes de l'esca et jaune pour le déficit hydrique. La ligne bleu clair représente la valeur moyenne de  $G_s$  dans les plantes contrôles sur les deux saisons ( $n=7$  plantes). Les points représentent les  $G_s$  horaires de la plante entière pour chaque plante stressée, les lignes épaisses (rouge et jaune) représentent la moyenne mobile sur cinq jours des valeurs de  $G_s$  pour les symptômes ( $n=11$  plantes) et le déficit hydrique ( $n=20$  plantes). Les lignes pointillées verticales séparent trois périodes différentes de développement des symptômes de l'esca et du déficit hydrique. (B) Relation entre le potentiel hydrique à midi ( $\Psi_{MD}$ ) et le  $G_s$  maximal horaire enregistré le même jour ( $G_{s\_MAX}$ ) pour différents stress. (C) Évolution du pourcentage de

surface verte de la canopée (surface verte) par rapport au début du stress pendant l'esca (ligne rouge) et le déficit hydrique (ligne jaune). Les lignes représentent la valeur moyenne, et la bande grisée l'erreur standard. (Ci) Relation entre  $G_s$  et surface verte pendant la période II pour les plantes symptomatiques de l'esca. Les points représentent les  $G_s$  horaires, les points foncés la valeur moyenne de  $G_s$  dans une fenêtre de 5% de la surface verte (par exemple, le premier point foncé représente les  $G_s$  moyens entre 100% et 95% de la surface verte, le second entre 95% et 90%). La ligne rouge représente la régression linéaire de la valeur moyenne. (Dii) Conductance stomatique des feuilles ( $g_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). (Diii) Assimilation foliaire nette de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). (Div) Efficacité d'utilisation de l'eau ( $WUE=A/g_s$ ,  $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ ). (Div) Rendement quantique maximal du photosystème II ( $PSII=Fv/F_m$ ) pour les feuilles contrôles (bleu), asymptomatiques esca (avant et après les symptômes, vert), symptomatiques (rouge) et en déficit hydrique ( $\Psi_{PD} < -0.5 \text{ MPa}$ , jaune). Figure extraite de **Bortolami et al. soumis**<sup>[19]</sup>.

Les travaux décrits ci-dessus démontrent que l'interaction entre la vigne, ses agents pathogènes et un stress abiotique comme la sécheresse dépend de l'état physiologique de la plante (donnée par exemple par la mesure du potentiel hydrique et des échanges gazeux). Nous avons mis en évidence que l'efficacité d'infection d'*E. necator*, pathogène biotrophe, est négativement affectée par l'état de stress hydrique de la vigne, bien que les dommages sur la plante (chloroses) soient plus importants lorsque les stress sont combinés (chez un cépage sensible à la maladie uniquement). Nos travaux indiquent que l'esca, maladie vasculaire de la vigne, est totalement inhibé lorsque la plante est soumise à une forte sécheresse (entraînant la fermeture stomatique mais pas de cavitation). Les processus sous-jacents de la réponse de la vigne aux maladies et au stress hydrique sont clairement distincts (rôle du potentiel hydrique, des phytohormones et du métabolisme carboné) mais peuvent entraîner des effets physiologiques similaires (baisse de la conductance stomatique).

La physiopathologie de la vigne, alliant l'étude de sa physiologie à celle de la pathogénèse de différentes maladies afin de comprendre les mécanismes de réponse de la plante à différents stress biotiques et abiotiques, est une discipline qui prend tout son sens au regard des défis scientifiques découlant des changements environnementaux. La compréhension des processus physiologiques sous-jacents au développement des pathologies de la vigne, en fonction des conditions environnementales, est primordiale pour pouvoir *in fine* participer à l'élaboration de pratiques de gestion des épidémies. Lorsqu'elle est couplée aux connaissances des capacités adaptatives des agents pathogènes face à leur environnement, cette thématique permet de développer une vision intégrée de la santé de la vigne et devient donc un outil indispensable au développement de l'agroécologie au vignoble.

## PERSPECTIVES

Cette partie est consacrée aux perspectives de recherche que je compte développer grâce aux collaborations établies au cours de ces dernières années. Ce projet de recherche s'inscrit dans la continuité des programmes déjà développés mais propose d'élargir le panel d'outils utilisés au service de la même problématique : la compréhension des capacités adaptatives des agents pathogènes aux conditions environnementales et des mécanismes physiologiques sous-jacents au dépérissement de la vigne. Cela nécessite la mobilisation de collaborations pluridisciplinaires et l'animation d'une recherche collective.

Les agents pathogènes auraient, en théorie, une forte capacité d'adaptation aux conditions environnementales et aux conditions de culture (plantes hôtes et pratiques) de par leur temps de génération de courte durée, leur grande taille de population effective et des taux de mutations supérieurs à ceux de leurs hôtes. A l'opposé, l'adaptation des plantes pérennes cultivées aux changements environnementaux repose sur le choix des variétés utilisées afin de faire évoluer la culture en fonction de l'environnement (actuel et prédit). Chez la vigne, cela demande une forte anticipation puisque les vignobles sont plantés pour plusieurs décades (Morales-Castilla et al. 2020). La profession viticole est consciente des enjeux actuels et à venir : réduction des produits phytosanitaires, agroécologie, changement climatique, qualité des plants et dépérissement du vignoble. Pour répondre à ces enjeux, il est nécessaire de mieux connaître l'impact de l'environnement sur la santé et la physiologie des cépages de vigne, afin de mieux adapter le choix des cépages et des pratiques culturales pour ainsi anticiper les effets du changement climatique. Il est pour cela judicieux d'avoir une approche intégrative de la sélection des cépages en prenant en compte les relations entre la plante et son environnement tant biotique qu'abiotique.

Les problématiques sur lesquelles je compte travailler à court et moyen terme sont les suivantes :

- L'impact du climat sur les capacités adaptatives des agents pathogènes et sur le processus de dépérissement de la vigne (mortalité, baisse de rendement globale et expression des symptômes d'esca)
- Les processus moléculaires sous-jacents à l'expression des symptômes d'esca (chez la vigne et chez les micro-organismes) et l'impact des stress abiotiques
- La sensibilité de différents cépages de vigne aux maladies du bois

## I. Étudier les relations entre le climat et les traits de vie des agents pathogènes

Le changement climatique impacte fortement toutes les formes d'agriculture (Wood et al. 2015 ; Lobell et al. 2008). Les régimes de température et de précipitations affectent la production végétale (Amthor 2001 ; Wall et al. 2006) par le biais des effets sur la physiologie des plantes, leur phénologie, leur état de stress hydrique et leur résistance aux maladies (Chakraborty & Datta, 2003), notamment en viticulture (Chuine et al. 2004 ; Schultz & Jones 2010). Ces variables climatiques affectent également l'étendue des épidémies de maladies (Walker 1983) par le biais d'effets sur les cycles de vie des agents pathogènes, leur taux de croissance et leur agressivité (Coakley et al. 1999 ; Rosenzweig et al. 2001). Bien qu'ils recouvrent une grande diversité de région dans le monde (voir Fig. S1 dans Morales-Castilla et al. 2020), les agrosystèmes viticoles sont particulièrement sensibles aux variations du climat de par le fait que la vigne est une plante pérenne (les vignobles sont plantés pour des décennies) et de par leur localisation fréquente dans des zones climatiques particulièrement sujettes à l'augmentation des températures et de la fréquence des sécheresses. Le changement climatique est à la fois un challenge politique, économique et sociétal qui se rajoute, particulièrement en viticulture, à des défis importants pour réduire l'utilisation des pesticides et atténuer les impacts sur l'environnement. La lutte contre les maladies et les ravageurs est un sujet crucial à prendre en compte dans la gestion de la vulnérabilité des vignobles au changement climatique (Bois et al. 2017) et dans la mise en place de stratégies d'adaptation de l'industrie viti-vinicole.

### *Synthèse de la littérature et méta-analyses*

La recherche en viticulture s'est fédérée autour de la thématique du changement climatique dans le cadre du projet LACCAVE<sup>5</sup> soutenu par le métaprogramme sur l'adaptation de l'agriculture et de la forêt au changement climatique (ACCAF). Dans le cadre de ce projet, nous réalisons une synthèse de la littérature (non publiée) que nous couplerons à une méta-analyse afin de présenter un état de l'art quantifié sur les relations entre le climat et la sphère biotique de la vigne. Nous nous attachons à fournir un bilan de connaissance sur les questions suivantes : Quels sont les paramètres climatiques qui impactent la sphère biotique de la vigne ? Et dans quelle mesure ? L'impact du climat varie-t-il en fonction des organismes considérés (expl : arthropodes, champignons, bactéries, virus) ? Quels seront les principaux agents pathogènes et ravageurs de la vigne les plus impactés ? Et quel sera l'effet du réchauffement

---

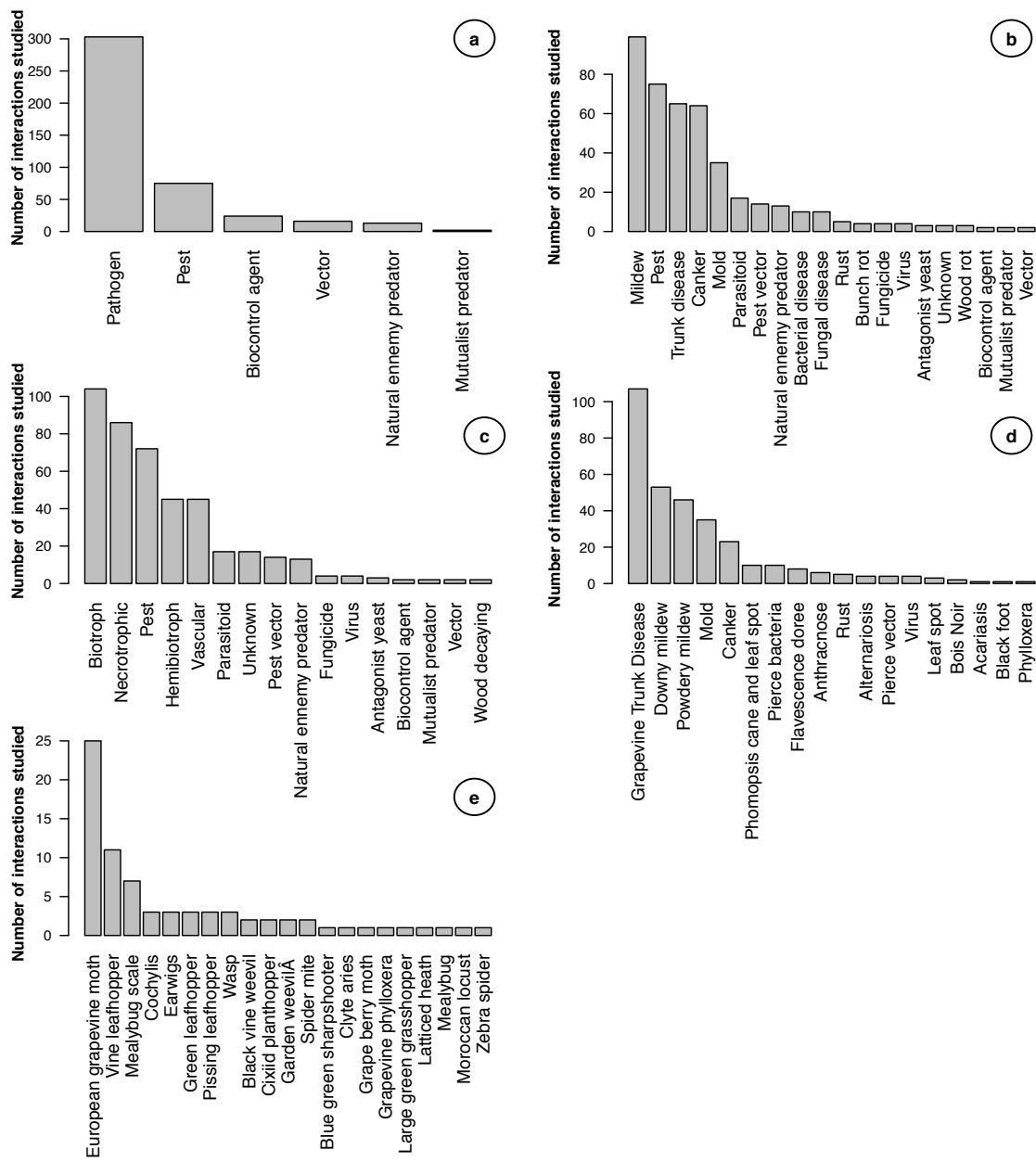
<sup>5</sup> Les projets LACCAVE puis LACCAVE 2.21 sont coordonnés par J-M. Touzard (UMR innovation) et N. Ollat (UMR EGFV) et ont permis de regrouper un consortium sur la thématique (<https://www6.inrae.fr/laccave/>)

climatique sur les maladies les plus fréquemment rencontrées ? Ce travail a débuté lors du stage de Maéva Po (2020).

