



HAL
open science

Réponse d'une plante pérenne aux stress abiotique et biotique, interaction entre sécheresse et oïdium de la vigne

Marion Michel

► **To cite this version:**

Marion Michel. Réponse d'une plante pérenne aux stress abiotique et biotique, interaction entre sécheresse et oïdium de la vigne. Sciences agricoles. 2016. dumas-01405145

HAL Id: dumas-01405145

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01405145>

Submitted on 29 Nov 2016

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 de stage

Présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur en horticulture, option Inter-Etablissement
Protection des Plantes et Environnement

Sur le thème

**Réponse d'une plante pérenne aux stress abiotique et biotique, interaction
entre sécheresse et oïdium de la vigne**

Par

Marion MICHEL

Ecole de rattachement : Agrocampus-Ouest

Stage réalisé à : l'UMR Santé et Agroécologie du Vignoble
INRA Bordeaux Aquitaine
71 avenue Edouard Bourlaux
33883 Villenave d'ornon

Sous la Direction de :
Dr. Chloé Delmas

Soutenu le 27 septembre 2016 à Montpellier, devant le jury composé de :

Présidente : Claire Neema
Membres : Christophe Le May
Lilian Gout
Nicolas Constant



Titre : Réponse d'une plante pérenne aux stress abiotique et biotique, interaction entre sécheresse et oïdium de la vigne

Les changements climatiques à venir risquent-ils d'impacter l'interaction entre plantes et agents pathogènes, et de quelle manière ? Dans cette étude, les réponses de la vigne (*Vitis vinifera*) sous l'effet conjugué de la sécheresse et de l'agent pathogène responsable de l'oïdium, *Erysiphe necator*, ont été étudiées en conditions contrôlées. Le cépage sensible Cabernet sauvignon et la variété partiellement résistante Regent ont été soumis à des niveaux hydriques d'intensité croissante : absence de contrainte (irrigation normale), sécheresse modérée et sécheresse sévère. L'épidémie d'oïdium, inoculé sur feuilles une fois le stress hydrique avéré, a été observée pendant deux semaines.

L'état physiologique de la plante a été suivi continuellement par des mesures du potentiel hydrique foliaire de base, de transpiration, de conductance stomatique et de croissance. Cette étude a permis de démontrer (i) que la sécheresse par ses effets significatifs sur la physiologie de la vigne (chute du potentiel de base, de la transpiration et de la croissance), a diminué significativement l'impact de l'oïdium, que le cépage utilisé soit sensible ou résistant, (ii) que l'infection a affecté la physiologie de la vigne lorsque celle-ci n'était pas soumise à la sécheresse et (iii) qu'en condition de sécheresse, l'infection n'a pas amplifié l'effet négatif de la sécheresse sur la physiologie de la vigne.

Mots clés : stress hydrique, *Erysiphe necator*, vigne, changement climatique, résistance, transpiration.

Title: Response of a perennial plant to abiotic and biotic stresses, drought and grapevine powdery mildew interaction.

The increase in intensity and frequency of drought events due to climate change are expected to happen. This may affect both plant physiology and plant-pathogen interaction. In this study, grapevines responses to the combined effect of drought and powdery mildew foliar pathogen, *Erysiphe necator*, were investigated under controlled conditions. The susceptible Cabernet sauvignon cultivar and the partially resistant Regent variety were subjected to drought by withholding irrigation three weeks and two weeks before inoculation. Three different levels of water stress were obtained: no constraint (well-watered plants), mild drought and severe drought. Powdery mildew was then inoculated on grapevine leaves when plants were stressed enough (drop in predawn water potential comparing to well-watered plants). Infection efficiency and lesion size of powdery mildew were monitored for two weeks.

Measurements of predawn leaf water potential, whole plant transpiration, stomatal conductance and growth were continuously realized to monitor plant physiology. This study demonstrated that (i) drought had significant effects on grapevine physiology (reducing predawn water potential down to -2 MPa for Cabernet sauvignon and -1.6 MPa for Regent, transpiration and growth) and decreased significantly powdery mildew infection for both resistant and susceptible cultivars, (ii) powdery mildew affected the physiology of irrigated grapevines (decreasing stomatal conductance and transpiration) and (iii) under drought stress conditions, powdery mildew did not amplify the negative effect of drought on plant physiology.

Keywords: water stress, *Erysiphe necator*, grapevine, climate change, resistance, transpiration.

AUTORISATION DE DIFFUSION DU MEMOIRE

1. Identification du rapport et de l'auteur

Nom et Prénom de l'auteur : Marion Michel

Titre du mémoire : Réponse d'une plante pérenne aux stress abiotique et biotique : interaction entre sécheresse et oïdium de la vigne

Ecole d'inscription : Agrocampus-ouest

2. Autorisation de diffusion par l'Auteur

Par la présente, je déclare être titulaire du droit d'auteur pour le mémoire mentionné ci-dessus. J'autorise sans limitation de temps la Bibliothèque à diffuser ce mémoire dans un format électronique adapté et à effectuer toutes éventuelles modifications techniques nécessaires à une amélioration de la diffusion (modification du format) Si ce mémoire est confidentiel, la confidentialité sera respectée dans les mêmes conditions pour les exemplaires électroniques que pour les exemplaires papiers.

Signature de l'Auteur :



Date : 07/09/2016

3. Autorisation de diffusion par le Maître de stage

J'autorise par la présente l'auteur à diffuser le mémoire mentionné ci-dessus:

Intranet	<input checked="" type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON	Prêt	<input checked="" type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON
Internet	<input checked="" type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON	Prêt entre bibliothèques	<input checked="" type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON
Après une période de confidentialité	<input type="radio"/> OUI	<input checked="" type="radio"/> NON	Résumé diffusable	<input checked="" type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON
	Durée:				
Consultation en bibliothèque	<input checked="" type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON	Reproduction	<input checked="" type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON

Signature du Maître de stage:



Date : 07/09/2016

4. Autorisation de diffusion par le Tuteur

J'autorise par la présente l'auteur à diffuser le mémoire mentionné ci-dessus:

Intranet	<input type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON	Prêt	<input type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON
Internet	<input type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON	Prêt entre bibliothèques	<input type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON
Après une période de confidentialité	<input type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON	Résumé diffusable	<input type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON
	Durée:				
Consultation en bibliothèque	<input type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON	Reproduction	<input type="radio"/> OUI	<input type="radio"/> NON

Signature du tuteur enseignant:

Date:

CONCLUSIONS:

Confidentialité absolue: OUI

Durée exigée:

NON

Le Responsable de l'Option PPE

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Chloé Delmas, ma maitre de stage, de m'avoir chaleureusement accueillie en tant que stagiaire au sein de l'unité Santé et Agroécologie du Vignoble. Merci pour sa bonne humeur pendant le travail, l'enrichissement scientifique de ce stage, les conseils et l'aide apportés tout au long de ces six mois. Mer ci également pour le temps consacré à la relecture de ce mémoire.

Un grand merci à toutes les personnes de l'INRA qui nous ont aidées lors des journées de manipulations et de mesures en serre : Isabelle Demeaux, Sylvie Richart Cervera, Carole Couture et les autres.

Merci à Dominique Blancart pour le partage de son savoir dans la classification des agents pathogènes pour la synthèse bibliographique.

Merci à Marie-Cécile Dufour d'avoir donné autant de son temps pour ses explications sur les qRT-PCR.

Merci à l'ensemble du personnel de l'unité d'avoir rendu ce stage tellement agréable.

Et une pensée particulière pour tous les stagiaires dont la bonne humeur était contagieuse.

Et enfin, un merci à celui qui partage ma vie et pour ses conseils littéraires avisés.

Table des matières

Introduction	7
Synthèse bibliographique	9
I.Stress abiotique et biotique	9
1.Un stress abiotique : la sécheresse	9
a.Projections climatiques pour le XXIème siècle	9
b.La sécheresse	9
c.Mesure du potentiel hydrique de la plante	9
d.Réponse de la vigne à la sécheresse	10
2.Interactions entre un stress abiotique (sécheresse) et un stress biotique (agent pathogène)	10
II.Le pathosystème <i>Vitis vinifera-Erysiphe necator</i>	12
1. <i>Vitis vinifera</i> (la vigne)	12
2. <i>Erysiphe necator</i> (agent causal de l'oïdium)	12
a.Présentation	12
b.Développement	13
c.Impact sur la vigne	13
Matériels et méthodes	14
I.Matériel végétal et conditions de culture	14
II.Traitement hydrique	14
III.Matériel fongique et inoculation	14
IV.Plan d'expérience	15
V.Collection des données	15
VI.Analyses statistiques	16
Résultats	18
I.Le stress hydrique	18
II.Développement de l'oïdium de la vigne au cours du temps	18
III.Effets du stress hydrique sur les symptômes d'oïdium de la vigne à 17 jours post inoculation	19
IV.Effets de l'oïdium et de la sécheresse sur la physiologie de la vigne	19
1.La croissance	19
2.La transpiration	20
3.La conductance stomatique maximale des plantes irriguées	20
Discussion	21
I.Réponses de la vigne à la sécheresse	21
II.Impact de la sécheresse sur le développement de l'oïdium	21
III.Effets concomitants de l'oïdium et de la sécheresse sur la vigne	23
Conclusion	24
Bibliographie	25
Annexe	

Index des illustrations

- Figure 1 : Changement des températures et des précipitations en Europe.
- Figure 2 : Graphiques résumant les données issues de la revue sur les effets d'un stress hydrique sur les maladies des plantes — champignons vrais et oomycètes.
- Figure 3 : Symptôme d'oïdium sur Cabernet sauvignon.
- Figure 4 : Reproduction de la règle utilisée pour mesurer la taille des lésions d'oïdium.
- Figure 5 : Évolution temporelle du potentiel hydrique foliaire de base.
- Figure 6 : Évolution temporelle de l'efficacité d'infection totale de l'oïdium en fonction du stress hydrique.
- Figure 7 : Effet d'un stress hydrique sur l'efficacité moyenne d'infection de l'oïdium et sur la taille des lésions 17 jours après l'inoculation.
- Figure 8 : Effet d'un stress hydrique sur le pourcentage de lésions jaunes et/ou nécrotiques 17 jours après l'inoculation.
- Figure 9 : Effet du stress hydrique et de l'oïdium sur la croissance des rameaux entre le jour 14 et le jour 35.
- Figure 10 : Évolution périodique de la transpiration des vignes.
- Figure 11 : Conductance stomatique maximale des vignes irriguées saines et inoculées.

Index des tables

- Tableau I : Effet de la sécheresse sur l'efficacité d'infection totale de l'oïdium et sur la taille des lésions à 7, 10, 14 et 17 jours post inoculation.

Abréviations

Ψ_{base}	Potentiel de base
ABA	Acide abscissique
CS	Cabernet sauvignon
E	Transpiration
GIEC	Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat
Gs max	Conductance stomatique maximale
HR	Réponse hypersensible
I	Irrigué
INRA	Institut National de la Recherche Agronomique
JPI	Jours post inoculation
OIV	Organisation internationale de la vigne et du vin
PAR	Rayonnement photosynthétique actif
QTL	Locus de caractères quantitatifs
RE	Regent
rH	Humidité relative
SAVE	Santé et Agroécologie du Vignoble
SM	Sécheresse modérée
SS	Sécheresse sévère
UMR	Unité mixte de recherche

Introduction

La vigne est cultivée par l'homme depuis plus de 7 000 ans. Un rapport de l'Organisation Internationale de la vigne et du vin (OIV), présentant la situation viticole de l'année 2014, estime que les vignobles s'étendent sur 7,5 millions d'hectares à travers le monde. En Europe, la viticulture joue un rôle aussi bien économique que social et culturel.

La majorité des cépages utilisés, dérivés de l'espèce *Vitis vinifera* L. d'origine eurasienne, sont très sensibles aux agents pathogènes provenant d'Amérique du nord tels que l'oïdium, le mildiou ou le black rot (Qiu *et al.* 2015). Le champignon ascomycète *Erysiphe necator* Schweinitz (synonyme : *Uncinula necator* (Schwein.) Burrill), biotrophe foliaire et agent causal de l'oïdium de la vigne, a été introduit accidentellement en Europe dans les années 1850 causant dans les vignobles français la perte de 70% des récoltes (Corio-Costet 2007).

L'oïdium, aujourd'hui présent partout où des vignes sont cultivées, a entraîné une modification des pratiques viticoles, notamment par la mise en place de traitements soufrés et de méthodes prophylactiques visant à limiter le risque d'apparition de la maladie. La lutte contre les stress biotiques causés par l'oïdium et le mildiou concentre aujourd'hui à elle seule 80% des produits phytosanitaires (fongicides) utilisés sur la vigne.

Mais au champ, les vignes ne subissent pas uniquement des stress liés aux maladies, elles sont également soumises à des stress abiotiques tels que la sécheresse. Ces deux stress, biotique et abiotique, affecteront la croissance et la physiologie de la plante et donc la production viticole. Dans les années à venir, le changement climatique risque d'augmenter l'occurrence et l'intensité des sécheresses (Christensen *et al.* 2007). Or, la sécheresse est un stress abiotique des plus importants car elle peut avoir des effets non seulement sur la plante cultivée mais aussi sur les interactions entre la plante et ses agents pathogènes.

Sur une plante, l'effet simultané d'un stress hydrique et de l'infection par un agent pathogène peut mener à deux résultats différents : soit les deux stress agissent de manière *synergique* et entravent la croissance et le développement de la plante (Mayek-Perez *et al.* 2002), soit ils agissent de façon *antagoniste* en augmentant la tolérance de la plante vis-à-vis des agents pathogènes (Achuo *et al.* 2006).

Étudier les effets concomitants des périodes de sécheresse et de maladie sur la productivité des cultures devient donc d'une grande importance dans le contexte de changements climatiques.

Selon une recherche bibliographique menée au cours de ce stage, 62 études ont été publiées à ce jour qui concernent l'impact de la sécheresse sur les maladies cryptogamiques. Un grand nombre d'entre elles portent sur les maladies du bois, 5 publications seulement font références à des oïdiums divers et à la rouille (Ayres 1977 ; Bethenod *et al.* 2001 ; Wiese *et al.* 2004 ; Achuo *et al.* 2006 ; Enright & Cipollini 2011). Aucune ne porte spécifiquement sur l'oïdium de la vigne. En possession d'aussi peu de matériel, il devient primordial d'étudier les réponses des plantes aux biotrophes foliaires et au stress hydrique.

Dans cette perspective, l'UMR Santé et Agroécologie du Vignoble de l'INRA de Bordeaux (SAVE) coordonne le projet VIVALDI¹ ayant pour objectif d'étudier la vulnérabilité des vignobles aux stress

¹ LabEx COTE, Université de Bordeaux

multiples (sécheresse et pathogènes foliaires) dans le contexte du changement climatique. La finalité du projet est plus précisément d'apporter des éléments de compréhension sur la capacité d'adaptation des maladies de la vigne au changement climatique et d'identifier des cépages appropriés à la viticulture durable.

Le stage à la base du présent mémoire s'inscrit dans le cadre de ce projet VIVALDI et a pour objectif de conduire une étude sur la réponse de la vigne à l'effet conjugué de la sécheresse et de l'oïdium.

Cette étude doit permettre de s'interroger sur la vulnérabilité de la vigne face à des stress multiples :

– par l'évaluation de l'effet de la sécheresse sur la relation entre la vigne et un agent pathogène foliaire : l'oïdium. La sécheresse augmente-t-elle ou diminue-t-elle le développement de l'oïdium de la vigne ?

– par l'évaluation de l'effet de l'association de la sécheresse et de l'oïdium sur la physiologie de la vigne. La maladie amplifie-t-elle la vulnérabilité de la vigne à la sécheresse ?

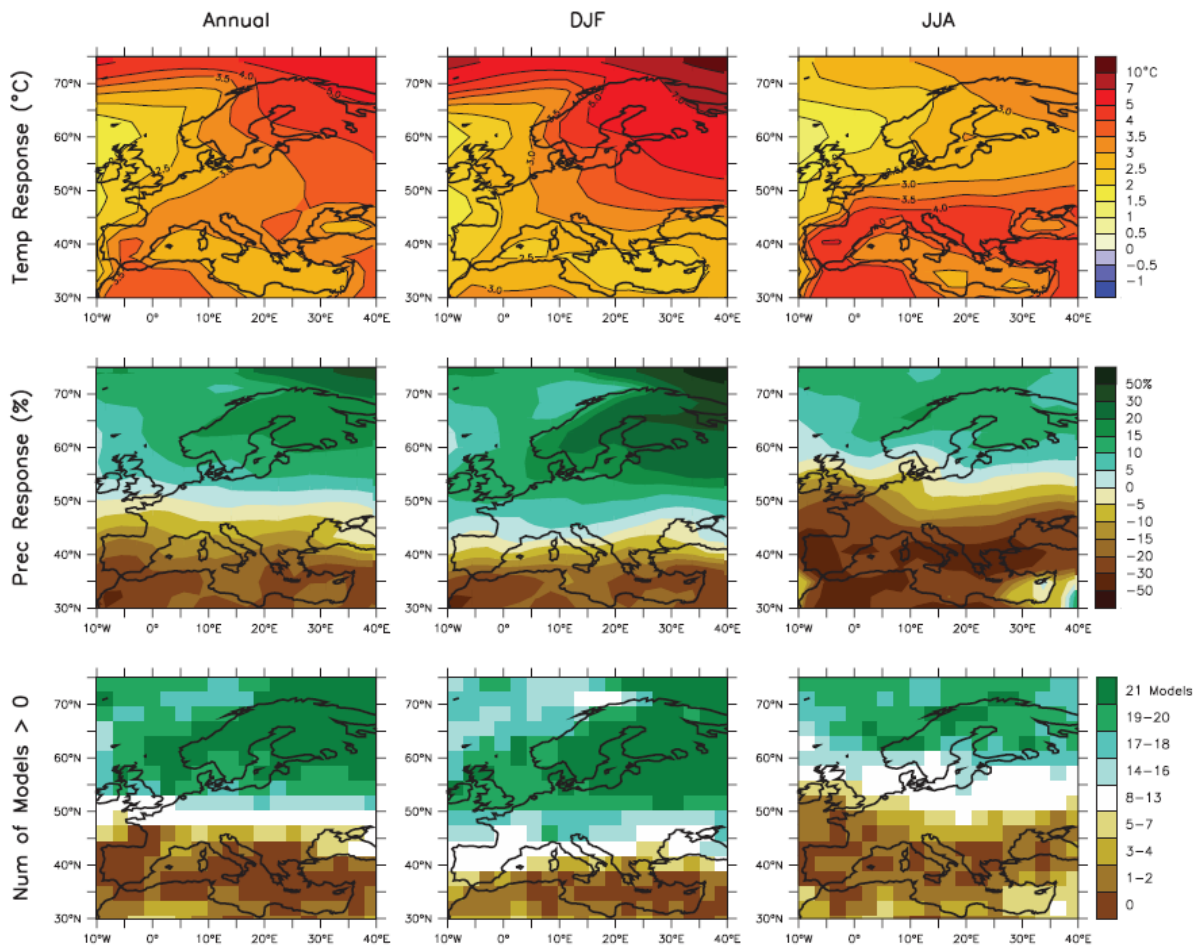


Figure 1 : Changement des températures et des précipitations en Europe. Rangée supérieure et centrale : moyenne annuelle, DJF (décembre-janvier-février) et JJA (juin-juillet-août) des changements de température (rangée supérieure) et des variations de précipitation (rangée centrale) entre 2080-2099 et 1980-1999. Rangée inférieure : nombre de modèles sur 21 projetant une augmentation des précipitations. Source : Christensen *et al.* 2007.

Synthèse bibliographique

I. Stress abiotique et biotique

Deux types de stress peuvent affecter les plantes : (i) des stress *biotiques* causés par des organismes vivants (champignons, bactéries, virus, nématodes, insectes, etc.) et (ii) des stress *abiotiques* dus à des facteurs environnementaux tels que la sécheresse, le gel, les déficiences en nutriment, le vent, etc.

Avec le changement climatique, l'appauvrissement en eau et l'augmentation des températures risquent d'affecter la production des agrosystèmes. Il est donc important de pouvoir anticiper les effets d'une sécheresse prolongée sur le développement des plantes et leur interaction avec les agents pathogènes.

1. Un stress abiotique : la sécheresse

a. Projections climatiques pour le XXIème siècle

À partir de scénarios émis par le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC), des projections du climat européen ont pu être modélisées. Le contraste des moyennes pluviométriques entre le nord et le sud européens risque d'augmenter dans le siècle à venir (fig. 1). La moyenne annuelle des précipitations dans le sud de l'Europe entre 2080-2099 serait de 4% à 27% plus faible que celle de la période 1980-1999. Quant aux températures estivales, l'Europe du sud serait confrontée, d'ici 2080-2099, à une augmentation de 2.2°C à 5.1°C selon les zones par rapport à la moyenne de 1980-1999 (Christensen et al. 2007).

b. La sécheresse

La sécheresse n'est pas à confondre avec l'*aridité* qui est une caractéristique *permanente* du climat. La sécheresse est une anomalie *temporaire* qui se caractérise par un manque d'eau *relatif*. Une région peut être sèche ou humide mais la sécheresse a lieu à un endroit donné au cours d'une période donnée. Par exemple, le désert du Sahara n'a pas assez d'eau mais il reçoit sa juste quantité d'eau. Le désert du Sahara n'est pas en état de sécheresse. Il ne connaît cet état qu'à l'occasion de périodes particulièrement sèches. À l'inverse, des endroits humides, tels que les forêts tropicales, expérimentent aussi des sécheresses lorsqu'il y a un été inhabituellement sec (Wilhite & Buchanan-Smith 2005 ; Kolb et al. 2016).

c. Mesure du potentiel hydrique de la plante

Le *potentiel hydrique* définit l'état de sécheresse de la plante. Il s'exprime comme le potentiel chimique de l'eau dans un système comparé au potentiel chimique de l'eau pure à température et pression atmosphérique identique (Lambers et al. 2008). Pour déterminer le potentiel hydrique, la chambre à pression est une méthode fiable (Scholander et al. 1965). Elle permet notamment de mesurer les valeurs du potentiel hydrique foliaire de base (Ψ_{base}). Quand la transpiration de la plante est faible, comme durant la nuit, le potentiel hydrique de la plante est en équilibre avec celui du sol. Plus le sol est sec, plus le potentiel hydrique du sol et donc de la plante sera négatif.

d. Réponse de la vigne à la sécheresse

Une des réponses physiologiques des plantes à la sécheresse consiste à limiter les pertes en eau par la diminution de leur transpiration via la fermeture de leurs stomates (Medrano *et al.* 2003 ; Escalona *et al.* 2015), ce qui limiterait l'embolie des vaisseaux du xylème.

La transpiration, au niveau des feuilles, est le passage de l'eau de l'état liquide à l'état vapeur grâce à l'énergie solaire. Selon la théorie de tension-cohésion, cette évaporation abaisse le potentiel hydrique foliaire et provoque un mouvement de l'eau des vaisseaux du xylème vers les cellules transpirantes. La pression dans le xylème devient alors négative et cette tension est transmise depuis les feuilles jusqu'aux racines le long de la colonne d'eau du xylème (ou continuité hydraulique). Le potentiel hydrique des racines diminue en conséquence et jusqu'à devenir inférieur au potentiel hydrique du sol. Cela permet, en réaction, un influx d'eau du sol vers les racines puis des racines jusqu'aux feuilles transpirantes. C'est ce qu'on appelle le *continuum sol-plante-atmosphère* (Tyree 1997 ; Steudle 2001).

Lors d'un épisode de sécheresse, si la transpiration n'était pas contrôlée par les stomates de la feuille, la tension dans les vaisseaux du xylème augmenterait fortement jusqu'à l'embolie. En effet, les parois des vaisseaux présentent à intervalles réguliers des membranes poreuses, et lorsque les vaisseaux du xylème atteignent une tension critique, des bulles d'air pénètrent via les pores dans l'élément conducteur, rompant ainsi la colonne d'eau. Les vaisseaux ainsi embolisés ne peuvent plus transporter d'eau jusqu'aux feuilles — et autres tissus —, entraînant la dessiccation de ces tissus. Cette embolie peut conduire à la mort de la plante (Sperry & Tyree 1988 ; Vilagrosa *et al.* 2012).

Chez la vigne, la première réponse à la contrainte hydrique consiste à ralentir sa croissance par arrêt de la division cellulaire (Cramer *et al.* 2007 ; Vincent *et al.* 2007 ; Cramer *et al.* 2013). La surface foliaire est amoindrie et la formation de nouvelles feuilles s'interrompt en cas de prolongation du stress (Lovisolo & Schubert 1998 ; Vincent *et al.* 2007 ; Escalona *et al.* 2012). Cela permet de limiter la surface d'évaporation de l'eau.

De plus, les vignes en stress hydrique voient leur conductance stomatique fortement diminuer par rapport aux vignes irriguées (Lovisolo & Schubert 1998 ; Escalona *et al.* 2012 ; Cramer *et al.* 2013). La fermeture des stomates permet de réduire la perte d'eau par transpiration et, en contrepartie, la photosynthèse nette de la vigne baisse (Escalona *et al.* 2012 ; Cramer *et al.* 2013) entraînant un gain de carbone 39% à 55% plus faible via la photosynthèse (Escalona *et al.* 2012).

2. Interactions entre un stress abiotique (sécheresse) et un stress biotique (agent pathogène)

Il existe 3 types d'interactions entre la sécheresse et les maladies des plantes : (i) un effet direct de la sécheresse sur les agents pathogènes (Cook & Papendick 1972 ; Luard & Griffin 1981 ; Vannini & Scarascia Mugnozza 1991 ; Vannini *et al.* 1996), (ii) des effets via les interactions communautaires (Malajczuk & Theodorou 1979 ; Redfern & Stenlid 1998), et (iii) des effets antagonistes ou synergiques sur la physiologie de l'hôte, auxquels nous nous intéresserons dans ce mémoire : il s'agit du concept de *prédisposition* et de *stress multiples*.

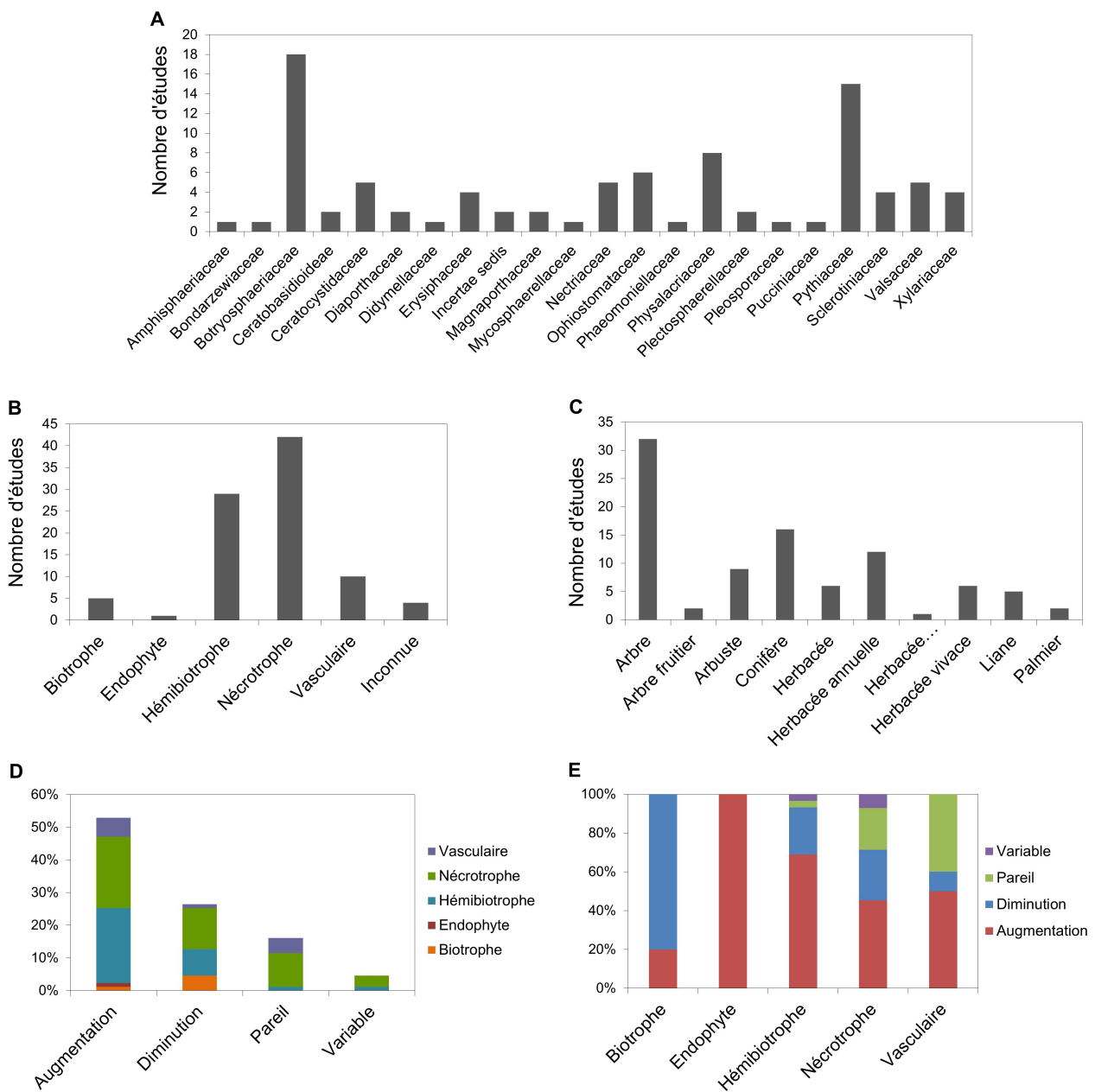


Figure 2 : Graphiques résumant les données issues de la revue sur les effets d'un stress hydrique sur les maladies des plantes — champignons vrais et oomycètes. A : Familles auxquelles appartiennent les agents pathogènes. B : Relation trophique entre l'agent pathogène et son hôte. C : Nature des plantes étudiées. D : Effet du stress hydrique sur le développement de la maladie. E : Proportion des variations de l'effet du stress hydrique sur le développement de la maladie en fonction de la relation trophique entre l'agent pathogène et la plante.

Encadré : les effets d'un stress hydrique sur les maladies des plantes

Une synthèse bibliographique de toutes les publications concernant les effets d'un stress hydrique sur les maladies des plantes, champignons vrais et oomycètes, a été effectuée durant le stage (cf. annexe).

Mots clés utilisés : predisposition, drought, soil moisture, canker, rusts, mildew, water stress, disease, ascomycetes, oomycetes.

Ainsi, 62 articles ont été répertoriés représentant au total 91 pathosystèmes différents. Les 2 familles prédominantes d'agents pathogènes dans ces études sont les Botryosphaeriaceae (Ascomycètes) et les Pythiaceae (Oomycètes) (fig. 2A).

La plupart des agents pathogènes étudiés sont des nécrotrophes (45,2%) et des hémibiotrophes (31,9%) (fig. 2B) s'attaquant en majorité aux arbres forestiers (52,8% des espèces végétales étudiées) (fig. 2C). Il existe seulement 5 travaux effectués sur des organismes biotrophes comme l'oïdium de la vigne.

L'analyse de cette synthèse montre que dans 51% des cas le stress hydrique engendre une augmentation de la maladie et dans 26% des cas la maladie diminue avec la contrainte hydrique (fig. 2D).

En fonction du type d'interaction (fig. 2E), on remarque que :

- pour les *hémibiotrophes* (agents de chancre, agents maculicoles...), dans 66,7% des pathosystèmes, le stress hydrique accroît la maladie. Les symptômes sont réduits dans 23,3% des cas ;

- les résultats sont plus contrastés en ce qui concerne les *nécrotrophes* (agents de chancre, agents de pourriture racinaire...). L'augmentation de la maladie avec le stress hydrique prédomine mais de manière moins forte que pour les hémibiotrophes avec 45,2% des cas. Dans 26,2% des pathosystèmes, le stress hydrique diminue la maladie et 21,4% ne montre aucun effet du stress sur le développement de l'agent pathogène ;

- concernant les *biotrophes* (rouilles et oïdiums), sur les 5 études publiées, une seule montre une augmentation des symptômes quand la plante est en état de stress hydrique, tandis que les 4 autres présentent une diminution de la maladie.

Le concept de *prédisposition* des plantes aux maladies a été développé par Schoeneweiss (1975). La prédisposition est le résultat d'un stress abiotique qui, en s'exerçant sur une plante hôte avant même l'infection, va augmenter la sensibilité de cette plante à l'agent pathogène.