La recherche bibliographique réalisée en 2020 a conduit à un total de 155 articles sélectionnés pour cette synthèse parmi 1460 articles analysés méticuleusement qui sont issus d'une recherche dans Web of Science combinant des mots clefs sur la vigne et la viticulture, les différents paramètres climatiques et les différents agents pathogènes et ravageurs. Ces 155 articles nous ont permis d'analyser 462 interactions individuelles entre la vigne, un paramètre climatique et un agent pathogène ou ravageur. Ce travail préliminaire a permis de mettre en évidence que la majorité des interactions étudiées concerne les agents pathogènes (principalement des champignons ascomycètes) et les ravageurs (arthropodes) (Fig.23a-b). Les maladies les plus fréquemment étudiées sont le mildiou, l'oïdium, les maladies du bois, les moisissures et les chancre (Fig.23d) ; ce sont d'ailleurs les plus rencontrées au vignoble (Bois et al. 2017). En ce qui concerne les types d'interactions biotiques, il est à noter que les biotrophes sont les plus étudiés, suivis des nécrotrophes, ravageurs, hémibiotrophes et vasculaires (Fig. 23c). Quant aux ravageurs, la pyrale de la vigne, les cicadelles de la vigne et les cochenilles sont les plus étudiées (Fig. 23e). Ces interactions vigne-climat-pathogènes/ravageurs sont principalement étudiées en conditions expérimentales dans 51% des études (que ce soit au laboratoire, en serre ou au vignoble), lors de suivis au vignoble (19%) ou encore font l'objet de travaux de modélisations (15%).

Nous avons répertorié les résultats issus de ces différents articles afin d'analyser l'impact des variables climatiques sur la sphère biotique de la vigne (approche par *vote counting*). Sur l'ensemble des interactions étudiées, 34% des interactions présentent un impact positif du changement climatique sur l'environnement biotique de la vigne conduisant à des dégâts plus importants pour la culture, tandis que 25 % des interactions présentent un impact négatif sur les agents pathogènes et ravageurs (donc moins de dégâts pour la vigne). De plus, 18% des interactions ne montrent aucun effet du changement climatique sur l'environnement biotique de la vigne et 22% des interactions étudiées ne présentent pas de tendance claire ou des tendances très variables selon les conditions et qui sont par conséquent difficilement interprétables.

Ce travail de synthèse, qui sera poursuivi à court terme, permettra de faire le point sur l'avancement des efforts de la recherche sur ce thème. Nous réaliserons une méta-analyse suite à l'extraction des données disponibles de cette base bibliographique afin de quantifier et comparer l'impact du climat (plus précisément de la température puisque ce paramètre est le plus étudié) sur les agents pathogènes et ravageurs de la vigne. Une mise à jour suivi d'une méta-analyse de la base de données présentées en Fig. 18 sera également réalisée afin d'analyser et quantifier les interactions entre la sécheresses et les maladies cryptogamiques.



**Figure 23.** Nombre d'interactions étudiées (vigne - paramètre climatique - agent pathogène/ravageur) parmi les 155 articles en fonction (a) : de la classe biotique, (b) : du type d'interaction, (c) : du type d'interaction, (d) : de la maladie et (e) : du ravageur étudié. Figure extraite du rapport de stage de Maéva Po (2020).



## *Phénologie des champignons phytopathogènes*

La phénologie est largement utilisée pour étudier les stades de développement des plantes et une échelle commune de la phénologie est utilisée à l'échelle interspécifique (échelle BBCH pour Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt et Chemische Industrie). Bien que des études existent sur la phénologie des champignons (Dickie et al. 2010 ; Andrew et al. 2018a, b) et que des bases de données dédiées aux champignons soient développées pour la description de leurs traits de vie (Zanne et al. 2020), il n'existe pas d'échelle commune, telle qu'elle existe pour les plantes, permettant une approche globale de la phénologie des champignons phyto-pathogènes.

TEMPO est un réseau national d'observatoires dédiés à la phénologie de l'ensemble du règne vivant (espèces végétales et animales, exploitées et sauvages). Dans le cadre de TEMPO, l'observatoire de la phénologie des champignons phyto-pathogènes, dans lequel je m'implique depuis environ un an, vise à développer une telle échelle. L'objectif de ce travail, couplé aux approches de synthèses quantitatives décrites ci-dessus et aux approches expérimentales de génétique quantitative décrites ci-dessous, sera de travailler à la production de données homogènes sur la phénologie des traits de vie des champignons phyto-pathogènes permettant à terme d'étudier l'impact des changements environnementaux sur les interactions plantes-pathogènes. Étudier le lien entre la phénologie des traits de vie des phyto-pathogènes et les symptômes observés sur les plantes sera un levier intéressant pour la compréhension des facteurs à l'origine du développement des épidémies. Le travail mené dans le cadre de TEMPO n'est pas spécifique à la vigne, permettant ainsi de garder une vision large de la problématique climat-maladie des plantes.

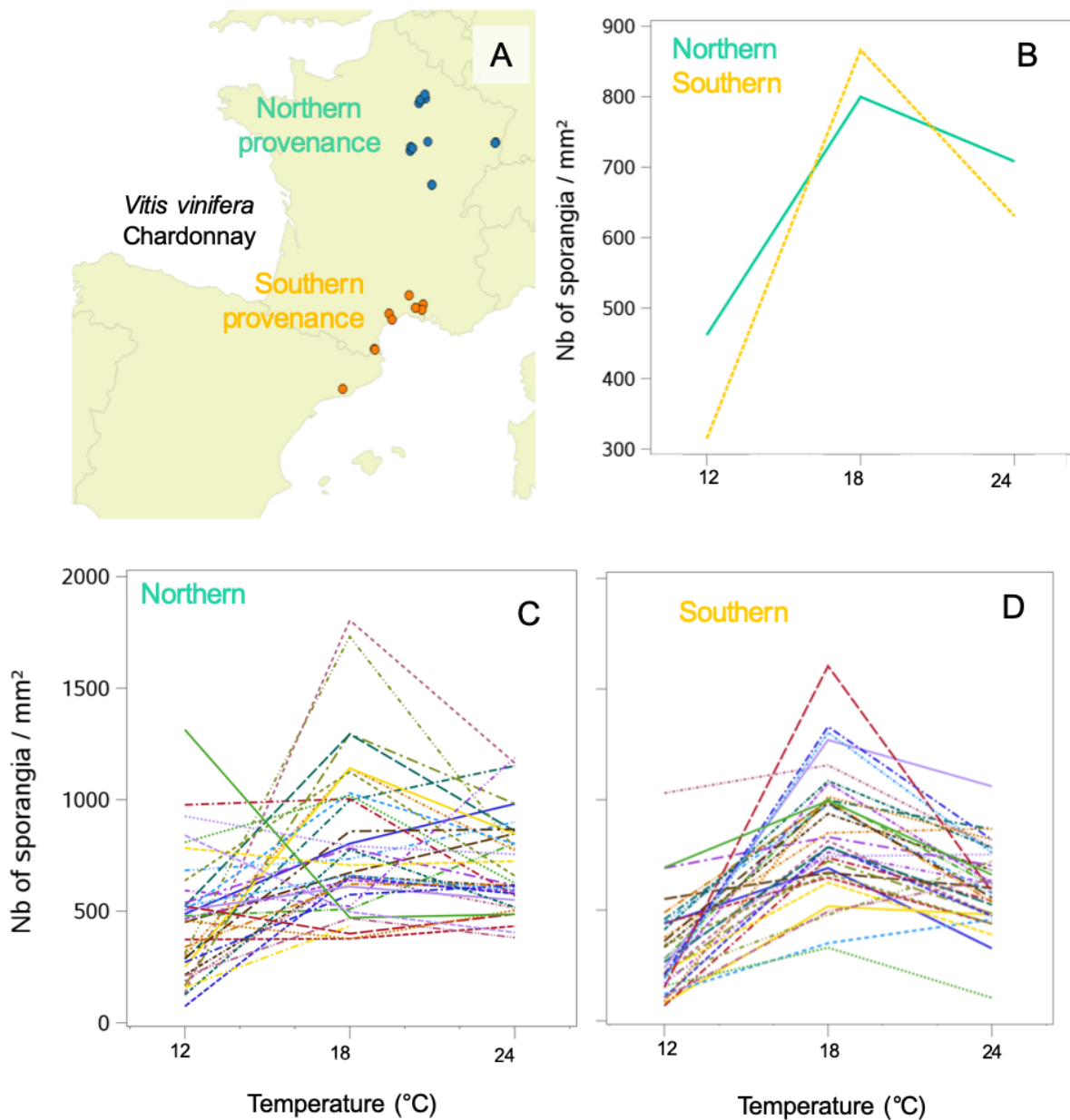
### *Capacités adaptatives des agents pathogènes : approche expérimentale de type « common garden »*

Les agents pathogènes ont la capacité de s'adapter à leurs hôtes, à leur environnement abiotique que ce soient aux fongicides ou au climat (Kawecki & Ebert 2004 ; Laine 2008). La variation de la température représente l'une des sources les plus omniprésentes de variation environnementale, et les pathogènes ayant un stade de transmission libre sont considérés comme particulièrement vulnérables à la variation des températures (Truscott & Gilligan 2003). En France, les vignobles sont répartis dans des zones climatiques contrastées : climat méditerranéen, océanique et continental. Il a été démontré que la température affecte la capacité du pathogène à infecter, sa latence ainsi que sa sévérité (e.g. Burdon 1987 ; Thomas & Blanford 2003 ; Fels & Kaltz 2006). Il y a de plus en plus de démonstrations que l'effet de la température sur l'adaptation des pathogènes peut être véhiculé par des interactions génotype-environnement (GxE), suggérant que l'adaptation à l'environnement biotique et abiotique peut être fortement liée (Ferguson & Read 2002 ; Price et al. 2004 ; Mitchell et al. 2005 ; Fels & Kaltz 2006).

Les capacités d'adaptation diffèrent-elles selon le type d'interaction (pathogènes biotrophes vs. vasculaires) ? Dans quelles mesures les pathogènes seront-ils capables de répondre aux modifications environnementales ? Un des objectifs sera ici de comprendre si les différents agents pathogènes, aériens et vasculaires, peuvent s'adapter à l'hétérogénéité des environnements abiotiques (température, humidité) et d'en déduire le rôle de ces capacités d'adaptation dans le dépérissement de la vigne. Une approche type « *common garden* », centrée sur l'étude des traits de vie des champignons et oomycètes pathogènes (Zanne et al. 2020) pourra être utilisée : collecte de différentes provenances de souches sur le terrain (différents climats d'origine et plantes hôtes) et inoculation en conditions contrôlées dans différents environnements abiotiques et biotiques afin d'étudier les normes de réaction des traits d'histoire de vie de ces agents pathogènes (adaptation génétique, plasticité phénotypique).

Afin de tester ces hypothèses chez le mildiou de la vigne, nous avons collecté des souches au vignoble (n=70) dans deux zones climatiques en France-Espagne sur un seul cépage à large aire de répartition : le Chardonnay (Fig. 24A). L'objectif est de quantifier la part d'adaptation génétique (G), de la plasticité c'est-à-dire l'effet de l'environnement (E), et de leurs interactions (GxE, plasticité adaptative) dans l'agressivité de *P. viticola* par l'inoculation de ces différents isolats sur Chardonnay à trois températures différents (i.e. trois environnements : 12, 18, 24°C).

Nous avons mis en évidence une adaptation génétique significative des souches de mildiou à leur habitat d'origine (Fig. 24B ; effet « provenance » significatif au sein de chaque environnement pour le trait de vie « quantité de spores produites »,  $P=0.03$ ). De plus, nous avons démontré que les souches présentent une forte plasticité phénotypique face à la température (Fig. 24B ; agressivité variable entre les environnements,  $P<0.0001$ ). Enfin l'analyse des normes de réaction indique une réponse différenciée selon la provenance d'origine (Fig. 24B ; les normes de réaction se croisent entre les deux provenances et entre les souches,  $P<0.0001$ ). La température optimale est la même pour les deux provenances (18°C) avec une plus grande agressivité des souches de la provenance sud à cette température optimale. Les souches de la provenance nord sont plus agressives dans les deux conditions sub-optimales (froides et chaudes).



**Figure 24.** (A) Répartition des populations de *P. viticola* échantillonnées sur *Vitis vinifera* cv. Chardonnay dans le nord et le sud de son aire de répartition européenne. (B) Normes de réaction moyenne pour chaque provenance (nord et sud) entre la quantité de spores produites par *P. viticola* et la température d'incubation obtenues grâce à trois chambres de cultures. L'effet de la provenance (G : différenciation génétique) sur la réponse de la production de spores à la température est significatif ( $P=0.028$ ), l'effet de la température (E : environnement, plasticité phénotypique) est significatif ( $P<0.0001$ ) et l'interaction GxE est également significative ( $P<0.0001$ ). (C) Normes de réaction pour chaque souche de la provenance nord entre la quantité de spores produites par *P. viticola* et trois températures d'incubation. (D) Normes de réaction pour chaque souche de la provenance sud entre la quantité de spores produites par *P. viticola* et trois températures d'incubation. Résultats préliminaires.

A court terme, ces données seront analysées par des modèles statistiques mixtes pour la totalité des traits de vie étudiés notamment via les dynamiques de libération des zoospores, les temps de latence et la taille des spores dans chacun des environnements étudiés. La différenciation des traits quantitatifs d'agressivité sera comparée à la différenciation génétique de marqueurs neutres afin d'étudier le type de sélection exercé par le climat sur les populations de mildiou de la vigne.

A plus long terme, l'objectif est ensuite de développer ces approches pour les champignons du bois de la vigne en émettant l'hypothèse que l'adaptation des différentes souches et des différentes espèces de champignons aux conditions environnementales à la plante hôte (cépages) pourraient sous-tendre l'expression des maladies du bois et la mortalité des ceps au vignoble. L'UMR SAVE possède des collections de champignons du bois utilisées, par exemple, pour comparer des souches et des espèces de champignons face à différentes conditions environnementales (Bellée et al. 2017). L'objectif sera de poursuivre ces travaux en développant des approches de génétique quantitative pour étudier la variabilité d'une gamme de traits de vie de différents champignons du bois en utilisant différentes provenances (plantes hôtes, climat, sol) pour comparer les capacités adaptatives de ces champignons. Cela nécessiterait donc de récolter de nouvelles souches et espèces qui n'auraient pas été repiquées en série, comme nous l'avons mis en place pour le mildiou ou l'oïdium.

## **II. Étudier la contribution relative du climat dans le dépérissement des plantes pérennes**

### *Rôle des facteurs climatiques dans le développement de l'esca et de la mortalité de la vigne*

Un premier objectif à court terme sera l'étude du rôle des facteurs climatiques dans l'expression des maladies du bois (esca) et la mortalité de la vigne. Certaines études discutent du potentiel rôle des conditions climatiques dans le développement des maladies du bois (Marchi et al. 2006 ; Andreini et al. 2014 ; Serra et al. 2018 ; Calzarano et al. 2018 ; Kraus et al. 2019) mais peu de jeux de données épidémiologiques permettent d'étudier la contribution relative de différents paramètres climatiques au cours du temps (échelle intra- et interannuelle). D'une manière générale, l'étude du rôle du climat dans le dépérissement des plantes pérennes est encore un champ de recherche assez inexploré bien que ce soit essentiel pour mieux gérer ces crises sanitaires. Une base de données a été construite dans le cadre du projet PHYSIOPATH au sein d'une parcelle de Sauvignon blanc sur laquelle nous avons réalisé des notations de symptômes depuis 2012 toutes les deux semaines (entre juin et septembre). Par des approches de modélisations statistiques nous étudierons les facteurs climatiques en

lien avec les dynamiques d'expression de symptômes et de mortalité à l'échelle intra- et interannuelle. Nous mobiliserons également les bases de données de notation de symptômes et mortalité de l'UMR SAVE (échelle régionale, collaboration avec Lucia Guerin-Dubrana, Pascal Lecomte) afin de caractériser les relations entre le climat et l'expression des symptômes d'esca / mortalité. Ce travail sera l'objet d'un post-doctorat dans le cadre du projet ESCAPADE.

### *Ampleur du dépérissement de la vigne à l'échelle globale*

À moyen et plus long terme, nous avons l'ambition de réaliser des travaux à l'échelle globale sur l'ampleur du dépérissement de la vigne tel que cela a été fait pour les écosystèmes forestiers (Allen et al. 2010 ; Cailleret et al. 2017, ou voir l'initiative « *International tree mortality network*<sup>6</sup> »). L'objectif est de rassembler les données existantes (rendement et mortalité) dans différents vignobles du monde mais également de mobiliser un réseau international d'experts pour réaliser des quantifications de la mortalité dans les vignobles. Conjointement à ce projet, l'identification des stratégies de gestion du dépérissement pour différents vignobles et de leur efficacité, ainsi que l'évaluation de l'impact économique du dépérissement à l'échelle mondiale serait réalisé avec Adeline Alonso Ugaglia (UMR SAVE) dans le cadre de notre participation à un projet déposé (Grand Programme de Recherche de l'Université de Bordeaux « GPR TACKLING »). La quantification à l'échelle mondiale du dépérissement de la vigne et l'étude de la contribution relative des facteurs qui en seraient à l'origine ou qui contribueraient à ce processus de déclin (climat, pratiques, variétés, agents pathogènes) n'a jamais été réalisée. Ce projet à plus large échelle sera initié à partir de l'été 2021. De plus, dans le cadre de ce projet, nous tissons des liens avec les pathologistes forestiers (en collaboration avec Cécile Robin, BIOGECO) pour étudier conjointement le dépérissement de la vigne et du châtaigner à l'échelle du globe (ampleur du dépérissement et perception par les professionnels ; co-ordination d'un workpackage dans la cadre du GPR TACKLING (en attente de réponse). Ces travaux transversaux permettraient de développer une vision plus générale, plus riche, des processus de dépérissement des plantes pérennes.

---

<sup>6</sup> <https://www.tree-mortality.net/>

### III. Étudier les processus sous-jacents aux interactions vigne-environnement- pathogènes

Nos travaux récents ont permis d'explorer pour la première fois l'impact de l'esca sur le fonctionnement hydraulique de la vigne et l'interaction entre la sécheresse et la pathogénèse de l'esca. Si nos résultats démontrent le rôle central joué par le transport de l'eau dans la plante dans l'expression des symptômes, ils ont bien évidemment conduit à de nouvelles pistes de recherche. Quels sont les facteurs/signaux moléculaires conduisant la plante à produire des occlusions obstruant ainsi ses vaisseaux ? La segmentation hydraulique entre la tige, le pétiole, les nervures, permet-elle de sauvegarder l'intégrité du fonctionnement hydraulique des parties pérennes ? Quelles sont les conséquences des occlusions des vaisseaux pour le fonctionnement hydraulique sur le long terme ? Par quels processus la sécheresse a-t-elle inhibé l'expression des symptômes d'esca ? Quel rôle pourrait jouer la nutrition azotée dans l'expression des symptômes d'esca ? Quelles sont les caractéristiques anatomiques des cépages qui sous-tendent leur sensibilité aux maladies du bois et à la sécheresse ? Ces questions ne sont que quelques exemples de nombreuses pistes de recherche qui s'ouvrent à nous aujourd'hui. Je décrirai ci-après les projets qui vont se réaliser à court terme via des financements déjà acquis.

#### *Impact de la sécheresse sur le développement de l'esca de la vigne : étude des processus moléculaires*

La forte interaction antagoniste entre la sécheresse et l'expression des symptômes d'esca mise en évidence au cours de la thèse de Giovanni Bortolami laisse place à différentes hypothèses concernant les processus moléculaires sous-jacents telles que (i) la réduction du transport de molécules signal qui pourrait être à l'origine des symptômes, (ii) le renforcement de la résistance de la plante ou (iii) la réduction de l'agressivité des agents pathogènes en condition de sécheresse. Afin d'étudier l'impact de la sécheresse sur les communautés de champignons du bois (composition et activité), nous utiliserons la méta-génomique (caractérisation des abondances relatives des différents champignons du bois selon les conditions) couplée à la méta-transcriptomique (caractérisation de l'activité de la communauté de champignons du bois ; recherche des facteurs de virulence ; voir Morales-Cruz et al. 2018). Afin d'étudier l'impact de la sécheresse sur la vigne et les agents pathogènes, nous utiliserons la dual-RNAseq (réponse jointe de la plante et des champignons aux changements environnementaux). Pour ce volet, il s'agira d'utiliser les échantillons déjà prélevés au cours de la pathogénèse de l'esca chez Sauvignon blanc et au cours de la sécheresse (thèse de G. Bortolami, projet PHYSIOPATH). Pour le traitement des échantillons et les analyses bio-informatiques, nous nous appuierons sur des collaborations locales (J. Vallance UMR SAVE pour la méta-génomique ; voir Bruez et

al. 2020 ; M. Foulongne-Oriol, UR MYCSA pour la dual-RNAseq) et internationales (UC DAVIS pour la méta-transcriptomique) grâce à un partenariat INRAE-UC DAVIS mis en place en 2020, ainsi que sur des projets déposés en cours d'expertises (expl : GPR « Bordeaux Plant Science, BPS »). L'étude de la composition moléculaire des différents tissus prélevés au cours de la pathogénèse de l'esca et au cours de la sécheresse serait une avancée technologique et scientifique importante permettant d'étudier les processus moléculaires en action, et éventuellement, l'identification de molécules signal de la pathogénèse de l'esca. Ce dernier aspect sera exploré par la Résonance Magnétique Nucléaire (RMN) du solide à très haut champ avec l'UMR CBMN (A. Loquet, projet ATOMIVINE).

Ce volet devrait se réaliser à court et moyen terme grâce à des projets déjà obtenus (projets ATOMIVINE et ESCAPADE ainsi que le partenariat avec UC Davis) ou déposés (co-coordination d'un workpackage dans la cadre du GPR Bordeaux Plant Science ; un post-doctorat demandé) et les collaborations citées ci-dessus.

### *Rôle des relations hydriques et minérales dans le développement de l'esca*

Le second objectif sera de poursuivre l'étude du rôle de la transpiration dans le développement des symptômes foliaires. La sécheresse et le VPD sont deux facteurs pilotant les relations hydriques des plantes, dont la contribution relative au développement de l'esca reste à explorer.

Tout d'abord nous approfondirons notre étude sur les impacts de la sécheresse en appliquant différents niveaux de stress hydrique à différents stades phénologiques de la vigne afin de mieux caractériser le rôle de la réduction du flux de sève dans l'expression des symptômes. Il s'agira, comme lors du projet PHYSIOPATH, de réaliser des prélèvements récurrents d'échantillons et des suivis physiologiques au cours de différents stress (esca, sécheresse) en renouvelant et en faisant évoluer les dispositifs expérimentaux mis en place lors du projet PHYSIOPATH (expl : plusieurs cépages, installation de capteurs tels que des psychromètres de tiges et micro-dendromètres sur un grand nombre de ceps installés sur des balances individuelles). Il s'agira également de caractériser la présence des occlusions à l'échelle de la plante entière (y compris au sein du tronc, organe inexploré jusqu'à présent et notamment dans la « bande brune » observée en surface du xylème sous l'écorce lors de l'expression des symptômes), et d'étudier l'impact de ces occlusions sur le long terme.

À plus long terme, des dispositifs expérimentaux seront mis en place pour explorer le rôle du VPD (expl : variation de la température et de l'humidité de l'air pour une teneur en eau du sol constante) dans la pathogénèse de l'esca.