Deux mécanismes peuvent expliquer la prédisposition :

- les tissus en stress hydrique stimuleraient le développement des agents pathogènes. Par exemple, le métabolisme des glucides est très sensible à l'état hydrique de la plante (Wargo 1996). En cas de sécheresse, la teneur en amidon diminue substantiellement ce qui provoque une chute du taux de saccharose et une augmentation du glucose et du fructose dans les racines. Or, le glucose stimule la croissance de certains champignons pathogènes, comme l'*Armillaria* (Wargo 1996) ;

– les plantes affectées par la sécheresse verraient leurs mécanismes de défense altérés, augmentant ainsi leur sensibilité. Les peupliers faux tremble, par exemple, produisent en condition de stress hydrique moins de composés antifongiques, les rendant sensible au champignon pathogène *Entoleuca mammata* (Wahlenberg) J.D. Rogers & Y.M. Ju (Kruger & Manion 1994).

Il est probable que les stress multiples — la combinaison de stress biotique et abiotique — aient des effets délétères additifs et conduiraient plus rapidement à l'épuisement de la plante. Par exemple, chez l'orme *Ulmus minor* Miller, le stress hydrique ou l'agent responsable de la graphiose de l'orme, *Ophiostoma novo-ulmi* Brasier, peuvent provoquer la cavitation des vaisseaux jusqu'au flétrissement total de la plante (Solla & Gil 2002). Les auteurs Solla & Gil suggèrent que l'effet combiné du stress hydrique et d'*Ophiostoma novo-ulmi* cause des dépérissements foliaires plus importants que ceux engendrés par chacun des deux facteurs séparément.

Il est à noter que les stress multiples ont été très peu expérimentés sur les champignons biotrophes foliaires et sur la vigne (cf. encadré).

II. Le pathosystème *Vitis vinifera*-*Erysiphe necator*

1. *Vitis vinifera* (la vigne)

La famille des Vitaceae inclut les plantes du genre *Vitis*, *Cissus*, *Parthenocissus* et *Ampelopsis*. De nombreux cépages de *Vitis vinifera*, l'espèce de *Vitis* domestiquée pour la production de raisin, sont cultivés mais restent sensibles à de nombreux agents pathogènes, notamment ceux importés avec les vignes américaines au XIX^{ème} siècle. En particulier, la majorité des cépages utilisés dans les vignobles français sont très sensibles à l'oïdium de la vigne. La lutte contre cette maladie nécessite l'application d'une grande quantité de fongicides entraînant des risques pour l'environnement et la santé humaine. Un moyen de limiter l'utilisation de ces fongicides est de développer des cépages résistants et produisant néanmoins des grappes de bonne qualité.

Pour cela, des gènes de résistance issus d'espèces américaines et asiatiques de *Vitis* ont été introgressés dans le pool génétique de *Vitis vinifera* afin d'obtenir des cultivars résistants et préservant la qualité des baies (Akkurt 2007). L'un de ces cultivars est le cultivar Regent, un hybride interspécifique partiellement résistant à l'oïdium et au mildiou. Ce cépage est principalement planté en Allemagne et en Suisse depuis 17 ans. Il représente 1,94% des vignobles en Allemagne (Vitis International Variety Catalogue : www.vivc.de).

2. *Erysiphe necator* (agent causal de l'oïdium)

a. Présentation

Erysiphe necator, parasite de la vigne responsable de l'oïdium, est un champignon ascomycète et un biotrophe obligatoire : il dépend entièrement des cellules de son hôte pour réaliser son cycle de vie complet (Qiu et al. 2015). C'est un parasite pour les plantes de la famille des Vitaceae (Gadoury et al. 2012).



Figure 3 : Symptôme d'oidium sur Cabernet sauvignon. Source : Sylvie Richart Cervea.

Erysiphe necator peut infecter tous les organes herbacés de son hôte : feuilles, grappes, rameaux, inflorescences, rachis. Sa présence sur les organes infestés se reconnaît visuellement à un feutrage blanc poussiéreux correspondant aux conidies (fig. 3). Les feuilles fortement affectées entrent généralement en sénescence : elles développent des taches nécrotiques et chutent prématurément (Gadoury et al. 2012).

b. Développement

Lorsqu'une conidie d'*E. necator* atterrit sur l'épiderme d'un tissu photosynthétique de la plante hôte, elle germe et pénètre à l'intérieur des cellules épidermiques. Via un haustorium, structure facilitant la dynamique des échanges moléculaires entre l'hôte et l'agent pathogène, le champignon va prélever des hexoses, des acides aminés, des vitamines et d'autres nutriments tout en sécrétant des protéines pour annihiler les défenses de la plante. Si l'établissement de l'haustorium et l'absorption des nutriments réussissent, le champignon continue de se propager à la surface des organes par émission d'hyphe, le mycélium (Qiu et al. 2015).

Le mycélium produit également des conidiophores à l'extrémité desquels se forment des spores en chaîne : les conidies. La sporulation du champignon a lieu 5 à 25 jours après la germination. Les spores sont libérées et débutent un nouveau cycle d'infection (Qiu et al. 2015). Sans traitements préventifs de la plante, *E. necator* se propage très rapidement dans le vignoble et ravage toutes les grappes de raisins grâce au développement polycyclique de ses conidies.

c. Impact sur la vigne

Erysiphe necator a de nombreux impacts délétères sur la vigne, il va notamment compromettre les rendements et la qualité des vins (Calonnec et al. 2004). Un autre effet à long terme de sa présence est la baisse de la résistance de la vigne au froid : la survie des bourgeons est diminuée sur les ceps infectés (Pool et al. 1984).

Au niveau cellulaire, l'oïdium peut, comme la sécheresse, diminuer la transpiration de la vigne. Les tissus infectés par le champignon pathogène peuvent avoir une transpiration jusqu'à 40% moindre que des tissus sains, diminuant ainsi l'absorption d'eau et de nutriments par les racines (Shtienberg 1992 ; Moriondo et al. 2005).

L'oïdium de la vigne occasionne donc de nombreux dégâts sur les cultures viticoles. La sécheresse risque d'entraîner une diminution des rendements et une altération de la qualité des vins. Avec le changement du climat, il est donc important de connaître les conséquences du statut hydrique de la vigne sur le développement du champignon pathogène et de mesurer les effets du stress hydrique et de l'oïdium sur la physiologie de son hôte, la vigne.

Matériels et méthodes

I. Matériel végétal et conditions de culture

Soixante-douze plants de *Vitis vinifera* cv. Cabernet sauvignon et 72 plants de l'hybride interspécifique Regent ont été produits par un pépiniériste et greffés sur le porte-greffe SO4. Les pieds ont été rempotés dans des pots de 5L contenant 5 kg de terre issus du château de Couhins. Sur chaque plant ont été conservés deux rameaux, les autres ont été retirés.

Les plantes ont été disposées dans une serre dont la température a été écrêtée à 25°C par un système de refroidissement (cooling). Lorsque les vignes ont été au stade 8 feuilles, environ 2 mois après le repotage, la terre des pots a été amenée à sa capacité au champ — c'est-à-dire la quantité d'eau maximale que peut retenir le sol — par submersion pendant 10 minutes. Lorsque l'eau ne s'écoulait plus des pots (24h plus tard), ils ont été recouverts d'un sac plastique pour empêcher l'évaporation.

Les pots ont été disposés aléatoirement sur des balances enregistrant leur poids en continu. Un système d'arrosage automatique a permis d'irriguer les vignes de la même quantité d'eau que celle perdue par transpiration au cours de la journée. Le poids indiqué lors de la première pesée correspondait au poids de référence — la capacité au champ — qui a servi pour l'arrosage automatique.

II. Traitement hydrique

Trois niveaux de stress hydrique ont été aléatoirement associés aux plants de chaque variété. Un premier niveau de « stress sévère » a été obtenu sur un lot de plants dont l'arrosage a été arrêté lors du lancement de l'expérimentation. Un deuxième groupe a été mis en niveau de « stress modéré » par arrêt de l'irrigation une semaine plus tard. Un groupe contrôle a été irrigué normalement chaque soir tout au long de l'expérimentation par la quantité d'eau que les vignes ont transpirée.

L'expérience a débuté à la mise en sécheresse du premier lot de plantes (stress sévère).

III. Matériel fongique et inoculation

L'inoculum a été récupéré sur une feuille de vigne en serre déjà contaminée. Après avoir vérifié à la loupe binoculaire que les chainettes aient 4 à 5 conidies et qu'il n'y ait pas de contamination par un autre champignon, l'oïdium a été isolé puis repiqué. À l'aide d'une anse d'inoculation dans laquelle a été inséré un cil, une conidie a été récupérée puis délicatement placée sur un disque foliaire de 1,6 cm. Plusieurs disques foliaires ont ainsi été inoculés puis déposés en chambre de culture.

Après la sporulation, l'oïdium a été repiqué une première fois : les disques foliaires ont été frottés sur 3 feuilles de vigne stérilisées puis à nouveau placées en chambre de culture. Par la suite, les cycles de repiquage ont été réalisés de la manière suivante : des feuilles vernissées de Cabernet sauvignon, correspondant à la 3^{ème} feuille en dessous de l'apex, ont été récupérées dans une serre. Ces feuilles ont été désinfectées dans une solution d'hypochlorite de sodium (eau de javel) à 2,6% de chlore actif pendant 5 minutes puis trempées dans 3 bains d'eau permutée pendant 1 minute. Les feuilles ont été mises à sécher dans du papier filtre stérile.

Puis les feuilles stériles ont été déposées dans des boîtes de Pétri, face inférieure contre le milieu. Le milieu a été constitué d'agar à 20 g/L et de benzimidazole à 0,03 g/L. Les boîtes de Pétri ont ensuite été disposées ouvertes au centre d'une tour d'inoculation. La feuille contaminée a été légèrement secouée au-dessus de la tour. Une pipette reliée à un bulleur a permis alors de retirer de la surface des feuilles, par soufflage, les conidies restantes. Après le dépôt des spores, les boîtes ont été scellées avec du parafilm. Les repiquages de l'oïdium ont ainsi été répétés tous les 10 à 12 jours sur un nombre croissant de feuilles de manière à en obtenir 390 le jour de l'inoculation.

L'inoculation de l'oïdium a eu lieu 3 semaines après le début de l'expérience. Sept feuilles ont été inoculées pour chaque rameau, et 3 à 6 dépôts ont été réalisés sur chacune des feuilles. Pour cela, un coton-tige a été mis en contact avec une feuille d'inoculum puis appliqué sur la feuille à inoculer.

En raison de la présence naturelle d'oïdium au sein des serres, les vignes non inoculées ont été traitées avec du Tébuconazole (0.02g/L de Corail®) un produit phytosanitaire systémique inhibiteur de la synthèse des stéroles (IBS).

IV. Plan d'expérience

Soixante-douze plants de Cabernet sauvignon et 72 plants de Regent ont été répartis aléatoirement dans 6 groupes différents. Chaque groupe a subi l'un des traitements suivants :

- groupe 1 : plant non inoculé normalement irrigué (I) ;
- groupe 2 : plant non inoculé en sécheresse modérée (SM) ;
- groupe 3 : plant non inoculé en sécheresse sévère (SS) ;
- groupe 4 : plant inoculé normalement irrigué (I) ;
- groupe 5 : plant inoculé en sécheresse modérée (SM) ;
- groupe 6 : plant inoculé en sécheresse sévère (SS).

Un plan d'expérience factoriel 2*3*2 a été réalisé dans un dispositif en blocs randomisés, chaque variété étant répartie de manière équitable au sein de chaque bloc. Les facteurs ont été : l'agent pathogène (inoculé ou non inoculé), l'irrigation (irrigué, stress modéré, stress sévère) et les deux cépages (Regent et Cabernet sauvignon). Chaque traitement a été répété 12 fois pour chacune des deux cépages. Un pot correspondait à une unité expérimentale.

V. Collection des données

- Croissance des rameaux

La longueur des deux rameaux de chaque plant a été mesurée à l'aide d'un mètre de couturière de façon hebdomadaire pendant les 5 semaines de l'expérimentation.

- Potentiel hydrique de base

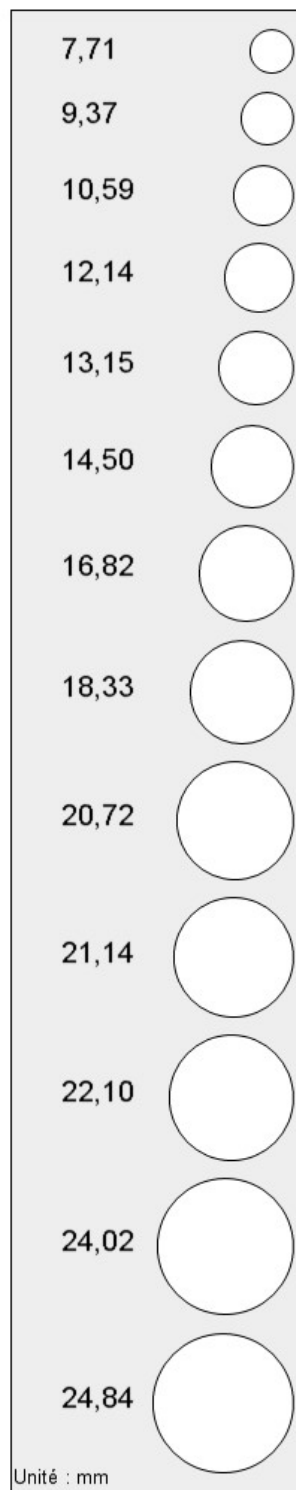


Figure 4 : Reproduction de la règle utilisée pour mesurer la taille des lésions d'oïdium.

Le potentiel hydrique de base Ψ_{base} a été mesuré une heure avant le lever du soleil grâce à une chambre à pression de type Scholander une à deux fois par semaine sur 3 plants par variétés et par traitement choisis aléatoirement. Il a permis de suivre l'évolution du niveau de stress hydrique de chaque traitement.

– Transpiration

Le poids des plantes en pot a été enregistré en continu et a permis de déterminer la consommation quotidienne en eau des vignes. La transpiration a été calculée au jour j comme étant le rapport entre la perte en eau au jour j et la surface foliaire de la semaine.

La taille de la nervure centrale a été mesurée hebdomadairement. La surface foliaire totale de chaque plant a été ensuite calculée à partir d'une régression de la longueur de la nervure centrale par la surface foliaire des feuilles : équation (1) pour Cabernet sauvignon (Nathalie Ollat, données non publiées) et (2) pour Regent. Cette seconde équation a été obtenue par mesure des surfaces de feuilles au planimètre à Bordeaux Sciences Agro.

$$(1) y_1 = 0,4136 x_1^2 + 1,207$$

$$(2) y_2 = 1,1912 x_2^2 + 0,298$$

Les données de transpiration ont ensuite été regroupées par périodes temporelles (deux périodes de 10 jours avant l'inoculation et deux périodes correspondant aux deux semaines de notation de l'oïdium).

– Incidence et sévérité de la maladie

Les symptômes « totaux » (sans distinction entre les lésions sporulantes et les lésions jaunes ou nécrosées) ont été notés 7, 10, 14 et 17 jours après l'inoculation sur toutes les feuilles inoculées. La taille des lésions observées a été mesurée grâce à une règle percée de 13 trous d'un diamètre allant de 7,71 mm (n°1) à 24,84 mm (n°13) (fig. 4). Ces observations ont permis d'obtenir les données quantitatives suivantes : d'une part l'efficacité d'infection pour chaque individu — rapport entre le nombre de dépôts ayant sporulé et le nombre total de dépôts réalisés — et, d'autre part, la sévérité de la maladie — taille moyenne des lésions présentes sur chaque feuille.

Lors de la dernière collecte de données, 17 jours post inoculation (JPI), plusieurs types de symptômes ont été différenciés : les lésions jaunes et/ou nécrosées (pouvant comporter ou non des spores d'oïdium) et les lésions présentant des spores et/ou du mycélium (pouvant comporter ou non des lésions défensives).

– Conductance stomatique maximale

Pour mesurer la conductance stomatique maximale des plantes irriguées saines et malades, un analyseur d'échange gazeux à infrarouge (GFS-3000, Walz) a été utilisé en matinée. Ces mesures ont été réalisées en condition optimale pour les plantes (CO_2 : 400 ppm ; rH : 18 000 ppm ; PAR = 800 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; $T^\circ = 25^\circ\text{C}$) et sur des feuilles inoculées et non inoculées de même âge.

VI. Analyses statistiques

Les analyses statistiques des données, excepté pour la transpiration et la longueur des rameaux, ont été effectuées par des analyses de variance (ANOVAs) avec le logiciel R. Les facteurs explicatifs sont le traitement hydrique (contrôle, sécheresse modérée et sécheresse sévère), l'effet maladie (inoculés et traités), l'effet bloc et l'interaction stress hydrique×maladie.