Le fonctionnement hydraulique de ceps atteints d'esca serait étudié tout au long du développement de la maladie à l'aide de visualisation en microtomographie à rayon X plusieurs fois dans la saison (avant, pendant, après l'expression des symptômes) et au cours de plusieurs saisons sur une même population de ceps de

vigne (collaboration UMR BIOGECO, S. Delzon). Ce dernier point serait possible dans le cas où nous acqueririons un microtomographe à rayon X à système ouvert localement, sur le site de l'Université de Bordeaux (projet déposé CPER « microsec »).

À plus long terme, ces approches (ceps âgés en pots, utilisation de capteurs et de balances, microtomographie) pourraient également permettre de tester des hypothèses plus appliquées sur l'impact des méthodes de taille et des modes de conduite dans l'expression des symptômes foliaires.

Enfin notre objectif sera d'élargir le panel de conditions environnementales étudiées pour comprendre comment l'environnement abiotique influence le développement de l'esca et la physiologie de la vigne. Nous nous intéresserons à l'impact de la fertilisation azotée sur le développement de l'esca grâce à notre dispositif de ceps âgés en pots (sur deux cépages : *V. vinifera* cv. Sauvignon blanc et Cabernet sauvignon). La fertilisation azotée, en plus de son rôle dans la croissance et la productivité de la plante, peut jouer un rôle clé dans les interactions plantes-pathogènes (Fagard et al. 2014 ; Mur et al. 2017 ; Wang et al. 2019). L'azote joue également un rôle clé dans le fonctionnement hydraulique et la balance carbonée des plantes pérennes (McDowell et al. 2011 ; Zhang et al. 2018) ce qui permettra de faire le lien avec nos travaux passés (**Bortolami et al. soumis<sup>(19)</sup>**). Le rôle de l'azote dans le développement des maladies du bois chez la vigne n'a pas été étudié à notre connaissance (seulement sur l'oïdium et la pourriture grise, Bavaresco et al. 1987 ; Mundy 2008 ; Mundy et al. 2007 ; Thomiidis et al. 2016) et a été peu étudié sur les maladies vasculaires en général (mis à part sur les maladies de flétrissement ; expl : Wang et al. 2016). Nous tirerons donc parti de notre dispositif expérimental de ceps âgés en pots pour tester l'impact de la fertilisation azotée sur le développement de l'esca, la physiologie de la vigne, l'anatomie du xylème, et le métabolisme de la vigne et des agents pathogènes du bois.

Ce volet sera développé dans le cadre de la thèse Ninon Dell'Acqua qui a débuté son travail en janvier 2021 et d'un post-doctorat arrivant en mai 2021 (projets ESCAPADE & VITIPIN).

### ***Comparaison de la sensibilité d'une gamme de cépages aux maladies du bois au vignoble***

Si la diversité des variétés de vigne disponible est un outil possible pour adapter la viticulture aux changements environnementaux (Morales-Castilla et al. 2020), cet outil souffre d'un manque de connaissance en ce qui concerne la sensibilité des cépages aux maladies du bois. Nous avons étudié la sensibilité de jeunes boutures racinées à l'inoculation d'un agent pathogène du bois (**Pouzoulet et al. 2020**) et d'autres études sont en cours sur d'autres cépages et d'autres agents pathogènes (à INRAE, à UC Davis). Cependant, les connaissances sur la sensibilité des cépages aux maladies du



bois (notamment en France à l'esca) en condition de culture restent limitées par la diversité de parcelles suivies, le plus souvent dans le cas d'observatoires régionaux (expl : Bruez et al. 2013), bien que certaines études comparent une dizaine de cépages au sein de la même parcelle (expl : Quaglia et al. 2009). Peu de systèmes expérimentaux ou de parcelles viticoles permettent une comparaison de nombreux cépages dans un même environnement (qui permet de limiter l'effet terroir sur l'expression des symptômes de maladies du bois).

Afin d'étudier la physiopathologie de différents cépages au vignoble, nous utiliserons le dispositif VITADAPT (Destrac Irvine & van Leeuwen 2016) qui permet de comparer, sur une même parcelle, 52 cépages de vigne. Le travail sur VITADAPT permet de comparer au fil des ans l'évolution de la phénologie, physiologie et qualité des baies de ces cépages avec le climat bordelais, dans une perspective de sélection des cépages adaptés au climat de demain. La parcelle, plantée en 2012, présente des symptômes de maladies du bois que nous suivons depuis 2017 à l'échelle du cep (n=2000). Ce dispositif nous permettra de : (i) comparer la sensibilité des différents cépages aux maladies du bois et son évolution au cours du temps, (ii) étudier le rôle des conditions environnementales sur l'incidence des maladies du bois au fil des ans, (iii) comparer la présence de nécroses et les communautés microbiennes du bois de ces différents cépages à différentes périodes de vie de la parcelle, (iv) étudier le rôle de l'anatomie du xylème (feuilles, tiges, troncs) dans la sensibilité des différents cépages aux maladies du bois. Ce travail a débuté en 2017 avec la mise en place du suivi des symptômes de maladies du bois sur la parcelle, il se poursuit en 2021 avec un premier stage de M2. L'objectif de ce travail préliminaire est de caractériser les différences de sensibilité entre cépages quatre ans après le début de la détection des premiers symptômes et de caractériser les communautés de champignons du bois de cépages présentant un gradient de sensibilité. Un sujet de thèse sera déposé à l'école doctorale en 2022 pour conduire ce projet de recherche.

## Bibliographie

- Adams H.D., Zeppel M.J., Anderegg W.R., Hartmann H., Landhäusser S.M., Tissue D.T., Huxman T.E., Hudson P.J., Franz T.E., Allen C.D. et al. (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology and Evolution* 1: 1285.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., et al. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684.
- Amthor, J.S. (2001) Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on wheat yield: review of results from experiments using various approaches to control CO<sub>2</sub> concentration. *Field Crop Research*. 73, 1-34.
- Anderegg, W. R., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., et al. (2015a). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3), 674-683.
- Anderegg, W. R., Kane, J. M., & Anderegg, L. D. (2013). Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature climate change*, 3(1), 30-36.
- Anderegg, W. R., Schwalm, C., Biondi, F., Camarero, J. J., Koch, G., Litvak, M., et al. (2015b). Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science*, 349(6247), 528-532.
- Anderson, J. B. (2005). Evolution of antifungal-drug resistance: mechanisms and pathogen fitness. *Nature Reviews Microbiology*, 3(7), 547-556.
- Andreini, L., Cardelli, R., Bartolini, S., Scalabrelli, G., & Viti, R. (2014). Esca symptoms appearance in *Vitis vinifera* L.: influence of climate, pedo-climatic conditions and rootstock/cultivar combination.
- Andrew, C., Heegaard, E., Gange, A. C., Senn-Irlet, B., Egli, S., Kirk, P. M., ... & Boddy, L. (2018). Congruency in fungal phenology patterns across dataset sources and scales. *Fungal Ecology*, 32, 9-17.
- Andrew, C., Heegaard, E., Høiland, K., Senn-Irlet, B., Kuyper, T. W., Krisai-Greilhuber, I., ... & Kauserud, H. (2018). Explaining European fungal fruiting phenology with climate variability. *Ecology*, 99(6), 1306-1315.
- Araújo, M.B. & Luoto, M. (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 17, 743-753.
- Azzimonti, G., Lannou, C., Sache, I., & Goyeau, H. (2013). Components of quantitative resistance to leaf rust in wheat cultivars: diversity, variability and specificity. *Plant Pathology*, 62(5), 970-981.
- Bavaresco, L., and R. Eibach. Investigations on the Influence of N Fertilizer on Resistance to Powdery Mildew (*Oidium Tuckeri*) Downy Mildew (*Plasmopara Viticola*) and on Phytoalexin Synthesis in Different Grapevine Varieties. *VITIS Journal of Grapevine Research* 26, no. 4 (1987): 192-192. <https://doi.org/10.5073/vitis.1987.26.192-200> .
- Beckman, C. H., & Roberts, E. M. (1995). On the nature and genetic basis for resistance and tolerance to fungal wilt diseases of plants. *Advances in Botanical Research*, 21, 35-77.
- Bellee, A., Comont, G., Nivault, A., Abou-Mansour, E., Coppin, C., Dufour, M. C., & Corio-Costet, M. F. (2017). Life traits of four Botryosphaeriaceae species and molecular responses of different grapevine cultivars or hybrids. *Plant Pathology*, 66(5), 763-776.
- Berger, S., Sinha, A. K., & Roitsch, T. (2007). Plant physiology meets phytopathology: plant primary metabolism and plant-pathogen interactions. *Journal of experimental botany*, 58(15-16), 4019-4026.
- Bertsch, C. et al. (2013) Grapevine trunk diseases: complex and still poorly understood., *Plant Pathology*, 62(2), pp. 243-265. doi: 10.1111/j.1365-3059.2012.02674.x.
- Bettenfeld, P. et al. (2020) Woody Plant Declines. Whats Wrong with the Microbiome?, *Trends in Plant Science*, 25(4), pp. 381-394. doi: 10.1016/j.tplants.2019.12.024.

- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemuller R, Edwards M, Peeters T, et al. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313: 351354.
- Blum, M., Waldner, M., & Gisi, U. (2010). A single point mutation in the novel PvCesA3 gene confers resistance to the carboxylic acid amide fungicide mandipropamid in *Plasmopara viticola*. *Fungal Genetics and Biology*, 47(6), 499-510.
- Bois B, Zito S, Calonnet A (2017) Climate vs grapevine pests and diseases worldwide: the first results of a global survey. *OENO One*, 51, 133-139, <https://doi.org/10.20870/oeno-one.2016.0.0.1780>
- Bortolami, G., Farolfi, E., Badel, E., Burlett, R., Cochard, H., Ferrer, N., ... & Delmas, C. E.L, (2021) Seasonal and long-term consequences of esca on grapevine stem xylem integrity, *Journal of Experimental Botany*, erab117, <https://doi.org/10.1093/jxb/erab117>
- Bortolami, G., Gambetta, G. A., Delzon, S., Lamarque, L. J., Pouzoulet, J., Badel, E., ... & Delmas, C. E. (2019). Exploring the hydraulic failure hypothesis of esca leaf symptom formation. *Plant physiology*, 181(3), 1163-1174.
- Bouquet, A., Pauquet, J., Adam-Blondon, A. F., Torregrosa, L., Merdinoglu, D., & Wiedemann-Merdinoglu, S. (2000). Towards obtaining grapevine varieties resistant to powdery and downy mildews by conventional breeding and biotechnology. *Bulletin de IOIV*, 73(833-834), 445-452.
- Bréda, N., & Peiffer, M. (2014). Vulnerability to forest decline in a context of climate changes: new prospects about an old question in forest ecology. *Annals of Forest Science*, 71(6), 627-631.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63(6), 625-644.
- Brent, K.J., & Hollomon, D.W. (2007). Fungicide Resistance: the Assessment of Risk. FRAC Monograph 2. 2nd Ed. Brussels, CropLife International: 52.
- Brodersen, C.R., McElrone, A.J., Choat, B., Lee, E.F., Shackel, K.A., & Matthews, M.A. (2013) In vivo visualizations of drought-induced embolism spread in *Vitis vinifera*. *Plant Physiology* 161: 1820-1829.
- Brodrigg, T. J. et al. (2010) Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit, *New Phytologist*, 188(2), pp. 533-542. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03393.x.
- Brodrigg, T. J., Bienaimé, D., & Marmottant, P. (2016). Revealing catastrophic failure of leaf networks under stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(17), 4865-4869.
- Brodrigg, T. J., Powers, J., Cochard, H., & Choat, B. (2020). Hanging by a thread? Forests and drought. *Science*, 368(6488), 261-266.
- Brown, A. A., Lawrence, D. P. and Baumgartner, K. (2020) Role of basidiomycete fungi in the grapevine trunk disease esca, *Plant Pathology*, 69(2), pp. 205-220. doi: 10.1111/ppa.13116.
- Bruez, E., Baumgartner, K., Bastien, S., Travadon, R., Guérin-Dubrana, L., & Rey, P. (2016). Various fungal communities colonise the functional wood tissues of old grapevines externally free from grapevine trunk disease symptoms. *Australian journal of grape and wine research*, 22(2), 288-295.
- Bruez, E., Haidar, R., Alou, M. T., Vallance, J., Bertsch, C., Mazet, F., et al. (2015). Bacteria in a wood fungal disease: characterization of bacterial communities in wood tissues of esca-foliar symptomatic and asymptomatic grapevines. *Frontiers in microbiology*, 6.
- Bruez, E., Lecomte, P., Grosman, J., Doublet, B., Bertsch, C., Fontaine, F., Ugaglia, A., Teisedre, P.-L., Da Costa, J.-P., Guerin-Dubrana, L. and Rey, P. (2013) Overview of grapevine trunk diseases in France in the 2000s. *Phytopathologia Mediterranea* 52, 262-275.
- Bruez, E., Vallance, J., Gautier, A., Laval, V., Compant, S., Maurer, W., ... & Rey, P. (2020). Major changes in grapevine wood microbiota are associated with the onset of esca, a devastating trunk disease. *Environmental Microbiology*, 22(12), 5189-5206.
- Bruez, E., Vallance, J., Gerbore, J., Lecomte, P., Da Costa, J. P., Guerin-Dubrana, L., & Rey, P. (2014). Analyses of the temporal dynamics of fungal communities colonizing the healthy wood tissues of esca leaf-symptomatic and asymptomatic vines. *PloS one*, 9(5), e95928.

- Brun, H., A.-M. Chevre, B. D. L. Fitt, S. Powers, A.-L. Besnard, M. Ermel, V. Huteau et al. (2010). Quantitative resistance increases the durability of qualitative resistance to *Leptosphaeria maculans* in *Brassica napus*. *New Phytologist* 185:285–299.
- Burdon, J. J., & Thrall, P. H. (2008). Pathogen evolution across the agro-ecological interface: implications for disease management. *Evolutionary Applications*, 1(1), 57-65.
- Burdon, J., L. Barrett, G. Rebetzke, and P. Thrall 2014. Guiding deployment of resistance in cereals using evolutionary principles. *Evolutionary Applications* 7:609–624.
- Cabinet BIPE <http://www.bipe.com> pour France AgriMer Rapport final de l'étude réalisée par le BIPE dans le cadre du Plan national de lutte contre les déprérissements du vignoble 1,24 MB (2016) [www.franceagrimer.fr](http://www.franceagrimer.fr)
- Caffier, V., P. Lasserre-Zuber, M. Giraud, M. Lascostes, R. Stievenard, A. Lemarquand, E. van de Wegg, et al. 2014. Erosion of quantitative host resistance in the apple x *Venturia inaequalis* pathosystem. *Infection, Genetics and Evolution* 27:481–489.
- Cailleret, M. et al. (2017) A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality, *Global Change Biology*, 23(4), pp. 1675–1690. doi: 10.1111/gcb.13535
- Calzarano, F., Fabio, O. S. T. I., Baranek, M., & Di Marco, S. (2018). Rainfall and temperature influence expression of foliar symptoms of grapevine leaf stripe disease (esca complex) in vineyards. *Phytopathologia Mediterranea*, 57(3), 488-505.
- Casagrande, K., L. Falginella, S. Castellarin, R. Testolin, and G. Gaspero (2011). Defence responses in Rpv3-dependent resistance to grapevine downy mildew. *Planta* 234:1097–1109.
- Chakraborty, S. (2013) Migrate or evolve: options for plant pathogens under climate change. *Global change biology*. 19, 1985-2000.
- Chakraborty, S., Datta, S. (2003) How will plant pathogens adapt to host plant resistance at elevated CO<sub>2</sub> under a changing climate? *New Phytologist*, 159, 733-742.
- Charrier, G. et al. (2016) Evidence for hydraulic vulnerability segmentation and lack of xylem refilling under tension, *Plant Physiology*, 172(3), pp. 1657–1668. doi: 10.1104/pp.16.01079.
- Charrier, G. et al. (2018) Drought will not leave your glass empty: Low risk of hydraulic failure revealed by long-term drought observations in worlds top wine regions, *Science Advances*, 4(1). doi: 10.1126/sciadv.aao6969.
- Chatelet, D. S., Wistrom, C. M., Purcell, A. H., Rost, T. L., & Matthews, M. A. (2011). Xylem structure of four grape varieties and 12 alternative hosts to the xylem-limited bacterium *Xylella fastidiosa*. *Annals of Botany*, 108(1), 73–85. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr106>
- Chaves, M. M., Zarrouk, O., Francisco, R., Costa, J. M., Santos, T., Regalado, A. P., ... & Lopes, C. M. (2010). Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of botany*, 105(5), 661-676.
- Chen, W., F. Delmotte, S. Richard-Cervera, L. Douence, C. Greif, and M.-F. Corio-Costet (2007). At least two origins of fungicide resistance in grapevine downy mildew populations. *Applied and Environmental Microbiology* 73:5162–5172.
- Choat B, Drayton WM, Brodersen C, Matthews MA, Shackel KA, Wada H, McElrone AJ (2010) Measurement of vulnerability to water stress-induced cavitation in grapevine: a comparison of four techniques applied to a long vesseled species. *Plant, Cell & Environment* 33: 1502–1512.
- Choat, B., Badel, E., Burtlett, R., Delzon, S., Cochard, H., & Jansen, S. (2016). Noninvasive measurement of vulnerability to drought-induced embolism by X-ray microtomography. *Plant Physiology*, 170(1), 273-282.
- Choat, B., Gambetta, G. A., Wada, H., Shackel, K. A., & Matthews, M. A. (2009). The effects of Pierce's disease on leaf and petiole hydraulic conductance in *Vitis vinifera* cv. Chardonnay. *Physiologia plantarum*, 136(4), 384-394.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., et al. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426), 752-755.
- Chuine, I., Yiou, P., Viovy, N., Seguin, B., Daux, V., Ladurie, E.L.R. (2004) Historical phenology: grape ripening as a past climate indicator. *Nature*. 432, 289-290.
- Clarke, D. D., (1986): Tolerance of parasites and disease in plants and its significance in host-parasite interactions. In: D. S. Ingram, and P.H. Williams (eds). *Advances in Plant Pathology*, Vol. 5, 161-197. Academic Press Inc., London

- Claverie, M. et al. (2020) Current knowledge on Grapevine Trunk Diseases with complex etiology: a systemic approach, *Phytopathologia Mediterranea*, 59, pp. 29–53. doi: <https://doi.org/10.14601/Phyto-11150>.
- Cloete, M. et al. (2015) Pathogenicity of South African Hymenochaetales taxa isolated from esca-infected grapevines, *Phytopathologia Mediterranea*, 54(2), pp. 368–379. doi: 10.14601/Phytopathol\_Mediterr-16237.
- Coakley, S., Scherm, H., Chakraborty, S. (1999) Climate change and disease management. *Annual Review of Phytopathology*. 37: 399–426.
- Cochard H, Cruiziat P, Tyree MT. (1992). Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiology* 100: 205–209.
- Cochard, H. (2002) A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures: Xylem conductance measured under negative pressure, *Plant, Cell & Environment*, 25(6), pp. 815–819. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00863.x.
- Cochard, H., Badel, E., Herbette, S., Delzon, S., Choat, B., & Jansen, S. (2013). Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. *Journal of Experimental Botany*, ert193.
- Cook, R. J., & Papendick, R. I. (1972). Influence of water potential of soils and plants on root disease. *Annual Review of Phytopathology*, 10(1), 349-374.
- Corio-Costet, M. F. (2015). Monitoring resistance in obligate pathogens by bioassays relating to field use: grapevine powdery and downy mildews. In *Fungicide resistance in plant pathogens* (pp. 251-279). Springer, Tokyo.
- Corio-Costet, M. F., Dufour, M. C., Cigna, J., Abadie, P., & Chen, W. J. (2011). Diversity and fitness of *Plasmopara viticola* isolates resistant to QoI fungicides. *European Journal of Plant Pathology*, 129(2), 315-329.
- Coupel-Ledru A, Lebon E, Christophe A, Gallo A, Gago P, Pantin F, Doligez A, Simonneau T. (2016). Reduced nighttime transpiration is a relevant breeding target for high water-use efficiency in grapevine. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 113, 8963–8968.
- Creek D, Lamarque LJ, Torres-Ruiz JM, Parise C, Burrett R, Tissue DT, Delzon S. (2020). Xylem embolism in leaves does not occur with open stomata: evidence from direct observations using the optical visualization technique. *Journal of Experimental Botany* 71, 1151–1159.
- Crowther, T. W., Maynard, D. S., Crowther, T. R., Peccia, J., Smith, J. R., & Bradford, M. A. (2014). Untangling the fungal niche: the trait-based approach. *Frontiers in microbiology*, 5, 579.
- Dayer, S., Herrera, J. C., Dai, Z., Burrett, R., Lamarque, L. J., Delzon, S., ... & Gambetta, G. A. (2020). The sequence and thresholds of leaf hydraulic traits underlying grapevine varietal differences in drought tolerance. *Journal of experimental botany*, 71(14), 4333-4344.
- Dayer, S. et al. (2021) Nighttime transpiration represents a negligible part of water loss and does not increase the risk of water stress in grapevine. *Plant, cell & environment* 44.2: 387-398.
- Delmas, C. E.L., Fort, T. L., Escaravage, N., & Pornon, A. (2016a). Pollen transfer in fragmented plant populations: Insight from the pollen loads of pollinators and stigmas in a mass-flowering species. *Ecology and evolution*, 6(16), 5663-5673.
- Delmas, C. E.L., Cheptou, P. O., Escaravage, N., & Pornon, A. (2014b). High lifetime inbreeding depression counteracts the reproductive assurance benefit of selfing in a mass-flowering shrub. *BMC evolutionary biology*, 14(1), 1-12.
- Delmas, C. E.L., Dussert, Y., Delière, L., Couture, C., Mazet, I. D., Richart Cervera, S., & Delmotte, F. (2017). Soft selective sweeps in fungicide resistance evolution: recurrent mutations without fitness costs in grapevine downy mildew. *Molecular ecology*, 26(7), 1936-1951.
- Delmas, C. E.L., Escaravage, N., & Pornon, A. (2014c). Massive floral display affects insect visits but not pollinator-mediated pollen transfer in *Rhododendron ferrugineum*. *Plant Biology*, 16(1), 234-243.
- Delmas, C. E.L., Escaravage, N., Cheptou, P. O., Charrier, O., Ruzafa, S., Winterton, P., & Pornon, A. (2015). Relative impact of mate versus pollinator availability on pollen limitation and outcrossing rates in a mass-flowering species. *Plant Biology*, 17(1), 209-218.