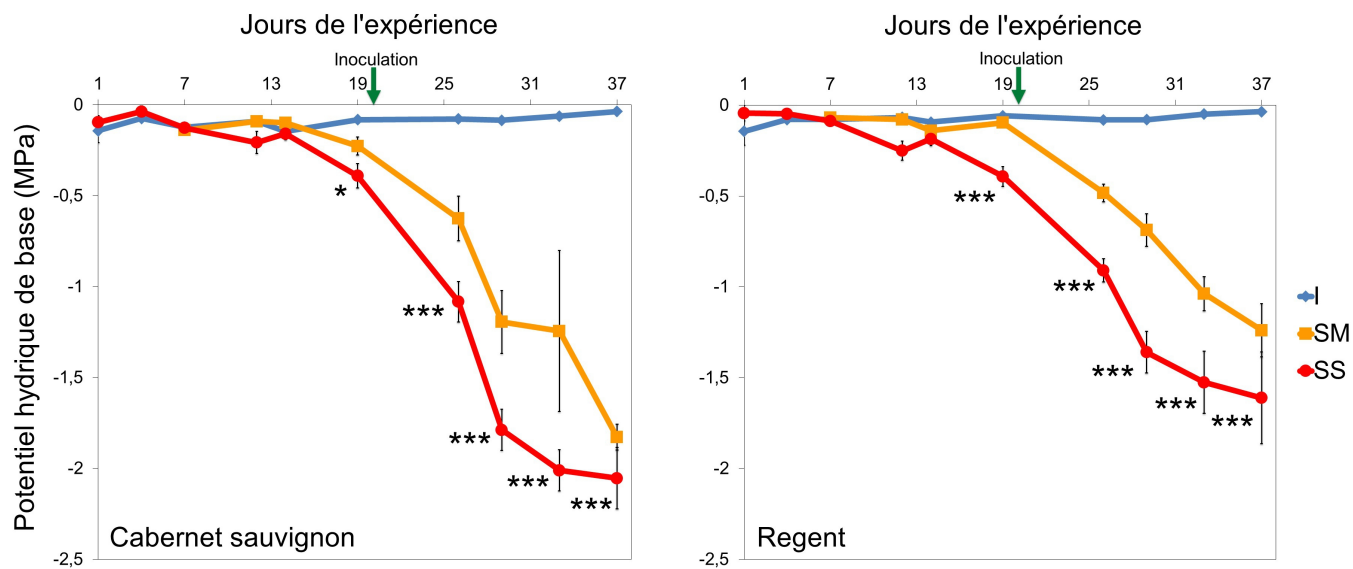


Figure 5 : Évolution temporelle du potentiel hydrique foliaire de base (MPa) du cépage Cabernet sauvignon et du cépage Regent en fonction du stress hydrique. Traitements : I (contrôle) = Irrigué ; SM = Sécheresse modérée ; SS = Sécheresse sévère. Le stress hydrique se fait par arrêt de l'irrigation le jour 1 pour le traitement SS et le jour 7 pour le traitement SM. Les valeurs sont les moyennes \pm SE (erreur standard). * : significativement différent du traitement contrôle à $p < 0,05$. *** : significativement différent du traitement contrôle à $p < 0,001$.

Des ANOVAs séparées ont été réalisées pour chaque variété, chaque date ou période de mesure et chaque variable à expliquer (efficacité d'infection, sévérité, potentiel hydrique et conductance stomatique). Lorsque l'interaction stress hydrique×maladie n'était pas significative, elle a été supprimée du modèle. Un test de comparaison des moyennes LSD de Fisher avec un risque $\alpha = 0,05$ a été effectué entre les modalités des traitements significatifs.

Les données de transpiration (Cabernet sauvignon : n(I)=22, n(SM)=21, n(SS)=22 ; Regent : n(I)=22, n(SM)=22, n(SS)=20) et de longueur des rameaux ont été traitées par une ANOVA suivie d'un test de comparaison t de Student des différences des moyennes des moindres carrés avec le logiciel statistique JMP.

La normalité des résidus a été vérifiée graphiquement.

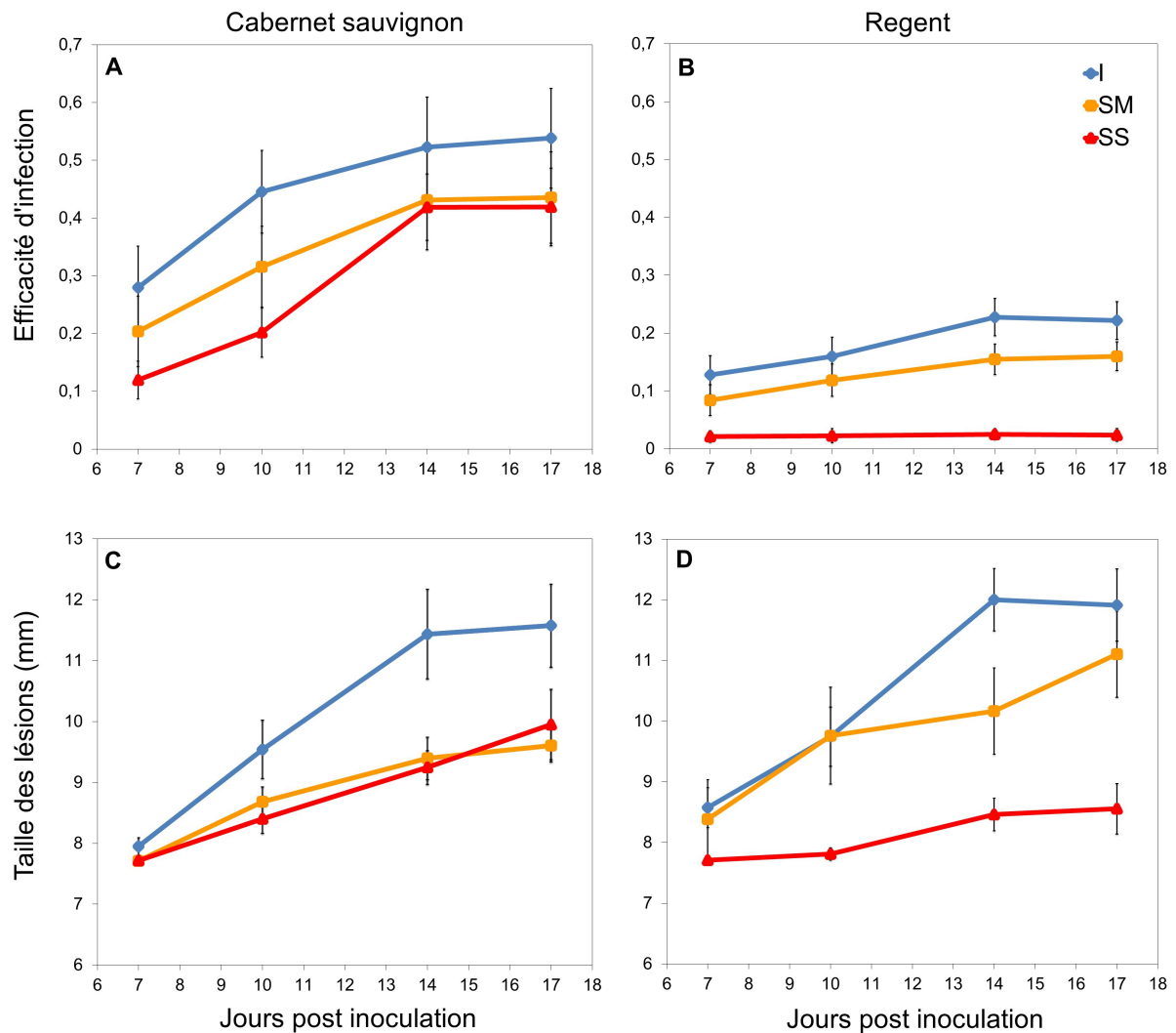


Figure 6 : Évolution temporelle de l'efficacité d'infection totale (tous types de lésions) de l'oïdium en fonction du stress hydrique pour le cépage Cabernet sauvignon (A) et Regent (B). Évolution temporelle de la taille des lésions observée de l'oïdium en fonction du stress hydrique pour le cépage Cabernet sauvignon (C) et Regent (D). Traitements : I (contrôle) = Irrigé ; SM = Sécheresse modérée ; SS = Sécheresse sévère. Les valeurs sont les moyennes \pm SE (erreur standard).

Résultats

I. Le stress hydrique

Les trois modalités d'arrosage — irrigué, irrigué seulement une semaine, non irrigué — ont conduit à l'obtention de trois niveaux de stress hydrique au cours de l'expérience : le niveau non stressé, le niveau stress modéré et le niveau stress sévère. Les plants irrigués de Regent (RE) et Cabernet sauvignon (CS) sont restés non stressés puisqu'ils conservent leur potentiel de base (Ψ_{base}) proche de 0 MPa tout au long de l'expérimentation. Le stress hydrique, donc la chute des potentiels de base, est observé un jour avant l'inoculation et les trois niveaux de stress hydrique apparaissent à 6 JPI (jours post inoculation) (fig. 5).

Ainsi, un jour avant l'inoculation, les plants en stress hydrique modéré du cépage RE ont un $\Psi_{\text{base}} = -0,096 \pm 0,01$ MPa (moyenne \pm l'erreur standard), ceux du cépage CS atteignent un Ψ_{base} de $-0,23 \pm 0,05$ MPa ; les plants en stress hydrique sévère ont un Ψ_{base} de $-0,39 \pm 0,05$ MPa pour RE et un Ψ_{base} de $-0,39 \pm 0,07$ MPa pour CS.

À la fin de l'expérimentation, les vignes en stress modéré ont un $\Psi_{\text{base}} = -1,24 \pm 0,15$ MPa et $\Psi_{\text{base}} = -1,61 \pm 0,25$ MPa respectivement pour RE et CS. Enfin, les vignes en stress sévère ont un Ψ_{base} de $-1,61 \pm 0,25$ MPa pour RE et un Ψ_{base} de $-2,05 \pm 0,17$ MPa pour CS.

II. Développement de l'oïdium de la vigne au cours du temps

Les vignes irriguées des deux cépages ont une efficacité d'*infection*² totale (pourcentage de dépôts ayant entraîné une lésion) et une sévérité de la maladie (taille des lésions) qui augmentent entre 7 et 14 JPI puis se stabilisent entre 14 et 17 JPI (fig. 6).

Sur les plants de Cabernet sauvignon soumis à un stress hydrique modéré et sévère, l'efficacité et la sévérité de l'*infection* augmentent également jusqu'à 14 JPI puis se stabilisent. Chez Regent, l'efficacité d'*infection* sur les plants soumis à un stress modéré reste faible alors que la sévérité de la maladie augmente au cours du temps. Les symptômes observés sur les plants de Regent soumis à un stress sévère restent faibles tout le long de l'expérimentation.

Chez Cabernet sauvignon, à chacune des dates de notations, nonobstant une efficacité d'infection totale plus élevée pour les vignes arrosées, l'effet de la sécheresse est significatif seulement à 10 JPI : à cette date, l'efficacité diminue par exemple de 55% en stress hydrique sévère (fig. 6A, tab. I). *A contrario*, le cépage Regent montre, pour toutes les dates de notation, une efficacité d'infection totale différente entre les traitements : l'infection est moindre lorsque les vignes sont en stress sévère (fig. 6B, tab. I). Cette efficacité d'infection recule de 30% et 91% à 14 JPI respectivement pour les vignes en sécheresse modérée et sévère.

2 Pour la clarté, l'« infection » désignera ici l'ensemble des lésions sporulantes, du mycélium et des lésions jaunes et/ou nécrotiques bien que *stricto sensu* le terme ne couvre pas tous ces éléments.

Tableau I : Effet de la sécheresse sur l'efficacité d'infection totale (tous types de lésions) de l'oïdium et sur la taille des lésions à 7, 10, 14 et 17 jours post inoculation (JPI) sur Cabernet sauvignon et sur Regent. Traitements : I (contrôle) = Irrigué ; SM = Sécheresse modérée ; SS = Sécheresse sévère. Les valeurs sont les moyennes. Les moyennes avec des lettres identiques ne sont pas significativement différentes ($p < 0,05$, ANOVA suivie d'un test LSD de Fisher). Les effets significatifs ($p < 0,05$) sont indiqués en gras.

		Cabernet Sauvignon										Regent				
		I	SM	SS	F	P valeur	I	SM	SS	F	P valeur	I	SM	SS	F	P valeur
Efficacité																
7 JPI		0,28	0,20	0,12	1,96 ^{2,32}	0,157	0,13a	0,08ab	0,02b	4,36 ^{2,32}	0,021					
10 JPI		0,44a	0,32ab	0,20b	3,64 ^{2,32}	0,037	0,16a	0,12a	0,02b	7,99 ^{2,32}	0,002					
14 JPI		0,52	0,43	0,42	0,61 ^{2,32}	0,551	0,23a	0,16b	0,02c	17,23 ^{2,32}	8,343e-06					
17 JPI		0,54	0,44	0,42	0,76 ^{2,31}	0,477	0,22a	0,16a	0,02b	16,02 ^{2,30}	1,850e-05					
Taille des lésions																
7 JPI		7,95	7,72	7,71	2,60 ^{2,26}	0,093	8,58	8,38	7,71	0,90 ^{2,21}	0,420					
10 JPI		9,54a	8,68b	8,40b	4,69 ^{2,30}	0,017	9,76	9,74	7,81	1,10 ^{2,24}	0,347					
14 JPI		11,44a	9,39b	9,25b	7,99 ^{2,32}	0,002	12,00a	10,17b	8,46b	6,32 ^{2,26}	0,006					
17 JPI		11,58a	9,95b	9,60b	5,45 ^{2,31}	0,009	11,91a	11,10a	8,56b	3,67 ^{2,25}	0,040					

Dès 10 JPI, la taille des lésions provoquées par l'oïdium, sur Cabernet sauvignon, est inférieure pour les plantes en état de stress (fig. 6C, tab. I). Pour Regent, la taille des lésions est affectée significativement et négativement par la sécheresse (fig. 6D, tab. I). En effet, à 14 JPI, les vignes en état de stress ont des lésions de taille moindre que les vignes irriguées. À 17 JPI, les vignes en sécheresse sévère ont des tailles de lésions moins importantes que les deux autres modalités.

III. Effets du stress hydrique sur les symptômes d'oïdium de la vigne à 17 jours post inoculation

Lorsque l'on différencie à 17 JPI d'un côté les lésions présentant de l'oïdium (spores et/ou mycélium, pouvant présenter ou non des symptômes de défense) et de l'autre les symptômes de défense (présence de tâches jaunes et/ou nécrotiques, pouvant être ou ne pas être sporulantes), nous mettons en évidence que le stress hydrique a un effet significatif et négatif sur l'efficacité d'infection du cépage Cabernet sauvignon ($F_{2,31}=8,56$ et $P=0,001$). En moyenne, 44,4% des dépôts d'inoculum effectués sur les individus non stressés présentent des symptômes d'oïdium. Cette efficacité d'infection diminue à 22,7% pour les individus modérément stressés puis chute à 6,9% pour les individus sévèrement stressés (fig. 7A). De la même manière, les lésions sont de taille inférieure pour les plantes en stress hydrique à 17 JPI ($F_{2,26}=5,15$ et $P=0,013$). La taille des lésions des plantes en stress modéré et en stress sévère diminue quant à elle respectivement de 16,3% et de 18,1% (fig. 7C).

Sur les vignes du cépage Regent, à 17 JPI, l'efficacité d'infection de l'oïdium ainsi que la taille de ses lésions diminuent significativement avec l'intensité du stress hydrique (respectivement $F_{2,30}=14,28$, $P=4,388e-05$ et $F_{2,24}=4,05$, $P=0,030$). Ainsi, l'oïdium a une efficacité d'infection de 20,9% sur les plantes irriguées, et cette efficacité d'infection baisse à 12,9% sur les plantes en stress hydrique modéré pour atteindre 2% sur les plantes en stress hydrique sévère (fig. 7B). La taille des lésions décline de 12% pour les vignes en sécheresse modérée et de 29,4% pour les vignes en sécheresse sévère (fig. 7D).

L'oïdium a une efficacité d'infection significativement plus faible sur Regent que sur Cabernet sauvignon ($F_{1,64}=10,24$ et $P=0,002$). En revanche, la taille des lésions ne diffère pas entre les deux cépages.