- Delmas, C. E.L., Fabre, F., Jolivet, J., Mazet, I. D., Richart Cervera, S., Deliere, L., & Delmotte, F. (2016b). Adaptation of a plant pathogen to partial host resistance: selection for greater aggressiveness in grapevine downy mildew. *Evolutionary Applications*, 9(5), 709-725.
- Delmas, C. E.L., Kooyman, R. M., & Rossetto, M. (2020). Evolutionary constraints and adaptation shape the size and colour of rain forest fruits and flowers at continental scale. *Global Ecology and Biogeography*, 29(5), 830-841.
- Delmas, C. E.L., Mazet, I. D., Jolivet, J., Delière, L., & Delmotte, F. (2014a). Simultaneous quantification of sporangia and zoospores in a biotrophic oomycete with an automatic particle analyzer: disentangling dispersal and infection potentials. *Journal of microbiological methods*, 107, 169-175.
- Delmotte F., Fabre F., Miclot A-S., Paineau M., Schneider C., Delière L. (2021). "Des vignes, des invasions et des résistances", In "L'immunité des plantes" Lannou et al. Editions QUAE, 390p.
- Delmotte, F., P. Mestre, C. Schneider, H.-H. Kassemeyer, P. Kozma, S. Richart-Cervera, M. Rouxel et al. (2014). Rapid and multiregional adaptation to host partial resistance in a plant pathogenic oomycete: evidence from European populations of *Plasmopara viticola*, the causal agent of grapevine downy mildew. *Infection, Genetics and Evolution* 27:500–508.
- Delzon, S. and Cochard, H. (2014) Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin, *New Phytologist*, 203(2), pp. 355–358. doi: 10.1111/nph.12798.
- Delzon, S., Douthe, C., Sala, A. & Cochard, H. (2010) Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *Plant Cell Environ.* 33, 2101–2111.
- Desprez-Loustau, M. L., Marçais, B., Nageleisen, L. M., Piou, D., & Vannini, A. (2006). Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Annals of Forest Science*, 63(6), 597-612.
- Destrac Irvine, A., and van Leeuwen, C. (2016). "The VitAdapt project: extensive phenotyping of a wide range of varieties in order to optimize the use of genetic diversity within the *Vitis vinifera* species as a tool for adaptation to a changing environment," in *Proceedings of the Sustainable Grape and Wine Production in the Context of Climate Change*, Bordeaux, 165–171.
- Dickie, I. A., Kałucka, I., Stasińska, M., & Oleksyn, J. (2010). Plant host drives fungal phenology. *fungal ecology*, 3(4), 311-315.
- Dietze, M. C., & Matthes, J. H. (2014). A general ecophysiological framework for modelling the impact of pests and pathogens on forest ecosystems. *Ecology letters*, 17(11), 1418-1426.
- Dufour MC, Magnin N, Dumas B, Vergnes S, Corio-Costet MF (2016) High-throughput gene-expression quantification of grapevine defense responses in the field using microfluidic dynamic arrays. *BMC Genomics*, 17, 957, <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3304-z>
- Dussert, Y., Mazet, I. D., Couture, C., Gouzy, J., Piron, M. C., Kuchly, C., ... & Delmotte, F. (2019). A high-quality grapevine downy mildew genome assembly reveals rapidly evolving and lineage-specific putative host adaptation genes. *Genome biology and evolution*, 11(3), 954-969.
- Eibach, R., E. Zyprian, L. Welter, and R. Topfer 2007. The use of molecular markers for pyramiding resistance genes in grapevine breeding. *Vitis* 46:120–124.
- Fagard M., Launay A., Clement G., Courtial J., Dellagi A., Farjad M., et al. . (2014) Nitrogen metabolism meets phytopathology. *J. Exp. Bot.* 65: 5643–5656.
- Feliciano, A. J.; Eskalen, A.; Gubler, W. D.; (2004): Differential susceptibility of three grapevine cultivars to *Phaeoacremonium aleophilum* and *Phaeoconiella chlamydospora* in California. Paper presented at the Research papers, short notes and abstracts based on presentations at the third international workshop on grapevine trunk diseases, 1-2 February 2003, Christchurch, New Zealand.
- Fels, D. & Kaltz, O. (2006). Temperature dependent transmission and latency of *Holospira undulata*, a micronucleus-specific parasite of the ciliate *Paramecium caudatum*. *Proc. R. Soc. B*, 273, 1031–1038.
- Ferguson, H.M. & Read, A.F. (2002). Genetic and environmental determinants of malaria parasite virulence in mosquitoes. *Proc. R. Soc. B*, 269, 1217–1224.

- Ferreira JHS, Van Wyk PS, Calitz FJ (1999) Slow dieback of grapevine in South Africa: stress-related predisposition of young vines for infection by *Phaeoacremonium chlamydosporum*. SAJEV 20:43–46
- Fisher, M. C., Henk, D. A., Briggs, C. J., Brownstein, J. S., Madoff, L. C., McCraw, S. L., & Gurr, S. J. (2012). Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health. *Nature*, 484(7393), 186-194.
- Fontaine, F., Pinto, C., Vallet, J., Clément, C., Gomes, A. C., & Spagnolo, A. (2016). The effects of grapevine trunk diseases (GTDs) on vine physiology. *European Journal of Plant Pathology*, 144(4), 707-721.
- Fontaine, M. C., Labbé, F., Dussert, Y., Delière, L., Richart-Cervera, S., Giraud, T., & Delmotte, F. (2021). Europe as a bridgehead in the worldwide invasion history of grapevine downy mildew, *Plasmopara viticola*. *Current Biology*.
- Fradin, E. F. and Thomma, B. P. H. J. (2006) Physiology and molecular aspects of *Verticillium* wilt diseases caused by *V. dahliae* and *V. albo-atrum*, *Molecular Plant Pathology*, 7(2), pp. 71–86. doi: 10.1111/j.1364-3703.2006.00323.x.
- Frank, S. A. (1996). Models of parasite virulence. *The Quarterly Review of Biology* 71:37–78.
- Fujita, M., Fujita, Y., Noutoshi, Y., Takahashi, F., Narusaka, Y., et al. (2006) Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks. *Curr Opin Plant Biol.* 9: 436–442.
- Galarneau, E. R., Lawrence, D. P., Travadon, R., & Baumgartner, K. (2019). Drought exacerbates *Botryosphaeria* Dieback symptoms in grapevines and confounds host-based molecular markers of infection by *Neofusicoccum parvum*. *Plant disease*, 103(7), 1738-1745.
- Gambetta, G. A., Herrera, J. C., Dayer, S., Feng, Q., Hochberg, U., & Castellarin, S. D. (2020). The physiology of drought stress in grapevine: towards an integrative definition of drought tolerance. *Journal of experimental botany*, 71(16), 4658-4676.
- Gandon, S., & Van Zandt, P. A. (1998). Local adaptation and host–parasite interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(6), 214-216.
- Garrett, K. A., Dendy, S. P., Frank, E. E., Rouse, M. N., Travers, S. E. (2006) Climate change effects on plant disease: genomes to ecosystems. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 44, 489-509.
- Gaspar, T., Franck, T., Bisbis, B., Kevers, C., Jouve, L., Hausman, J. F., & Dommes, J. (2002). Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation*, 37(3), 263-285.
- Grandaubert, J., Dutheil, J. Y., & Stukenbrock, E. H. (2019). The genomic determinants of adaptive evolution in a fungal pathogen. *Evolution letters*, 3(3), 299-312.
- Guerin-Dubrana, L., Fontaine, F., Mugnai, L. 2019. Grapevine trunk disease in European and Mediterranean vineyards: occurrence, distribution and associated disease affecting cultural factors. *Phytopathologia Mediterranea* 58, 49-71.
- Guilpart, N., Roux, S., Gary, C., & Metay, A. (2017). The trade-off between grape yield and grapevine susceptibility to powdery mildew and grey mould depends on inter-annual variations in water stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, 234, 203-211.
- Hahn, M., Lenhardt, P. P., & Brühl, C. A. (2014). Characterization of field margins in intensified agro-ecosystems—why narrow margins should matter in terrestrial pesticide risk assessment and management. *Integrated environmental assessment and management*, 10(3), 456-462.
- Harvell, C. D., Mitchell, C. E., Ward, J. R., Altizer, S., Dobson, A. P., Ostfeld, R. S., & Samuel, M. D. (2002). Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, 296(5576), 2158-2162.
- Hawkins, N. J., & Fraaije, B. A. (2018). Fitness penalties in the evolution of fungicide resistance. *Annual review of phytopathology*, 56, 339-360.
- HilleRisLambers, J., Harsch, M. A., Ettinger, A. K., Ford, K. R., & Theobald, E. J. (2013). How will biotic interactions influence climate change–induced range shifts? *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297(1), 112-125.
- Hochberg, U. et al. (2016) Grapevine petioles are more sensitive to drought induced embolism than stems: evidence from in vivo MRI and microcomputed tomography observations of

- hydraulic vulnerability segmentation: Hydraulic vulnerability segmentation in grapevine, *Plant, Cell & Environment*, 39(9), pp. 1886–1894. doi: 10.1111/pce.12688.
- Hochberg, U. et al. (2017) Stomatal Closure, Basal Leaf Embolism, and Shedding Protect the Hydraulic Integrity of Grape Stems, *Plant Physiology*, 174(2), pp. 764–775. doi: 10.1104/pp.16.01816.
- Hofstetter, V., Buyck, B., Croll, D., Viret, O., Couloux, A., & Gindro, K. (2012). What if esca disease of grapevine were not a fungal disease?. *Fungal Diversity*, 54(1), 51-67.
- Hovmøller, M. S., & Justesen, A. F. (2007). Rates of evolution of avirulence phenotypes and DNA markers in a northwest European population of *Puccinia striiformis* f. sp. tritici. *Molecular Ecology*, 16(21), 4637-4647.
- ICV (2013). Les cépages résistants aux maladies cryptogamiques, panorama européen. Guide technique, pp. 228. ICV éditeur, La Jasse de Maurin.
- Jacobsen AL, Pratt RB (2012) No evidence for an open vessel effect in centrifuge-based vulnerability curves of a long-vesselled liana (*Vitis vinifera*). *New Phytologist* 194: 982-990.
- Jactel, H., Koricheva, J., & Castagnyrol, B. (2019). Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current opinion in insect science*, 35, 103-108.
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M. L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., & Koricheva, J. (2012). Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 18(1), 267-276.
- Karisto, P., Hund, A., Yu, K., Anderegg, J., Walter, A., Mascher, F., ... & Mikaberidze, A. (2018). Ranking quantitative resistance to *Septoria tritici* blotch in elite wheat cultivars using automated image analysis. *Phytopathology*, 108(5), 568-581.
- Kawecki, T. J., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology letters*, 7(12), 1225-1241.
- Koella, J., and P. Agnew (1999). A correlated response of a parasites virulence and life cycle to selection on its hosts life history. *Journal of Evolutionary Biology* 12:70–79.
- Kraus, C., Voegelé, R. T. and Fischer, M. (2019) The Esca complex in German vineyards: does the training system influence occurrence of GLSD symptoms?, *European Journal of Plant Pathology*, 155(1), pp. 265–279. doi: 10.1007/s10658-019-01769-0.
- Laine, A. L. (2004). Resistance variation within and among host populations in a plant–pathogen metapopulation: implications for regional pathogen dynamics. *Journal of Ecology*, 92(6), 990-1000.
- Laine, A. L. (2008). Temperature-mediated patterns of local adaptation in a natural plant–pathogen metapopulation. *Ecology Letters*, 11(4), 327-337.
- Laine, A.-. L., and B. Barres 2013. Epidemiological and evolutionary consequences of life-history trade-offs in pathogens. *Plant Pathology* 62:96–105.
- Lamarque, L. J., Corso, D., Torres-Ruiz, J. M., Badel, E., Brodribb, T. J., Burrett, R., ... & Delzon, S. (2018). An inconvenient truth about xylem resistance to embolism in the model species for refilling *Laurus nobilis* L. *Annals of Forest Science*, 75(3), 1-15.
- Lannou, C. (2012). Variation and selection of quantitative traits in plant pathogens. *Phytopathology* 50:319–338.
- Larter, M., Brodribb, T. J., Pfautsch, S., Burrett, R., Cochard, H., & Delzon, S. (2015). Extreme aridity pushes trees to their physical limits. *Plant physiology*, 168(3), 804-807.
- Larter, M., Pfautsch, S., Domec, J. C., Trueba, S., Nagalingum, N., & Delzon, S. (2017). Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. *New Phytologist*, 215(1), 97-112.
- Lecomte, P. et al. (2012) New Insights into Esca of Grapevine: The Development of Foliar Symptoms and Their Association with Xylem Discoloration, *Plant Disease*, 96(7), pp. 924–934. doi: 10.1094/PDIS-09-11-0776-RE.
- Lecomte, P. et al. (2018) Esca of grapevine and training practices in France: results of a 10-year survey, *Phytopathologia Mediterranea*, 57(3). doi: 10.14601/Phytopathol\_Mediterr-22025.
- Lens, F., Picon-Cochard, C., Delmas, C. E.L, Signarbieux, C., Buttler, A., Cochard, H., ... & Delzon, S. (2016). Herbaceous angiosperms are not more vulnerable to drought-induced embolism than angiosperm trees. *Plant Physiology*, 172(2), 661-667.



- Lens, F., Sperry, J. S., Christman, M. A., Choat, B., Rabaey, D., & Jansen, S. (2011). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New phytologist*, 190(3), 709-723.
- Li, S. et al. (2017) Spatial and Temporal Pattern Analyses of Esca Grapevine Disease in Vineyards in France, *Phytopathology*, 107(1), pp. 59–69. doi: 10.1094/PHYTO-07-15-0154-R.
- Little, T. J., Shuker, D. M., Colegrave, N., Day, T., & Graham, A. L. (2010). The coevolution of virulence: tolerance in perspective. *PLoS Pathog*, 6(9), e1001006.
- Lobell, D. B., Burke, M. B., Tebaldi, C., Mastrandrea, M. D., Falcon, W. P., & Naylor, R. L. (2008). Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science*, 319(5863), 607-610.
- Luard, E. J., & Griffin, D. M. (1981). Effect of water potential on fungal growth and turgor. *Transactions of the British Mycological Society*, 76(1), 33-40.
- Maherali, H., Pockman, W. T., & Jackson, R. B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85(8), 2184-2199.
- Manion, P. D. (2003). Evolution of concepts in forest pathology. *Phytopathology*, 93(8), 1052-1055.
- Manion, P. D. (1991). *Tree Disease Concepts*. 2nd ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Marchi, G. et al. (2006) Some observations on the relationship of manifest and hidden esca to rainfall, *Phytopathologia Mediterranea*, 45, pp. S117–S126.
- Martin-StPaul, N., Delzon, S. and Cochard, H. (2017) Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure, *Ecology Letters*. Edited by H. Maherali, 20(11), pp. 1437–1447. doi: 10.1111/ele.12851.
- Martín, L. et al. (2019) Specific profile of Tempranillo grapevines related to Esca-leaf symptoms and climate conditions, *Plant Physiology and Biochemistry*, 135, pp. 575–587. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.10.040.
- Martínez-Vilalta, J., & Garcia-Forner, N. (2017). Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, Cell & Environment*, 40(6), 962-976.
- Martínez-Vilalta, J., Poyatos, R., Aguadé, D., Retana, J., & Mencuccini, M. (2014). A new look at water transport regulation in plants. *New phytologist*, 204(1), 105-115.
- McAdam, S. A. (2015). Physicochemical Quantification of Abscisic Acid Levels in Plant Tissues with an Added Internal Standard by Ultra-Performance Liquid Chromatography. *Bio-protocol* 5(18): e1599. DOI: 10.21769/BioProtoc.1599.
- McDonald, B., & C. Linde 2002. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Phytopathology* 40:349–379.
- McDowell, N. G., Beerling, D. J., Breshears, D. D., Fisher, R. A., Raffa, K. F., and Stitt, M. (2011). The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol. Evol. (Amst)*. 26, 523–532. doi: 10.1016/j.tree.2011.06.003
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., et al. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New phytologist*, 178(4), 719-739.
- McElrone, A. J., Grant, J. A., & Kluepfel, D. A. (2010). The role of tyloses in crown hydraulic failure of mature walnut trees afflicted by apoplexy disorder. *Tree physiology*, 30(6), 761-772.
- McElrone, A. J., Grant, J. A. and Kluepfel, D. A. (2010) The role of tyloses in crown hydraulic failure of mature walnut trees afflicted by apoplexy disorder, *Tree Physiology*, 30(6), pp. 761–772. doi: 10.1093/treephys/tpq026.
- McElrone, A. J., Sherald, J. L., & Forseth, I. N. (2001). Effects of water stress on symptomatology and growth of *Parthenocissus quinquefolia* infected by *Xylella fastidiosa*. *Plant Disease*, 85(11), 1160-1164.
- Medici, A., Laloi, M. & Atanassova, R. Profiling of sugar transporter genes in grapevine coping with water deficit. *FEBS Letters* 588, 3989–3997 (2014).
- Merdinoglu, D., Schneider, C., Prado, E., Wiedemann-Merdinoglu, S., & Mestre, P. (2018). Breeding for durable resistance to downy and powdery mildew in grapevine. *OENO one*, 52(3), 203-209.
- Merilä, J., & Hendry, A. P. (2014). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, 7(1), 1-14.

- Messer PW, Petrov DA (2013) Population genomics of rapid adaptation by soft selective sweeps. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 659–669.
- Mestre, P. F., Merdinoglu, D., Merdinoglu-Wiedemann, S., Calonnet, A., Deliere, L., & Delmotte, F. (2013). Towards a sustainable management of grapevine resistance to downy mildew.
- Mézière, D. ; C. Gary, J. Barbier, P. Rio, L. Bernos, C. Clément, N. Constant, L. Delière, D. Forget, J. Grosman, B. Molot, D.G.S. Sauvage (2009) *Ecophyto R&D: vers des systèmes de culture économes en produits phytosanitaires. Tome III, analyse comparative de différents systèmes en viticulture*. Tech. Rep. MEEDDAT-MAP-INRA, France.
- Michel M. (2016). "Réponse d'une plante pérenne aux stress abiotique et biotique, interaction entre sécheresse et oïdium de la vigne". Rapport de Master 2. AgroCampusOuest.
- Mikaberidze, A., & McDonald, B. A. (2015) Fitness cost of resistance: Impact on management. In *Fungicide Resistance in Plant Pathogens* (pp. 77-89). Springer Japan.
- Millardet, A. 1881. Notes sur les vignes américaines et opuscles divers sur le même sujet. Féret and Fils, Bordeaux.
- Mitchell, S.E., Rogers, E.S., Little, T.J. & Read, A.F. (2005). Host- parasite and genotype-by-environment interactions: temperature modifies potential for selection by a sterilizing pathogen. *Evolution*, 59, 70–80.
- Mittelheuser, C. J. and Van Steveninck, R. F. M. (1969). Stomatal closure and inhibition of transpiration induced by (RS)-abscisic acid. *Nature* 221:281-282.
- Mondello, V. et al. (2018) Grapevine Trunk Diseases: A Review of Fifteen Years of Trials for Their Control with Chemicals and Biocontrol Agents, *Plant Disease*, 102(7), pp. 1189–1217. doi: 10.1094/PDIS-08-17-1181-FE.
- Morales-Castilla, I. et al. (2020) Diversity buffers winegrowing regions from climate change losses, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(6), pp. 2864–2869. doi: 10.1073/pnas.1906731117.
- Morales-Cruz, A. et al. (2018) Closed-reference metatranscriptomics enables in planta profiling of putative virulence activities in the grapevine trunk disease complex: Transcriptomics of pathogen communities, *Molecular Plant Pathology*, 19(2), pp. 490–503. doi: 10.1111/mpp.12544.
- Morris, H., Brodersen, C., Schwarze, F. W. M. R., & Jansen, S. (2016). The parenchyma of secondary xylem and its critical role in tree defense against fungal decay in relation to the CODIT model. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01665>
- Mugnai, L., Graniti, A. and Surico, G. (1999) Esca (Black Measles) and Brown Wood-Streaking: Two Old and Elusive Diseases of Grapevines, *Plant Disease*, 83(5), pp. 404–418. doi: 10.1094/PDIS.1999.83.5.404.
- Mundt, C. C. (2002) Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annu Rev Phytopathol* 40:381–410
- Mundt, C. C. (2014). Durable resistance: a key to sustainable management of pathogens and pests. *Infection, Genetics and Evolution*, 27, 446–455.
- Mundy, D. C. A Review of the Direct and Indirect Effects of Nitrogen on Botrytis Bunch Rot in Wine Grapes. *New Zealand Plant Protection* 61 (1 August 2008): 306–10. <https://doi.org/10.30843/nzpp.2008.61.6841> .
- Mundy, D. C., and R. M. Beresford. Susceptibility of Grapes to *Botrytis Cinerea* in Relation to Berry Nitrogen and Sugar Concentration. *New Zealand Plant Protection* 60 (1 August 2007): 123–27. <https://doi.org/10.30843/nzpp.2007.60.4636> .
- Mur L.A.J., Simpson C., Kumari A., Gupta A.K., Gupta K.J. (2017) Moving nitrogen to the centre of plant defence against pathogens. *Ann. Bot.* 119: 703–709.
- Niinemets, Ü. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and management*, 260(10), 1623–1639.
- Oerke, E. C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(01), 31–43.
- Oliva, J., Stenlid, J., & Martínez-Vilalta, J. (2014). The effect of fungal pathogens on the water and carbon economy of trees: implications for drought-induced mortality. *New Phytologist*, 203(4), 1028–1035.

- Ouadi, L. et al. (2019) Ecophysiological impacts of Esca, a devastating grapevine trunk disease, on *Vitis vinifera* L., PLOS ONE, 14(9), pp. 1–20. doi: 10.1371/journal.pone.0222586.
- Pandey, P., Ramegowda, V., & Senthil-Kumar, M. (2015). Shared and unique responses of plants to multiple individual stresses and stress combinations: physiological and molecular mechanisms. *Frontiers in Plant Science*, 6, 723.
- Pariaud, B., Ravigné, V., Halkett, F., Goyeau, H., Carlier, J., & Lannou, C. (2009). Aggressiveness and its role in the adaptation of plant pathogens. *Plant Pathology*, 58(3), 409–424.
- Parker IM, Gilbert GS, 2004. The evolutionary ecology of novel plant–pathogen interactions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35, 675–700.
- Paul, R., T. Lafond, C. Müller-Graf, S. Nithiuthai, P. Brey P, and J. Koella 2004. Experimental evaluation of the relationship between lethal or non-lethal virulence and transmission success in malaria parasite infections. *BMC Evolutionary Biology* 4:30.
- Pearce, R. B. (1996) Antimicrobial defences in the wood of living trees, *New Phytologist*, 132(2), pp. 203–233. doi: 10.1111/j.1469-8137.1996.tb01842.x.
- Pedersen BS. (1998). The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* 79: 79–93.
- Peñuelas, J., Ciais, P., Canadell, J. G., Janssens, I. A., Fernández-Martínez, M., Carnicer, J., ... & Sardans, J. (2017). Shifting from a fertilization-dominated to a warming-dominated period. *Nature ecology & evolution*, 1(10), 1438–1445.
- Peressotti, E., S. Wiedemann-Merdinoglu, F. Delmotte, D. Bellin, G. Gaspero, R. Testolin, D. Merdinoglu et al. 2010. Breakdown of resistance to grapevine downy mildew upon limited deployment of a resistant variety. *BMC Plant Biology* 10:147.
- Pilet-Nayel, M. L., Moury, B., Caffier, V., Montarry, J., Kerlan, M. C., Fournet, S., ... & Delourme, R. (2017). Quantitative resistance to plant pathogens in pyramiding strategies for durable crop protection. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1838.
- Pittermann, J., Choat, B., Jansen, S., Stuart, S. A., Lynn, L., & Dawson, T. E. (2010). The relationships between xylem safety and hydraulic efficiency in the Cupressaceae: the evolution of pit membrane form and function. *Plant Physiology*, 153(4), 1919–1931.
- Po M. (2020). Impact du changement climatique sur l'environnement biotique de la vigne. Rapport de Master 2. Université Paris Créteil.
- Poland, J. A., Balint-Kurti, P. J., Wisser, R. J., Pratt, R. C., & Nelson, R. J. (2009). Shades of gray: the world of quantitative disease resistance. *Trends in plant science*, 14(1), 21–29.
- Pouzoulet, J. et al. (2013) A method to detect and quantify *Phaeoemoniella chlamydospora* and *Phaeoacremonium aleophilum* DNA in grapevine-wood samples, *Applied Microbiology and Biotechnology*, 97(23), pp. 10163–10175. doi: 10.1007/s00253-013-5299-6.
- Pouzoulet, J. et al. (2017) Xylem Vessel Diameter Affects the Compartmentalization of the Vascular Pathogen *Phaeoemoniella chlamydospora* in Grapevine, *Frontiers in Plant Science*, 8, pp. 1–13. doi: 10.3389/fpls.2017.01442.
- Pouzoulet, J. et al. (2019) Modeling of xylem vessel occlusion in grapevine, *Tree Physiology*, 39(8), pp. 1438–1445. doi: 10.1093/treephys/tpz036.
- Pouzoulet, J., Rolshausen, P. E., Charbois, R., Chen, J., Guillaumie, S., Ollat, N., ... & Delmas, C. E. (2020). Behind the curtain of the compartmentalization process: Exploring how xylem vessel diameter impacts vascular pathogen resistance. *Plant, Cell & Environment*, 43(11), 2782–2796.
- Price, J.S., Bever, J.D. & Clay, K. (2004). Genotype, environment and genotype by environment interactions determine quantitative resistance to leaf rust (*Coleosporium asterum*) in *Euthamia graminifolia* (Asteraceae). *New Phytol.*, 162, 729–743.
- Quaglia, M., Covarelli, L., & Zizzerini, A. (2009). Epidemiological survey on esca disease in Umbria, central Italy. *Phytopathologia Mediterranea*, 48(1), 84–91.
- Råberg, L. How to live with the enemy: Understanding tolerance to parasites. *PLoS Biol.* 2014, 12, e1001989.
- Reis, P. et al. (2016) Reproducing Botryosphaeria Dieback Foliar Symptoms in a Simple Model System, *Plant Disease*, 100(6), pp. 1071–1079. doi: 10.1094/PDIS-10-15-1194-RE.
- Riou, C. et al. (2016) Action plan against declining vineyards: An innovative approach, *BIO Web of Conferences*, 7. doi: 10.1051/bioconf/20160701040.