De nombreux symptômes de nécroses et/ou de lésions jaunes ont été observés sur Cabernet sauvignon à 17 JPI. Ces lésions augmentent significativement avec le stress hydrique ($F_{2,31}=3,49$ et $P=0,043$). En effet, elles sont apparues sur seulement 16,9% des dépôts effectués sur les vignes irriguées de ce cépage (fig. 8A), puis, lors de la sécheresse modérée, 31,6% des dépôts ont présenté ces lésions et 38,4% lors de la sécheresse sévère. Très peu de lésions jaunes et/ou nécrosés ont été observées sur le cépage Regent (fig. 8B) quel que soit le niveau de stress hydrique ($F_{2,30}=1,63$ et $P=0,213$).

IV. Effets de l'oïdium et de la sécheresse sur la physiologie de la vigne

1. La croissance

Au cours des 15 jours de l'épidémie, le stress hydrique a eu un effet négatif sur la croissance des deux cépages ($F_{2,58}=18,28$ et $P=6,99e-07$ pour Regent et $F_{2,59}=33$ et $P=2,40e-10$ pour Cabernet sauvignon) (fig. 9A, B).

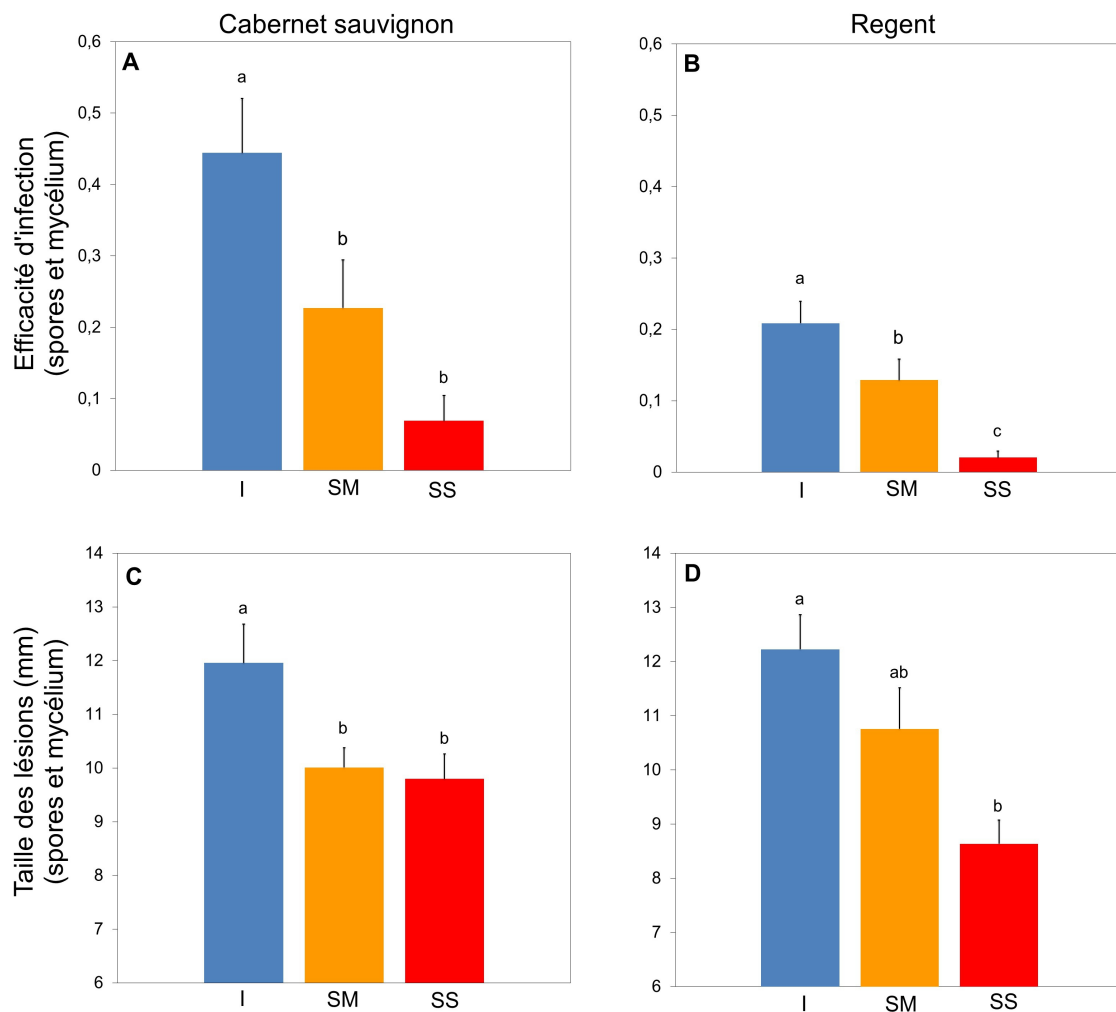


Figure 7 : (A) et (B) : Effet d'un stress hydrique sur le pourcentage de dépôts ayant sporulé, c'est-à-dire sur l'efficacité moyenne d'infection de l'oïdium (spores et mycélium) 17 jours après l'inoculation respectivement pour le cépage Cabernet sauvignon et Regent. (C) et (D) : Effet d'un stress hydrique sur la taille des lésions de l'oïdium respectivement pour le cépage Cabernet sauvignon et Regent. Traitements : I (contrôle) = Irrigé (n=24) ; SM = Sécheresse modérée (n=24) ; SS = Sécheresse sévère (n=21). Les valeurs sont les moyennes \pm SE (erreur standard). Les moyennes avec des lettres minuscules identiques ne sont pas significativement différentes ($p < 0,05$, ANOVA suivie d'un test LSD de Fisher).

Dans le cas des vignes irriguées du cépage Regent, les individus inoculés ont une croissance supérieure aux individus sains ($F_{2,58}=5,23$ et $P=0,008$). Cette tendance est aussi observée sur Cabernet sauvignon mais n'est pas significative ($F_{2,57}=1,02$ et $P=0,36$). L'effet de la maladie sur la croissance n'est pas constaté sur les vignes stressées.

2. La transpiration

La transpiration des vignes est affectée dès les premiers jours par la sécheresse : les individus en stress hydrique voient leur transpiration diminuer par rapport à celle des individus non stressés (jours 1 à 10 : $F_{2,68}=4,75$ et $P=0,012$ pour Regent ; $F_{2,67}=2,80$ et $P=0,068$ pour Cabernet sauvignon). Sur la période précédant l'inoculation (jour 11 à 20), la transpiration présente 3 niveaux distincts qui vont en décroissant avec l'intensité du stress hydrique ($F_{2,68}=45,13$ pour Regent et $F_{2,67}=46,34$ pour Cabernet sauvignon, $P<0,001$). Pour Regent, la transpiration s'abaisse de 23,7% et de 60,3% respectivement pour les plantes en stress hydrique modéré et en stress hydrique sévère (fig. 10B). Cette réduction est de 27,2% et de 63,8% pour Cabernet sauvignon (fig. 10A).

Après l'inoculation de l'oïdium, aucune interaction entre la sécheresse et la maladie n'est observée sur Regent. Les plantes irriguées transpirent davantage que les plantes en stress hydrique, qu'elles soient malades ou saines ($F_{2,61}=148,42$ et $P<0,001$). Le cépage Cabernet sauvignon, au contraire, présente une interaction sécheresse-maladie significative entre les jours 21 et 29 ($F_{2,48}=4,18$ et $P=0,020$) (fig. 10A). Ainsi, les plantes irriguées et saines ont une transpiration de $1,89 \pm 0,1$ kg H₂O/m²/j alors que la transpiration des plantes irriguées et inoculées n'est que de $1,62 \pm 0,01$ kg H₂O/m²/j. Sur les plants soumis au stress hydrique, l'inoculation a tendance à diminuer la transpiration seulement sur la période des jours 30 à 37 ($F_{1,60}=6,13$ et $P=0,016$). Par exemple, les plantes saines en stress modéré ont une transpiration de $0,36 \pm 0,17$ kg H₂O/m²/j tandis que la transpiration de ces mêmes plantes inoculées n'est que de $0,22 \pm 0,04$ kg H₂O/m²/j.

3. La conductance stomatique maximale des plantes irriguées

Pour les deux cépages, la conductance stomatique maximale des plantes irriguées et inoculées est inférieure à celle des plantes saines (Regent : $F_{1,44}=4,33$ et $P=0,043$; Cabernet sauvignon : $F_{1,43}=9,37$ et $P=0,004$). Cette conductance a baissé de 29,5% pour le cépage Cabernet sauvignon et de 19% pour le cépage Regent (fig. 11A,B).

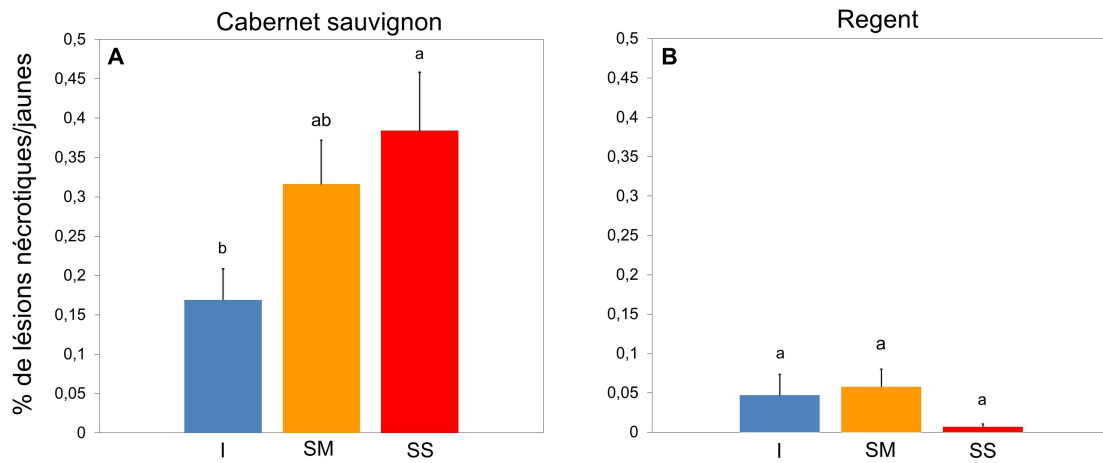


Figure 8 : Effet d'un stress hydrique sur le pourcentage de lésions jaunes et/ou nécrotiques (pouvant présenter ou non des lésions sporulantes) des vignes 17 jours après l'inoculation pour le cépage Cabernet sauvignon (A) et Regent (B). Traitements : I (contrôle) = Irrigué (n=24) ; SM = Sécheresse modérée (n=24) ; SS = Sécheresse sévère (n=21). Les valeurs sont les moyennes \pm SE (erreur standard). Les moyennes avec des lettres minuscules identiques ne sont pas significativement différentes ($p < 0,05$, ANOVA suivie d'un test LSD de Fisher).

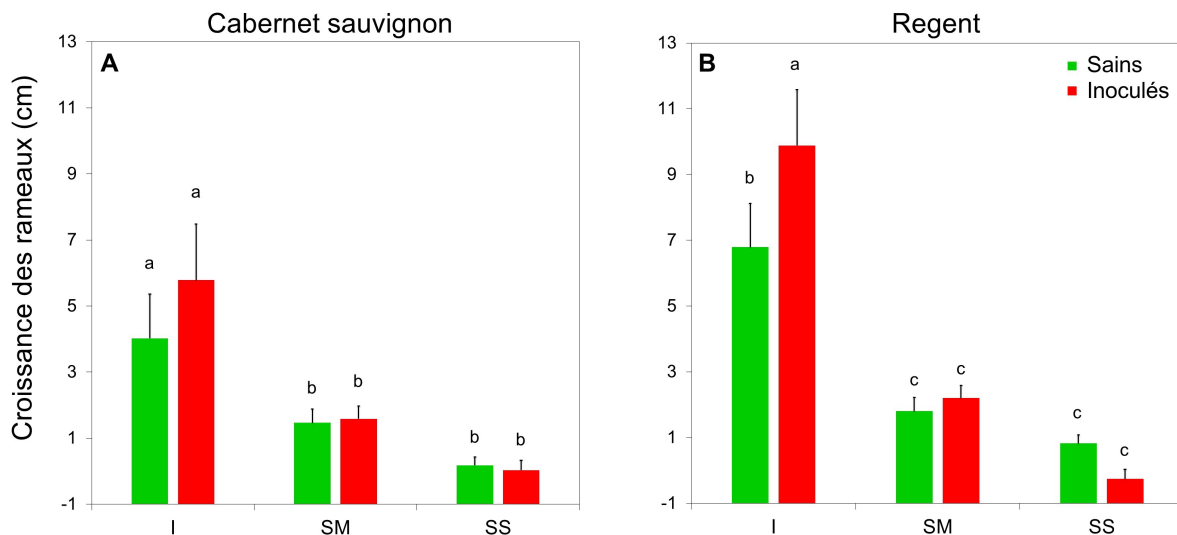


Figure 9 : Effet du stress hydrique et de l'oïdium sur la croissance des rameaux entre le jour 14 et le jour 35 pour le cépage Cabernet sauvignon (A) (n=65) et le cépage Regent (B) (n=66). Traitements : I (contrôle) = Irrigué ; SM = Sécheresse modérée ; SS = Sécheresse sévère. Les plants sont sains ou inoculés. Les valeurs sont les moyennes \pm SE (erreur standard). Les moyennes avec des lettres minuscules identiques au sein de chaque variété ne sont pas significativement différentes ($p < 0,05$, ANOVA suivie d'un test t de Student des différences des moyennes des moindres carrés).

Discussion

Dans la nature, les plantes sont exposées à de nombreux stress biotiques et abiotiques. Certaines perspectives de changement climatique annoncent des augmentations importantes de la fréquence et de l'intensité des sécheresses. Ces modifications risquent d'affecter la physiologie des plantes mais aussi les interactions plante-pathogène.

Dans ce contexte, l'objectif de cette étude est de mieux comprendre les interactions qui existent entre une plante pérenne (la vigne), un stress abiotique (la sécheresse) et un stress biotique (l'oïdium).

I. Réponses de la vigne à la sécheresse

Lorsque la vigne est soumise à un stress abiotique tel que la sécheresse, son potentiel hydrique foliaire de base diminue fortement, allant jusque -2 MPa pour Cabernet sauvignon et -1,6 MPa pour Regent. Cette forte diminution indique que la vigne est bien en état de stress. Dans notre bibliographie, aucun article ne montre chez la vigne de potentiel hydrique de base aussi faible, ce qui tend à démontrer que la vigne est une plante particulièrement résistante à la sécheresse.

Pour faire face à ce stress, comme de nombreuses plantes, la vigne met en place des adaptations physiologiques. Ainsi, nous avons constaté au cours de l'expérience une diminution significative de la croissance des rameaux accompagnée d'une baisse de la transpiration liée à la fermeture des stomates. Cette fermeture a pour fonction de limiter la transpiration de la plante, ce qui ralentit la baisse de pression dans le xylème et donc diminue les risques d'embolie. Ces résultats recourent une étude de Cramer *et al.* (2013) qui montrent une réduction de l'élongation des rameaux, de la conductance stomatique et de la photosynthèse sur Cabernet sauvignon en stress hydrique.

On considérait jusque récemment que le contrôle de la transpiration des plantes relevait principalement d'une phytohormone, l'ABA (Loveys & Kriedemann 1973 ; Loveys & Kriedemann 1974 ; Stoll *et al.* 2000). En effet, selon les études, l'ABA agissait comme signal chimique transmis des racines jusqu'aux feuilles, lorsque le sol s'asséchait, afin de réduire l'ouverture des stomates (Davies & Zhang 1991 ; Wilkinson & Davies 2002 ; Wasilewska *et al.* 2008).

Une étude récente de Tombesi *et al.* (2015) suggère au contraire que la fermeture des stomates de la vigne durant une sécheresse serait plutôt régulée passivement par la conductance hydraulique du xylème. L'ABA, synthétisé dans les feuilles, n'est produit qu'après la fermeture des stomates et permettrait de les maintenir dans cet état sur le long terme.

Il est à noter que les deux cépages Regent et Cabernet sauvignon ont des réactions physiologiques au stress hydrique inversées. En stress modéré, la croissance et la transpiration diminuent plus fortement par rapport aux plantes irrigués pour Regent que pour Cabernet sauvignon alors qu'en stress sévère c'est pour Cabernet sauvignon que ces deux caractéristiques diminuent le plus fortement.

II. Impact de la sécheresse sur le développement de l'oïdium

Comme nous pouvons le voir dans notre étude ou les articles consultés, l'effet de la sécheresse peut avoir plusieurs incidences sur le développement de l'oïdium.

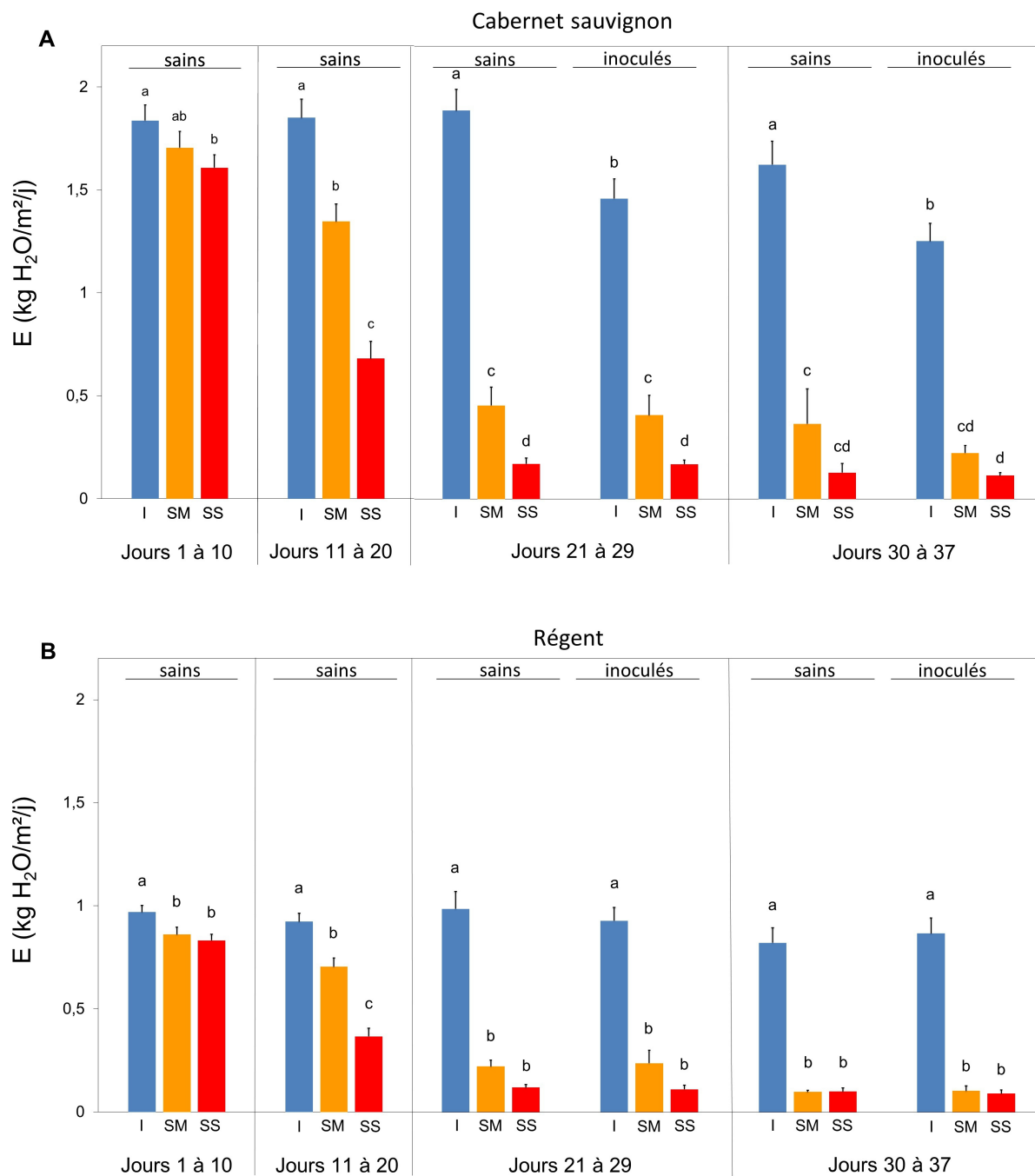


Figure 10 : Évolution périodique de la transpiration de Cabernet sauvignon (A) et de Régent (B) en fonction du stress hydrique et de l'inoculation d'oidium. Traitements : I (contrôle) = Irrigé ; SM = Sécheresse modérée ; SS = Sécheresse sévère. Les valeurs sont les moyennes de transpiration sur la période \pm SE (erreur standard). Les moyennes avec des lettres minuscules identiques au sein de chaque période ne sont pas significativement différentes ($p < 0,05$, ANOVA suivie d'un test t de Student des différences des moyennes des moindres carrés).

Notons avant de commencer que la sécheresse peut soit diminuer soit augmenter la maladie. À titre d'exemple, la sécheresse provoque plus de symptômes du chancre *Endothia gyrosa* (Schweinitz) Fries sur le chêne *Quercus palustris* Münchhausen (Appel 1984). En revanche, cette réponse peut être bénéfique pour la plante, comme c'est le cas dans la présente étude.

Nos résultats ont permis de démontrer que la première incidence de la sécheresse sur l'oïdium est d'entraver son développement. L'efficacité d'infection diminue sur les plantes soumises à des contraintes hydriques modérées ou sévères. Et d'autre part, lorsque le champignon se développe, la taille des lésions produites s'en retrouve amoindrie.

Des résultats corroborent ce phénomène sur d'autres cultures avec des agents pathogènes biotrophes tels que *Pseudoidium neolycopersici* (L. Kiss) L. Kiss sur les tomates (Achujo *et al.* 2006), *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* (DeCandolle) Speer sur l'orge (Wiese *et al.* 2004) ou bien encore *Erysiphe pisi* DeCandolle sur le pois (Ayres 1977).

Ce résultat peut s'expliquer par le faible potentiel hydrique foliaire qui va empêcher l'oïdium de prélever les substances nécessaires à l'accomplissement de son cycle de vie. En effet, les champignons biotrophes comme les oïdiums, pour pouvoir se développer et se reproduire, doivent prélever des nutriments tels que les sucres présents dans les cellules vivantes de leur hôte. Or, la sécheresse inhibe la synthèse de ces sucres en limitant l'assimilation de carbone par la plante. Des mutants d'*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynhold ne synthétisant pas d'amidon se montrent par exemple moins vulnérables à *Erysiphe cruciferarum* Opiz ex L. Junell (Engelsdorf *et al.* 2013).

Plus précisément, l'assimilation de CO₂ par la plante est limitée par la fermeture des stomates provoquée par la sécheresse. À long terme, cela conduit à une inhibition de la photosynthèse (Chaves *et al.* 2002) et donc à une diminution de la concentration en sucre dans les feuilles de vigne — amidon et saccharose (Rodrigues *et al.* 1993 ; Patakas *et al.* 2002). Selon Wyness & Ayres (1987), *Erysiphe pisi* prélève également moins de sucre des cellules quand la plante est en stress hydrique.

Deuxième incidence de la sécheresse, elle induit la synthèse d'ABA, phytohormone qui exerce une action antagoniste sur l'acide salicylique dont le rôle est de stimuler les gènes de défense de la plante. Or ces gènes de défense sont impliqués dans la lutte contre l'oïdium (Fung *et al.* 2008).

Par exemple, les tomates mutantes *sitiens* qui synthétisent très peu d'ABA sont plus résistantes au champignon nécrotrophe *Botrytis cinerea* Persoon (Audenaert *et al.* 2000). L'application d'ABA exogène restaure la sensibilité de ce mutant. Lorsque les plantes sauvages, non déficientes en ABA, sont traitées avec un analogue de l'acide salicylique, les défenses sont induites et la plante devient résistante à *Botrytis cinerea*. Audenaert *et al.* (2000) suggèrent que l'ABA réprime les défenses induites par l'acide salicylique.

Dans notre expérience, des lésions nécrotiques au niveau des sites d'infection, qui correspondraient à des réponses hypersensibles (HR) stimulées par l'acide salicylique (Alvarez 2000), ont été observées sur le cépage Cabernet sauvignon en stress hydrique. La HR déclenche la mort programmée des cellules au niveau du site d'infection et ainsi empêcherait le développement et la croissance de l'oïdium (Alvarez 2000).

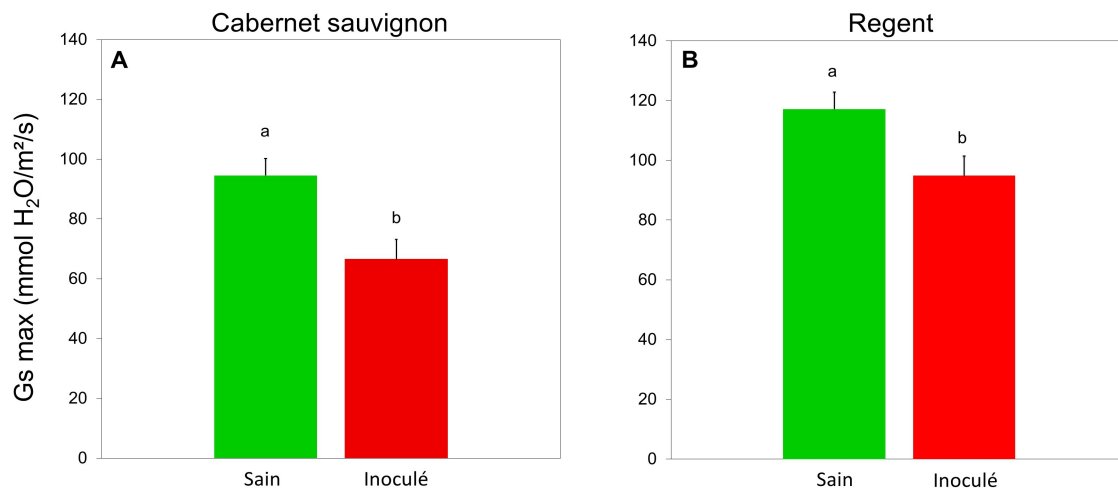


Figure 11 : Conductance stomatique maximale (condition optimale) des vignes irriguées saines et inoculées pour Cabernet sauvignon (A) (n=46) et pour Regent (B) (n=47) au cours des 17 jours suivant l'inoculation. Les valeurs sont les moyennes \pm SE (erreur standard). Les moyennes avec des lettres minuscules identiques ne sont pas significativement différentes ($p < 0,05$, ANOVA suivie d'un test LSD de Fisher).

Pour comprendre ces mécanismes, nous avons mesuré tout au long de l'expérience la quantité d'ABA présent dans les feuilles et quantifié l'expression des gènes de défense de la plante. Ces résultats sont encore en cours d'analyse. Il aurait été également intéressant de mesurer la quantité d'acide salicylique présent dans les feuilles pour estimer son influence dans les défenses de la plante.

Nos résultats indiquent que la sévérité de la maladie diminue avec le stress hydrique malgré la synthèse très probable d'ABA dans les feuilles — contrecarrant l'action de l'acide salicylique. L'hypothèse la plus probable est que l'effet négatif de la sécheresse sur le développement de l'oïdium de la vigne serait plutôt dû aux changements de la physiologie de la feuille (faible potentiel hydrique et moins de carbones disponibles) qu'à la réponse hormonale.

Une troisième incidence pourrait provenir de la modification morphologique de la feuille elle-même : il est possible que le changement d'épaisseur des cellules, sous l'effet de la sécheresse prolongée, dresse une barrière physique contre l'agent pathogène (Enright & Cipollini 2011).

Une meilleure compréhension des différents mécanismes biologiques impliqués dans la réduction de la maladie nécessiterait de plus amples investigations.

III. Effets concomitants de l'oïdium et de la sécheresse sur la vigne

Des jaunissements de la feuille ont été observés au niveau des dépôts de l'inoculum sur les vignes, notamment celles en stress hydrique sévère. Ces tâches jaunes seraient des chloroses responsables d'une réduction de la photosynthèse. Elles sont la conséquence probable d'une conjugaison du stress biotique et du stress abiotique.

On a pu aussi constater au cours de l'expérience une diminution significative de la conductance stomatique — c'est-à-dire la fermeture des stomates — des plantes irriguées et infectées. Ces résultats concordent avec de précédentes études également menées sur *Erysiphe necator* et la vigne par Moriondo *et al.* (2005). La réduction de l'ouverture des stomates, lorsque la plante est attaquée par un champignon, a aussi été observée sur de nombreux pathosystèmes tels que *Erysiphe pisi* sur le pois (Ayres 1976) ou *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* sur l'orge (Prats *et al.* 2006).

Cette diminution de la conductance stomatique pourrait s'expliquer par la production de composés synthétisés pendant la pathogénèse. C'est justement le cas de l'acide salicylique (Larque-Saavedra 1979), de composés phénoliques (Plumbe & Willmer 1986) ou bien encore de l'auxine (Lohse & Hedrich 1992). Pour Cabernet sauvignon en particulier, une plus faible conductance stomatique au niveau des feuilles infectées a eu pour conséquence une diminution de la transpiration au niveau de la plante entière.

En état de stress hydrique et contaminé par l'oïdium, la transpiration de Cabernet sauvignon a tendance à légèrement diminuer entre les jours 30 et 37 de l'expérience, ce qui améliore probablement la survie du cépage grâce à une meilleure rétention de l'eau dans la plante. Des effets similaires ont été montrés sur des plants de *Nicotiana benthamiana* Karel Domin. L'infection de cette plante par le virus de la Mosaïque du Concombre et par le virus de la Mosaïque du Tabac a retardé l'apparition des symptômes de la sécheresse (Xu *et al.* 2008).

Conclusion

Cette expérience montre dans un premier temps les effets de la sécheresse sur le développement de l'oïdium de la vigne pour le cépage sensible Cabernet sauvignon et le cépage partiellement résistant Regent. Dans un second temps, elle révèle les effets du stress hydrique et de la maladie sur la physiologie de ces deux mêmes cépages.

Les résultats obtenus suggèrent d'une part que la vigne est une plante très résistante à la sécheresse grâce à des adaptations physiologiques qui freinent la chute de son potentiel hydrique foliaire. Et d'autre part que les prévisions de sécheresse des décennies à venir pourrait avoir comme effet bénéfique de réduire l'infection des vignes par l'oïdium. Ce dernier point, essentiel, devrait inciter à baisser l'utilisation des produits phytosanitaires luttant contre ce champignon pathogène.

De plus, le cépage Regent se montre moins affecté par l'oïdium que le cépage sensible Cabernet sauvignon. Cela confirme la présence d'une résistance quantitative chez Regent obtenue par des croisements entre des vignes sauvages résistantes et des vignes *V. vinifera* sensibles. Cette résistance est le fait de la présence d'un locus de caractères quantitatifs (QTL) majeur de résistance à l'oïdium (Fischer *et al.* 2004 ; Welter *et al.* 2007) et constitue un autre moyen de lutte durable contre l'oïdium.

Néanmoins, ces données doivent être prises avec la plus grande prudence car les changements climatiques peuvent avoir une influence sur de nombreux autres facteurs qui eux-mêmes impactent peut-être de façon déterminante l'interaction entre l'oïdium et la vigne.

Bibliographie

- Achuo, E. A., Prinsen, E., & Höfte, M. (2006). Influence of drought, salt stress and abscisic acid on the resistance of tomato to *Botrytis cinerea* and *Oidium neolycopersici*. *Plant pathology*, 55(2), 178-186.
- Akkurt, M., Welter, L., Maul, E., Töpfer, R., & Zyprian, E. (2007). Development of SCAR markers linked to powdery mildew (*Uncinula necator*) resistance in grapevine (*Vitis vinifera* L. and *Vitis* sp.). *Molecular Breeding*, 19(2), 103-111.
- Alvarez, M. E. (2000). Salicylic acid in the machinery of hypersensitive cell death and disease resistance. In *Programmed Cell Death in Higher Plants* (pp. 185-198). Springer Netherlands.
- Appel, D. N. (1984). Canker expansion on water-stressed pin oaks colonized by *Endothia gyrosa*. *Plant disease*.
- Audenaert, K., De Meyer, G., & Höfte, M. (2000). Abscisic acid determines basal susceptibility of tomato to *Botrytis cinerea* through suppression of salicylic acid-dependent defense mechanisms. In *12th International Botrytis symposium*.
- Ayres, P. G. (1976). Patterns of stomatal behaviour, transpiration, and CO₂ exchange in pea following infection by powdery mildew (*Erysiphe pisi*). *Journal of Experimental Botany*, 27(6), 1196-1205.
- Ayres, P. G. (1977). Effect of water potential of pea leaves on spore production by *Erysiphe pisi* (powdery mildew). *Transactions of the British Mycological Society*, 68(1), 97-100.
- Bethenod, O., Huber, L., & Slimi, H. (2001). Photosynthetic response of wheat to stress induced by *Puccinia recondita* and post-infection drought. *Photosynthetica*, 39(4), 581-590.
- Calonnec, A., Cartolaro, P., Poupot, C., Dubourdiou, D., & Darriet, P. (2004). Effects of *Uncinula necator* on the yield and quality of grapes (*Vitis vinifera*) and wine. *Plant pathology*, 53(4), 434-445.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., ... & Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of botany*, 89(7), 907-916.
- Christensen, J.H., B. Hewitson, A. Busuioc, A. Chen, X. Gao, I. Held, R. Jones, R.K. Kolli, W.-T. Kwon, R. Laprise, V. Magaña Rueda, L. Mearns, C.G. Menéndez, J. Räisänen, A. Rinke, A. Sarr and P. Whetton, 2007: Regional Climate Projections. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- 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, Marie-France. 2007. *Erysiphe necator*. Tec & Doc Lavoisier.