- Rogiers SY, Greer DH, Hutton RJ, Landsberg JJ. (2009). Does nighttime transpiration contribute to anisohydric behaviour in a *Vitis vinifera* cultivar? *Journal of Experimental Botany* 60, 3751-3763.
- Rosenzweig, C., Iglesias, A., Yang, X. B., Epstein, P. R., & Chivian, E. (2001). Climate change and extreme weather events-Implications for food production, plant diseases, and pests.
- Schneider, C., Onimus, C., Prado, E., Dumas, V., Wiedemann-Merdinoglu, S., Dorne, M. A., ... & Merdinoglu, D. (2018, July). INRA-ResDur: the French grapevine breeding programme for durable resistance to downy and powdery mildew. In XII International Conference on Grapevine Breeding and Genetics 1248 (pp. 207-214).
- Schultz, H. R. (2003) Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought, *Plant, Cell and Environment*, 26(8), pp. 1393-1405. doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.01064.x.
- Schultz, H.R., Jones, G.V. (2010) Climate induced historic and future changes in viticulture. *Journal of Wine Research*. 21), 137-145.
- Serra, S., Mannoni, M. A., & Ligios, V. (2008). Studies on the susceptibility of pruning wounds to infection by fungi involved in grapevine wood diseases in Italy. *Phytopathologia Mediterranea*, 47(3), 234-246.
- Shigo, A. L. (1984) Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves, *Annual Review of Phytopathology*, 22, pp. 189-214.
- Sinclair, W. A. (1965). Comparison of recent declines of white ash, oaks, and sugar maple in northeastern woodlands. *Cornell Plantations* 20:62-67.
- Slatyer R.O. (1967) *Plant-Water Relationships*. (ed.) Academic Press, Londres.
- Solla, A. and Gil, L. (2002) Xylem vessel diameter as a factor in resistance of *Ulmus minor* to *Ophiostoma novo-ulmi*, *Forest Pathology*, 32(2), pp. 123-134. doi: 10.1046/j.14390329.2002.00274.x.
- Songy, A. et al. (2019) Grapevine trunk diseases under thermal and water stresses, *Planta*, 249(6), pp. 1655-1679. doi: 10.1007/s00425-019-03111-8.
- Sperry J.S. & Hacke U.G. (2002) Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Functional Ecology*, 16, 367-378.
- Sperry JS, Tyree MT. (1988). Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology* 88(3): 581-587.
- Sperry, J. S., Donnelly, J. R. and Tyree, M. T. (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem, *Plant, Cell and Environment*, 11(1), pp. 35-40. doi: 10.1111/j.1365-3040.1988.tb01774.x.
- Spring, J. I. (2003). Expérimentation des cépages interspécifiques d'origine hongroise Bianca, Lilla et Nero en Suisse romande. *Revue Suisse de Viticulture, Arboriculture et Horticulture* 35:159-164.
- Stearns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, London.
- Stukenbrock, E. H., & McDonald, B. A. (2008). The origins of plant pathogens in agro-ecosystems. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 46, 75-100.
- Sun, Q. et al. (2013) Vascular Occlusions in Grapevines with Pierce's Disease Make Disease Symptom Development Worse, *Plant Physiology*, 161(3), pp. 1529-1541. doi: 10.1104/pp.112.208157.
- Sun, Q., Greve, L. C., & Labavitch, J. M. (2011). Polysaccharide compositions of intervessel pit membranes contribute to Pierce's disease resistance of grapevines. *Plant Physiology*, 155(4), 1976-1987. <https://doi.org/10.1104/pp.110.168807>
- Surico, G., Mugnai, L. and Marchi, G. (2006) Older and more recent observations on esca: a critical overview, *Phytopathologia Mediterranea*, 45, pp. S68-S86. doi: [http://dx.doi.org/10.14601/Phytopathol\\_Mediterr-1847](http://dx.doi.org/10.14601/Phytopathol_Mediterr-1847).
- Suzuki, N., Rivero, R. M., Shulaev, V., Blumwald, E., & Mittler, R. (2014). Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 203(1), 32-43.
- Tardieu, F., Simonneau, T. (1998) Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of experimental botany*. 49, 419-432.

- Thomas, M.B. & Blanford, S. (2003). Thermal biology in insect–parasite interactions. *Trends Ecol. Evol.*, 18, 344–350.
- Thomidis, Thomas, Eleftheria Zioziou, Stefanos Koundouras, Constantinos Karagiannidis, Ioannis Navrozidis, and Nikolaos Nikolaou. Effects of Nitrogen and Irrigation on the Quality of Grapes and the Susceptibility to Botrytis Bunch Rot. *Scientia Horticulturae* 212 (22 November 2016): 60–68. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.09.036> .
- Thrall, P. H., Bever, J. D., & Burdon, J. J. (2010). Evolutionary change in agriculture: the past, present and future. *Evolutionary applications*, 3(5-6), 405-408.
- Thrall, P., and J. Burdon (2003). Evolution of virulence in a plant host-pathogen metapopulation. *Science* 299:1735–1737.
- Torres-Ruiz, J. M. et al. (2015) Direct X-Ray Microtomography Observation Confirms the Induction of Embolism upon Xylem Cutting under Tension, *Plant Physiology*, 167(1), pp. 40–43. doi: 10.1104/pp.114.249706.
- Torres-Ruiz, J. M., Sperry, J. S. and Fernández, J. E. (2012) Improving xylem hydraulic conductivity measurements by correcting the error caused by passive water uptake, *Physiologia Plantarum*, 146(2), pp. 129–135. doi: 10.1111/j.1399-3054.2012.01619.x.
- Travadon, R., Rolshausen, P. E., Gubler, W. D., Cadle-Davidson, L., & Baumgartner, K. (2013). Susceptibility of cultivated and wild *Vitis* spp. to wood infection by fungal trunk pathogens. *Plant Disease*, 97(12), 1529-1536.
- Truscott, J.E. & Gilligan, d.. (2003). Response of a deterministic epidemiological system to a stochastically varying environment. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 100, 9067–9072.
- Turner, N. C. (1981). Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and soil*, 58(1), 339-366.
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, 11(12), 1351-1363.
- Tyree, M. T. and Zimmermann M. H. (2002) Xylem structure and the ascent of sap, Springer series in Wood science.
- Úrbez-Torres, J. R., Haag, P., Bowen, P., & O’Gorman, D. T. (2014). Grapevine trunk diseases in British Columbia: incidence and characterization of the fungal pathogens associated with esca and Petri diseases of grapevine. *Plant Disease*, 98(4), 469-482.
- Urli M, Porte AJ, Cochard H, Guengant Y, Burlett R, Delzon S (2013) Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiol* 33:672–683.
- Van Niekerk, J. M., Bester, W., Halleen, F., Crous, P. W., & Fourie, P. H. (2011). The distribution and symptomatology of grapevine trunk disease pathogens are influenced by climate. *Phytopathologia Mediterranea*, 50, S98-S111.
- Vanderplank, J.E. (1968). *Disease Resistance in Plants*. Academic Press, New York.
- Vannini, A., & Scarascia Mugnozza, G. (1991). Water stress: a predisposing factor in the pathogenesis of *Hypoxylon mediterraneum* on *Quercus cerris*. *European Journal of Forest Pathology*, 21(4), 193-201.
- Vannini, A., Paganini, R., & Anselmi, N. (1996). Factors affecting discharge and germination of ascospores of *Hypoxylon mediterraneum* (De Not.) Mill. *European journal of forest pathology*, 26(1), 12-24.
- Walker, P.T. (1983) Crop losses: the need to quantify the effects of pests, diseases and weeds on agricultural production. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 9, 119-158.
- Wall, G.W., Garcia, R.L., Kimball, B.A., Hunsaker, D.J., Pinter, P.J. Jr, Long, S.P., et al. (2006) Interactive Effects of Elevated Carbon Dioxide and Drought on Wheat. *Agronomy Journal*. 98, 354–381.
- Wang M., Sun Y.M., Gu Z.C., Wang R.R., Sun G.M., Zhu C., et al. . (2016) Nitrate protects cucumber plants against *Fusarium oxysporum* by regulating citrate exudation. *Plant Cell Physiol*. 57: 2001–2012.
- Wang, M., Gu, Z., Wang, R., Guo, J., Ling, N., Firbank, L. G., & Guo, S. (2019). Plant primary metabolism regulated by nitrogen contributes to plant–pathogen interactions. *Plant and Cell Physiology*, 60(2), 329-342.

- Wastie, R.L. (1991) Breeding for resistance. In: *Phytophthora Infestans: the Cause of Late Blight of Potato*, Vol. 7 (Ingram, D.S. and Williams, P.H., eds), pp. 193–224. San Diego, CA: Academic Press.
- White, C. L., Halleen, F. and Mostert, L. (2011) Symptoms and fungi associated with esca in South African vineyards, *Phytopathologia Mediterranea*, 50, pp. S236–S246.
- Winfree, R., Bartomeus, I., & Cariveau, D. P. (2011). Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 1.
- Wood, S. A., & Mendelsohn, R. O. (2015). The impact of climate change on agricultural net revenue: a case study in the Fouta Djallon, West Africa. *Environment and Development Economics*, 20(1), 20-36.
- Xhaard, C., Fabre, B., Andrieux, A., Gladieux, P., Barres, B., Frey, P., & Halkett, F. (2011). The genetic structure of the plant pathogenic fungus *Melampsora larici-populina* on its wild host is extensively impacted by host domestication. *Molecular Ecology*, 20(13), 2739-2755.
- Yadeta, K. A., & Thomma, B. P. (2013). The xylem as battleground for plant hosts and vascular wilt pathogens. *Induced plant responses to microbes and insects*, 110.
- Yordanov, I., Velikova, V., & Tsonev, T. (2000). Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica*, 38(2), 171-186.
- Zanne, A. E., Abarenkov, K., Afkhami, M. E., Aguilar-Trigueros, C. A., Bates, S., Bhatnagar, J. M., ... & Treseder, K. K. (2020). Fungal functional ecology: Bringing a trait-based approach to plant-associated fungi. *Biological Reviews*, 95(2), 409-433.
- Zhan, J., Thrall, P. H., & Burdon, J. J. (2014). Achieving sustainable plant disease management through evolutionary principles. *Trends in plant science*, 19(9), 570-575.
- Zhang, H., Li, W., Adams, H. D., Wang, A., Wu, J., Jin, C., ... & Yuan, F. (2018). Responses of woody plant functional traits to nitrogen addition: a meta-analysis of leaf economics, gas exchange, and hydraulic traits. *Frontiers in plant science*, 9, 683.
- Zufferey V, Cochard H, Ameglio T, Spring JL, Viret O (2011) Diurnal cycles of embolism formation and repair in petioles of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Chasselas). *Journal of Experimental Botany* 62: 3885-3894.
- Zufferey, V., Spring, J. L., Verdenal, T., Dienes, A., Belcher, S., Lorenzini, F., ... & Viret, O. (2017). The influence of water stress on plant hydraulics, gas exchange, berry composition and quality of Pinot Noir wines in Switzerland. *Oeno One*, 51(1).
- Zufferey, V., Verdenal, T., Dienes, A., Belcher, S., Lorenzini, F., Koestel, C., ... & Spring, J. L. (2018). The impact of plant water status on the gas exchange, berry composition and wine quality of Chasselas grapes in Switzerland: Impacts of water stress on grapevine physiology. *Oeno One*, 52(4).