- Cramer, G. R., Ergül, A., Grimplet, J., Tillett, R. L., Tattersall, E. A., Bohlman, M. C., ... & Quilici, D. (2007). Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Functional & integrative genomics*, 7(2), 111-134.
- Cramer, G. R., Van Sluyter, S. C., Hopper, D. W., Pascovici, D., Keighley, T., & Haynes, P. A. (2013). Proteomic analysis indicates massive changes in metabolism prior to the inhibition of growth and photosynthesis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) in response to water deficit. *BMC Plant Biology*, 13(1), 1.
- Davies, W. J., & Zhang, J. (1991). Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual review of plant biology*, 42(1), 55-76.
- Engelsdorf, T., Horst, R. J., Pröls, R., Pröschel, M., Dietz, F., Hückelhoven, R., & Voll, L. M. (2013). Reduced carbohydrate availability enhances the susceptibility of Arabidopsis toward Colletotrichum higginsianum. *Plant physiology*, 162(1), 225-238.
- Enright, S., & Cipollini, D. (2011). Overlapping defense responses to water limitation and pathogen attack and their consequences for resistance to powdery mildew disease in garlic mustard, *Alliaria petiolata*. *Chemoecology*, 21(2), 89-98.
- Escalona, J. M., Tomás, M., Martorell, S., Medrano, H., Ribas- Carbo, M., & Flexas, J. (2012). Carbon balance in grapevines under different soil water supply: importance of whole plant respiration. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 18(3), 308-318.
- Escalona, J., Flexas, J., & Medrano, H. (2015). Drought effects on water flow, photosynthesis and growth of potted grapevines. *VITIS-Journal of Grapevine Research*, 41(2), 57.
- Fischer, B. M., Salakhutdinov, I., Akkurt, M., Eibach, R., Edwards, K. J., Töpfer, R., & Zyprian, E. M. (2004). Quantitative trait locus analysis of fungal disease resistance factors on a molecular map of grapevine. *Theoretical and Applied Genetics*, 108(3), 501-515.
- Fung, R. W., Gonzalo, M., Fekete, C., Kovacs, L. G., He, Y., Marsh, E., ... & Qiu, W. (2008). Powdery mildew induces defense-oriented reprogramming of the transcriptome in a susceptible but not in a resistant grapevine. *Plant physiology*, 146(1), 236-249.
- Gadoury, D. M., CADLE- DAVIDSON, L. A. N. C. E., Wilcox, W. F., Dry, I. B., Seem, R. C., & Milgroom, M. G. (2012). Grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*): a fascinating system for the study of the biology, ecology and epidemiology of an obligate biotroph. *Molecular plant pathology*, 13(1), 1-16.
- Intl. Organisation of Vine and Wine (OIV) (2015). 2015 OIV report on the world vitivinicultural situation. Intergovernmental organisation. 18 rue d'Aguesseau 75008. Paris. Available from: <http://www.oiv.int>. Accessed 2016 mai 02.
- Kolb, T. E., Fettig, C. J., Bentz, B. J., Stewart, J. E., Weed, A. S., Hicke, J. A., & Ayres, M. P. (2016). Forest insect and fungal pathogen responses to drought. *Effects of Drought on Forests and Rangelands in the United States: A Comprehensive Science Synthesis*. Vose JM, Clark JS, Luce CH, Patel-Weynand T.(eds). USDA Forest Service, Gen. Tech. Report WO-93b, 113-128.
- Kruger, B. M., & Manion, P. D. (1994). Antifungal compounds in aspen: effect of water stress. *Canadian journal of botany*, 72(4), 454-460.

- Lambers, H., Chapin III, F. S., & Pons, T. L. (2008). Plant water relations. In *Plant Physiological Ecology* (pp. 163-223). Springer New York.
- Larque-Saavedra, A. (1979). Stomatal closure in response to acetylsalicylic acid treatment. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, *93*(4), 371-375.
- Lohse, G., & Hedrich, R. (1992). Characterization of the plasma-membrane H⁺-ATPase from *Vicia faba* guard cells. *Planta*, *188*(2), 206-214.
- Loveys, B. R., & Kriedemann, P. E. (1973). Rapid changes in abscisic acid- like inhibitors following alterations in vine leaf water potential. *Physiologia plantarum*, *28*(3), 476-479.
- Loveys, B. R., & Kriedemann, P. E. (1974). Internal control of stomatal physiology and photosynthesis. I. Stomatal regulation and associated changes in endogenous levels of abscisic and phaseic acids. *Functional Plant Biology*, *1*(3), 407-415.
- Lovisol, C., & Schubert, A. (1998). Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany*, *49*(321), 693-700.
- 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.
- Malajczuk, N., & Theodorou, C. (1979). Influence of water potential on growth and cultural characteristics of *Phytophthora cinnamomi*. *Transactions of the British Mycological Society*, *72*(1), 15-18.
- Mayek-Pérez, N., García-Espinosa, R., López-Castañeda, C., Acosta-Gallegos, J. A., & Simpson, J. (2002). Water relations, histopathology and growth of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during pathogenesis of *Macrophomina phaseolina* under drought stress. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, *60*(4), 185-195.
- Medrano, H., Escalona, J. M., Cifre, J., Bota, J., & Flexas, J. (2003). A ten-year study on the physiology of two Spanish grapevine cultivars under field conditions: effects of water availability from leaf photosynthesis to grape yield and quality. *Functional Plant Biology*, *30*(6), 607-619.
- Moriondo, M., Orlandini, S., Giuntoli, A., & Bindi, M. (2005). The effect of downy and powdery mildew on grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaf gas exchange. *Journal of Phytopathology*, *153*(6), 350-357.
- Patakas, A., Nikolaou, N., Zioziou, E., Radoglou, K., & Noitsakis, B. (2002). The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant science*, *163*(2), 361-367.
- Plumbe, A., & Willmer, C. (1986). Phytoalexins, water-stress and stomata. III: The effects of some phenolics, fatty acids and some other compounds on stomatal responses. *New phytologist*, *103*(1), 17-22.
- Pool, R. M., Pearson, R. C., Welser, M. J., Lakso, A. N., & Seem, R. C. (1984). Influence of powdery mildew on yield and growth of Rosette grapevines. *Plant Disease*, *68*(7), 590-593.

- Prats, E., Gay, A. P., Mur, L. A., Thomas, B. J., & Carver, T. L. (2006). Stomatal lock-open, a consequence of epidermal cell death, follows transient suppression of stomatal opening in barley attacked by *Blumeria graminis*. *Journal of Experimental Botany*, *57*(10), 2211-2226.
- Qiu, W., Feechan, A., & Dry, I. (2015). Current understanding of grapevine defense mechanisms against the biotrophic fungus (*Erysiphe necator*), the causal agent of powdery mildew disease. *Horticulture Research*, *2*, 15020.
- Redfern, D.B., & Stenlid, J. (1998). Spore dispersal and infection. In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hüttermann, A. (Eds.), *Heterobasidion annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control, CAB Int., Oxon, UK, pp. 105–124.
- Rodrigues, M. L., Chaves, M. M., Wendler, R., David, M. M., Quick, W. P., Leegood, R. C., ... & Pereira, J. S. (1993). Osmotic adjustment in water stressed grapevine leaves in relation to carbon assimilation. *Functional Plant Biology*, *20*(3), 309-321.
- Schoeneweiss, D. F. (1975). Predisposition, stress, and plant disease. *Annual review of phytopathology*, *13*(1), 193-211.
- Scholander, P. F., Hammel, H. T., Bradstreet, E. D., & Hemmingsen, E. A. (1965). Sap pressure in vascular plants. *Science*, *148*(3668), 339-346.
- Shtienberg, D. (1992). Effects of foliar diseases on gas exchange processes: a comparative study. *Phytopathology*, *82*(7), 760-765.
- Solla, A., & Gil, L. (2002). Influence of water stress on Dutch elm disease symptoms in *Ulmus minor*. *Canadian journal of botany*, *80*(8), 810-817.
- Sperry, J. S., & Tyree, M. T. (1988). Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology*, *88*(3), 581-587.
- Steudle, E. (2001). The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. *Annual review of plant biology*, *52*(1), 847-875.
- Stoll, M., Loveys, B., & Dry, P. (2000). Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany*, *51*(350), 1627-1634.
- Tombesi, S., Nardini, A., Frioni, T., Soccolini, M., Zadra, C., Farinelli, D., ... & Palliotti, A. (2015). Stomatal closure is induced by hydraulic signals and maintained by ABA in drought-stressed grapevine. *Scientific reports*, *5*.
- Tyree, M. T. (1997). The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies. *Journal of Experimental Botany*, *48*(10), 1753-1765.
- Vannini, A., & Scarascia Mugnozza, G. (1991). Water stress: a predisposing factor in the pathogenesis of *Hypoxyton 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 *Hypoxyton mediterraneum* (De Not.) Mill. *European journal of forest pathology*, *26*(1), 12-24.

- Vilagrosa, A., Chirino, E., Peguero-Pina, J. J., Barigah, T. S., Cochard, H., & Gil-Pelegrin, E. (2012). Xylem cavitation and embolism in plants living in water-limited ecosystems. In *Plant responses to drought stress* (pp. 63-109). Springer Berlin Heidelberg.
- Vincent, D., Ergül, A., Bohlman, M. C., Tattersall, E. A., Tillett, R. L., Wheatley, M. D., ... & Schooley, D. A. (2007). Proteomic analysis reveals differences between *Vitis vinifera* L. cv. Chardonnay and cv. Cabernet Sauvignon and their responses to water deficit and salinity. *Journal of Experimental Botany*, 58(7), 1873-1892.
- Wargo, P. M. (1996). Consequences of environmental stress on oak: predisposition to pathogens. In *Annales des sciences forestières* (Vol. 53, No. 2-3, pp. 359-368). EDP Sciences.
- Wasilewska, A., Vlad, F., Sirichandra, C., Redko, Y., Jammes, F., Valon, C., ... & Leung, J. (2008). An update on abscisic acid signaling in plants and more. ... *Molecular plant*, 1(2), 198-217.
- Welter, L. J., Göktürk-Baydar, N., Akkurt, M., Maul, E., Eibach, R., Töpfer, R., & Zyprian, E. M. (2007). Genetic mapping and localization of quantitative trait loci affecting fungal disease resistance and leaf morphology in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Molecular Breeding*, 20(4), 359-374.
- Wiese, J., Kranz, T., & Schubert, S. (2004). Induction of pathogen resistance in barley by abiotic stress. *Plant Biology*, 6(05), 529-536.
- Wilhite, D.A.; Buchanan-Smith, M. 2005. Chapter 1. Drought as hazard: understanding the natural and social context. In: Wilhite, D.A., ed. Drought and water crises: science, technology and management issues. Boca Raton: Taylor and Francis: 3-29.
- Wilkinson, S., & Davies, W. J. (2002). ABA- based chemical signalling: the co- ordination of responses to stress in plants. *Plant, cell & environment*, 25(2), 195-210.
- Wyness, L. E., & Ayres, P. G. (1987). Plant-fungus water relations affect carbohydrate transport from pea leaf to powdery mildew (*Erysiphe pisi*) mycelium. *Transactions of the British Mycological Society*, 88(1), 97-104.
- Xu, P., Chen, F., Mannas, J. P., Feldman, T., Sumner, L. W., & Roossinck, M. J. (2008). Virus infection improves drought tolerance. *New Phytologist*, 180(4), 911-921.

Annexe

Auteurs et année	Famille de l'agent pathogène	Espèce pathogène	Relation trophique	Hôte	Nom français	Nature de la plante	Résultat
Achuo <i>et al.</i> 2006	Sclerotiniaceae	<i>Botrytis cinerea</i>	Nécrotrophe	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Tomate	Herbacée annuelle	Diminution
Achuo <i>et al.</i> 2006	Erysiphaceae	<i>Pseudoidium neolycopersici</i> (<i>Oidium neolycopersici</i>)	Biotrophe	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Tomate	Herbacée annuelle	Diminution
Appel & Stipes 1984	Valsaceae	<i>Endothia gyrosa</i>	Hémibiotrophe	<i>Quercus palustris</i>	Chêne des marais	Arbre	Augmentation
Ayres 1977	Erysiphaceae	<i>Erysiphe pisi</i>	Biotrophe	<i>Pisum sativum</i>	Pois protéagineux	Herbacée annuelle	Diminution
Bagga & Smalley 1968	Xylariaceae	<i>Entoleuca mamata</i> (<i>Hypoxylon pruinatum</i>)	Hémibiotrophe	<i>Populus tremuloides</i>	Peuplier faux-tremble	Arbre	Augmentation
Bethenod <i>et al.</i> 2001	Pucciniaceae	<i>Puccinia recondita f. sp. tritici</i>	Biotrophe	<i>Triticum aestivum</i>	Blé	Herbacée annuelle	Augmentation
Bertrand <i>et al.</i> 1976	Valsaceae	<i>Cytospora leucostoma</i>	Hémibiotrophe	<i>Prunus domestica</i>	Prunier	Arbre fruitier	Augmentation
Bhatti & Kraft 1992	Nectriaceae	<i>Fusarium oxysporum f. sp. ciceri</i>	Hémibiotrophe	<i>Cicer arietinum</i>	Pois chiche	Herbacée	Diminution
Bhatti & Kraft 1992	Nectriaceae	<i>Fusarium solani f. sp. pisi</i>	Nécrotrophe	<i>Cicer arietinum</i>	Pois chiche	Herbacée	Diminution
Bhatti & Kraft 1992	Pythiaceae	<i>Globisporangium ultimum</i> (<i>Pythium ultimum</i>)	Nécrotrophe	<i>Cicer arietinum</i>	Pois chiche	Herbacée	Diminution

Bhatti & Kraft 1992	Ceratocystidaceae	<i>Thielaviopsis basicola</i>	Hémibiotrophe	<i>Cicer arietinum</i>	Pois chiche	Herbacée	Diminution
Blaker & MacDonald 1981	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Hémibiotrophe	<i>Rhododendron</i>	Azalée	Arbuste	Augmentation
Blodgett <i>et al.</i> 1997	Botryosphaeriaceae	<i>Diplodia sapinea (Sphaeropsis sapinea)</i>	Hémibiotrophe	<i>Pinus resinosa</i>	Pin rouge	Conifère	Augmentation
Christiansen 1992	Ceratocystidaceae	<i>Endoconidiophora polonica (Ophiostoma polonicum)</i>	Vasculaire	<i>Picea abies</i>	Epicéa	Conifère	Pareil
Corcobado <i>et al.</i> 2014	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Hémibiotrophe	<i>Quercus ilex</i>	Chêne vert	Arbre	Augmentation
Crist & Schoeneweiss 1975	Botryosphaeriaceae	<i>Botryosphaeria dothidea</i>	Hémibiotrophe	<i>Betula alba</i>	Bouleau blanc	Arbre	Augmentation
Croisé & Lieutier 1993	Ophiostomataceae	<i>Ophiostoma brunneo-ciliatum</i>	Vasculaire	<i>Pinus sylvestris</i>	Pin sylvestre	Conifère	Pareil
Croisé <i>et al.</i> 2001	Ophiostomataceae	<i>Leptographium wingfieldii</i>	Vasculaire	<i>Pinus sylvestris</i>	Pin sylvestre	Conifère	Augmentation
Croisé <i>et al.</i> 1998	Ophiostomataceae	<i>Ophiostoma ips</i>	Vasculaire	<i>Pinus sylvestris</i>	Pin sylvestre	Conifère	Pareil
Dickenson & Wheeler 1981	Xylariaceae	<i>Cryptostroma corticale</i>	Hémibiotrophe	<i>Acer pseudoplatanus</i>	Erable sycomore	Arbre	Augmentation
Encina <i>et al.</i> 2012	Ophiostomataceae	<i>Ophiostoma ips</i>	Inconnue	<i>Pinus sylvestris</i>	Pin sylvestre	Conifère	Pareil
Enright & Cipollini 2011	Erysiphaceae	<i>Erysiphe cruciferarum</i>	Biotrophe	<i>Alliaria petiolata</i>	Herbe à ail	Herbacée bisannuelle	Diminution

Ferraz <i>et al.</i> 1999	Sclerotiniaceae	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Nécrotrophe	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Haricot commun	Herbacée annuelle	Diminution
Ferreira <i>et al.</i> 1999	Phaeomoniellaceae	<i>Phaeomoniella chlamydospora</i> (<i>Phaeoacremonium chlamydosporum</i>)	Hémibiotrophe	<i>Vitis vinifera</i> cv. <i>Chenin blanc</i>	Vigne	Liane	Augmentation
Gill <i>et al.</i> 2001	Ceratobasidioideae	<i>Rhizoctonia solani</i>	Nécrotrophe	<i>Triticum aestivum</i>	Blé	Herbacée annuelle	Augmentation
Hide & Firmager 1989	Ceratobasidioideae	<i>Rhizoctonia solani</i>	Nécrotrophe	<i>Solanum tuberosum</i>	Pomme de terre	Herbacée vivace	Augmentation
Jacobi & Riffle 1989	Incertae sedis	<i>Thyronectria austroamericana</i>	Hémibiotrophe	<i>Gleditsia triacanthos</i>	Févier d'Amérique	Arbre	Diminution
Kackley <i>et al.</i> 1990	Magnaporthaceae	<i>Magnaporthopsis poae</i> (<i>Magnaportha poae</i>)	Nécrotrophe	<i>Poa annua</i>	Pâturin annuel	Herbacée annuelle	Variable
Kackley <i>et al.</i> 1990	Magnaporthaceae	<i>Magnaporthopsis poae</i> (<i>Magnaportha poae</i>)	Nécrotrophe	<i>Poa pratensis</i>	Pâturin des prés	Herbacée vivace	Diminution
Lindberg & Johansson 1992	Bondarzewiaceae	<i>Heterobasidion annosum</i>	Nécrotrophe	<i>Picea abies</i>	Epicéa	Conifère	Variable
Luque <i>et al.</i> 2000	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Hémibiotrophe	<i>Quercus suber</i>	Chêne-liège	Arbre	Diminution
Luque <i>et al.</i> 2000	Botryosphaeriaceae	<i>Diplodia mutila</i> (<i>Botryosphaeria stevensii</i>)	Inconnue	<i>Quercus suber</i>	Chêne-liège	Arbre	Pareil
Luque <i>et al.</i> 2000	Diaporthaceae	<i>Phomopsis</i> sp.	Inconnue	<i>Quercus suber</i>	Chêne-liège	Arbre	Augmentation
Luque <i>et al.</i> 2000	Nectriaceae	<i>Fusarium solani</i>	Nécrotrophe	<i>Quercus suber</i>	Chêne-liège	Arbre	Diminution

Luque <i>et al.</i> 2000	Xylariaceae	<i>Biscogniauxia mediterranea</i> (<i>Hypoxylon mediterraneum</i>)	Vasculaire	<i>Quercus suber</i>	Chêne-liège	Arbre	Augmentation
Luque <i>et al.</i> 2000	Incertae sedis	<i>Dendrophoma myriadea</i>	Inconnue	<i>Quercus suber</i>	Chêne-liège	Arbre	Diminution
Luque <i>et al.</i> 2000	Diaporthaceae	<i>Phomopsis quercella</i>	Nécrotrophe	<i>Quercus suber</i>	Chêne-liège	Arbre	Diminution
Ma <i>et al.</i> 2001	Botryosphaeriaceae	<i>Botryosphaeria dothidea</i>	Hémibiotrophe	<i>Pistacia vera</i>	Pistachier de Californie	Arbuste	Augmentation
Madar <i>et al.</i> 1989	Botryosphaeriaceae	<i>Diplodia sapinea</i> (<i>Diplodia pinea</i>)	Hémibiotrophe	<i>Cupressus sempervirens</i>	Cyprès commun	Conifère	Augmentation
Madar <i>et al.</i> 1989	Amphisphaeriaceae	<i>Seiridium cardinale</i>	Nécrotrophe	<i>Cupressus sempervirens</i>	Cyprès commun	Conifère	Diminution
Madar <i>et al.</i> 1996	Nectriaceae	<i>Fusarium compactum</i>	Nécrotrophe	<i>Cupressus sempervirens</i>	Cyprès commun	Conifère	Augmentation
Marçais <i>et al.</i> 1993	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Nécrotrophe	<i>Quercus rubra</i>	Chêne rouge d'Amérique	Arbre	Augmentation
Maurel <i>et al.</i> 2001	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Nécrotrophe	<i>Quercus robur</i>	Chêne pédonculé	Arbre	Pareil
Maurel <i>et al.</i> 2001	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Nécrotrophe	<i>Quercus rubra</i>	Chêne rouge d'Amérique	Arbre	Pareil
Maurel <i>et al.</i> 2001	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Nécrotrophe	<i>Quercus ilex</i>	Chêne vert	Arbre	Diminution
Maurel <i>et al.</i> 2001	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Nécrotrophe	<i>Castanea crenata x C. sativa</i>	Châtaigner hybride	Arbre	Pareil
Maxwell <i>et al.</i> 1997	Mycosphaerellaceae	<i>Sphaerulina musiva</i> (<i>Septoria musiva</i>)	Nécrotrophe	<i>Hybride de Populus nigra</i>	Peuplier	Arbre	Augmentation
Mayek-Perez <i>et al.</i> 2002	Botryosphaeriaceae	<i>Macrophomina phaseolina</i>	Nécrotrophe	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Haricot commun	Herbacée annuelle	Augmentation

Morehart & Melchior 1980	Plectosphaerellaceae	<i>Verticillium albo-atrum</i>	Vasculaire	<i>Liriodendron tulipifera</i>	Tulipier de Virginie	Arbre	Augmentation
Morley <i>et al.</i> 1993	Didymellaceae	<i>Ascochyta paspali</i>	Nécrotrophe	<i>Paspalum</i>	Paspalum	Herbacée	Augmentation
Mullen <i>et al.</i> 1991	Botryosphaeriaceae	<i>Lasiodiplodia theobromae</i>	Nécrotrophe	<i>Cornus florida</i>	Cornouiller à fleurs	Arbuste	Augmentation
Odvody & Dunkle 1978	Botryosphaeriaceae	<i>Macrophomina phaseolina</i>	Nécrotrophe	<i>Sorghum bicolor</i>	Sorgo	Herbacée annuelle	Augmentation
Paoletti <i>et al.</i> 2001	Botryosphaeriaceae	<i>Diplodia sapinea</i> (<i>Sphaeropsis sapinea</i>)	Hémibiotrophe	<i>Pinus halepensis</i>	Pin d'Alep	Conifère	Variable
Pennypacker <i>et al.</i> 1991	Plectosphaerellaceae	<i>Verticillium albo-atrum</i>	Vasculaire	<i>Medicago sativa</i>	Luzerne cultivée	Herbacée vivace	Diminution
Piou <i>et al.</i> 2005	Botryosphaeriaceae	<i>Diplodia sapinea</i> (<i>Sphaeropsis sapinea</i>)	Hémibiotrophe	<i>Pinus sylvestris</i>	Pin sylvestre	Conifère	Pareil
Popoola & Fox 2003	Physalacriaceae	<i>Armillaria gallica</i>	Nécrotrophe	<i>Ribes nigra</i>	Cassis	Arbuste	Pareil
Popoola & Fox 2003	Physalacriaceae	<i>Armillaria gallica</i>	Nécrotrophe	<i>Fragaria x ananassa</i>	Fraisier	Herbacée vivace	Augmentation
Popoola & Fox 2003	Physalacriaceae	<i>Armillaria gallica</i>	Nécrotrophe	<i>Chaemaecyparis lawsoniana</i>	Cyprès de Lawson	Conifère	Augmentation
Popoola & Fox 2003	Physalacriaceae	<i>Armillaria gallica</i>	Nécrotrophe	<i>Ligustrum ovalifolium</i>	Troène de Californie	Arbuste	Augmentation
Popoola & Fox 2003	Physalacriaceae	<i>Armillaria mellea</i>	Nécrotrophe	<i>Ribes nigra</i>	Cassis	Arbuste	Pareil
Popoola & Fox 2003	Physalacriaceae	<i>Armillaria mellea</i>	Nécrotrophe	<i>Fragaria x ananassa</i>	Fraisier	Herbacée vivace	Augmentation
Popoola & Fox 2003	Physalacriaceae	<i>Armillaria mellea</i>	Nécrotrophe	<i>Chaemaecyparis lawsoniana</i>	Cyprès de Lawson	Conifère	Augmentation

Popoola & Fox 2003	Physalacriaceae	<i>Armillaria mellea</i>	Nécrotrophe	<i>Ligustrum ovalifolium</i>	Troène de Californie	Arbuste	Augmentation
Pusey 1989	Botryosphaeriaceae	<i>Botryosphaeria dothidea</i>	Hémibiotrophe	<i>Prunus persica</i>	Pêcher	Arbre fruitier	Augmentation
Ragazzi <i>et al.</i> 1999	Botryosphaeriaceae	<i>Diplodia mutila</i>	Endophyte	<i>Quercus robur</i>	Chêne pédonculé	Arbre	Augmentation
Ramegowda <i>et al.</i> 2013	Sclerotiniaceae	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	Nécrotrophe	<i>Nicotiana benthamiana</i>	Tabac	Herbacée	Diminution
Ristaino & Duniway 1989	Pythiaceae	<i>Phytophthora nicotianae (Phytophthora parasitica)</i>	Hémibiotrophe	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Tomate	Herbacée annuelle	Augmentation
Robin <i>et al.</i> 2001	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Nécrotrophe	<i>Quercus ilex</i>	Chêne vert	Arbre	Pareil
Robin <i>et al.</i> 2001	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Nécrotrophe	<i>Quercus suber</i>	Chêne-liège	Arbre	Pareil
Robin <i>et al.</i> 2001	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Nécrotrophe	<i>Quercus rubra</i>	Chêne rouge d'Amérique	Arbre	Pareil
Rohrs-Richey <i>et al.</i> 2010	Valsaceae	<i>Valsa melanodiscus</i>	Hémibiotrophe	<i>Alnus fruticosa</i>	Aulne	Arbre	Augmentation
Rotem <i>et al.</i> 1990	Pleosporaceae	<i>Alternaria macrospora</i>	Nécrotrophe	<i>Gossypium barbadense</i>	Cotonnier créole	Arbuste	Augmentation
Rothrock 1992	Ceratocystidaceae	<i>Thielaviopsis basicola</i>	Hémibiotrophe	<i>Gossypium hirsutum</i>	Coton mexicain	Arbuste	Diminution
Salle <i>et al.</i> 2008	Ophiostomataceae	<i>Leptographium yunnanense</i>	Vasculaire	<i>Pinus yunnanensis</i>	Pin du Yunnan	Conifère	Pareil
Schneider & Pendery 1983	Nectriaceae	<i>Fusarium moniliforme</i>	Nécrotrophe	<i>Zea mays</i>	Maïs	Herbacée annuelle	Variable

Sherwood <i>et al.</i> 2015	Botryosphaeriaceae	<i>Diplodia sapinea</i>	Hémibiotrophe	<i>Pinus nigra</i>	Pin noir d'Autriche	Conifère	Augmentation
Solla & Gil 2002	Ophiostomataceae	<i>Ophiostoma novo-ulmi</i>	Vasculaire	<i>Ulmus minor</i>	Orme champêtre	Arbre	Augmentation
Suleman <i>et al.</i> 2001	Ceratocystidaceae	<i>Chalara radicola</i> (téléomorphe : <i>Thielaviopsis radicola</i>)	Nécrotrophe	<i>Phoenix dactylifera</i>	Palmier dattier	Palmier	Augmentation
Suleman <i>et al.</i> 2001	Ceratocystidaceae	<i>Thielaviopsis paradoxa</i> (<i>Chalara paradoxa</i>)	Nécrotrophe	<i>Phoenix dactylifera</i>	Palmier dattier	Palmier	Augmentation
Swiecki & Bernhardt 2002	Pythiaceae	<i>Phytophthora ramorum</i>	Hémibiotrophe	<i>Quercus agrifolia</i>	Chêne de Californie	Arbre	Diminution
Terry <i>et al.</i> 2007	Sclerotiniaceae	<i>Botrytis cinerea</i>	Nécrotrophe	<i>Fragaria x ananassa</i>	Fraisier	Herbacée vivace	Pareil
Tippett <i>et al.</i> 1986	Pythiaceae	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Nécrotrophe	<i>Eucalyptus marginata</i>	Jarrah	Arbre	Diminution
Tobiesen & Buchsbaum 1974	Valsaceae	<i>Cytospora pruinosa</i> (<i>Cytophoma pruinosa</i>)	Hémibiotrophe	<i>Fraxinus americana</i>	Frêne blanc	Arbre	Augmentation
Tobiesen & Buchsbaum 1974	Botryosphaeriaceae	<i>Fusicoccum sp.</i>	Hémibiotrophe	<i>Fraxinus americana</i>	Frêne blanc	Arbre	Augmentation
Van Niekerk <i>et al.</i> 2011	Botryosphaeriaceae	<i>Diplodia seriata</i>	Nécrotrophe	<i>Vitis vinifera cv. Syrah</i>	Vigne	Liane	Augmentation
Van Niekerk <i>et al.</i> 2011	Botryosphaeriaceae	<i>Lasiodiplodia theobromae</i>	Hémibiotrophe	<i>Vitis vinifera cv. Syrah</i>	Vigne	Liane	Augmentation

Van Niekerk <i>et al.</i> 2011	Botryosphaeriaceae	<i>Neofusicoccum australe</i>	Hémibiotrophe	<i>Vitis vinifera</i> cv. Syrah	Vigne	Liane	Augmentation
Van Niekerk <i>et al.</i> 2011	Botryosphaeriaceae	<i>Neofusicoccum parvum</i>	Hémibiotrophe	<i>Vitis vinifera</i> cv. Syrah	Vigne	Liane	Augmentation
Vannini <i>et al.</i> 1992	Xylariaceae	<i>Biscogniauxia mediterranea</i> (Hypoxylon mediterraneum)	Vasculaire	<i>Quercus cerris</i>	Chêne chevelu	Arbre	Augmentation
von Sury & Flückiger 1991	Valsaceae	<i>Apiognomonina veneta</i>	Hémibiotrophe	<i>Platanus x acerifolia</i>	Platane	Arbre	Diminution
Wiese <i>et al.</i> 2004	Erysiphaceae	<i>Blumeria graminis f. sp. hordei</i>	Biotrophe	<i>Hordeum vulgare</i>	Orge	Herbacée annuelle	Diminution

Achuo, E. A., Prinsen, E., & Höfte, M. (2006). Influence of drought, salt stress and abscisic acid on the resistance of tomato to *Botrytis cinerea* and *Oidium neolycopersici*. *Plant pathology*, 55(2), 178-186.

Appel, D. N., & Stipes, R. J. (1984). Canker expansion on water-stressed pin oaks colonized by *Endothia gyrosa*. *Plant disease*, 68, 851-853.

Ayres, P. G. (1977). Effect of water potential of pea leaves on spore production by *Erysiphe pisi* (powdery mildew). *Transactions of the British Mycological Society*, 68(1), 97-100.

Bagga, D. K., & Smalley, E. B. (1969). Factors affecting canker development on *Populus tremuloides* artificially inoculated with *Hypoxylon pruinatum*. *Canadian Journal of Botany*, 47(6), 907-914.

Bethenod, O., Huber, L., & Slimi, H. (2001). Photosynthetic response of wheat to stress induced by *Puccinia recondita* and post-infection drought. *Photosynthetica*, 39(4), 581-590.

- Bertrand, P. F., English, H., Uriu, K., & Schick, F. J. (1976). Late season water deficits and development of Cytospora canker in French prune. *Phytopathology*, 66(11).
- Bhatti, M. A., & Kraft, J. M. (1992). Influence of soil moisture on root rot and wilt of chickpea. *Plant Disease*, 76(12), 1259-1262.
- Blaker, N. S., & MacDonald, J. D. (1981). Predisposing effects of soil moisture extremes on the susceptibility of rhododendron to Phytophthora root and crown rot. *Phytopathology*, 71(83), 1-834.
- Blodgett, J. T., Kruger, E. L., & Stanosz, G. R. (1997). Sphaeropsis sapinea and water stress in a red pine plantation in central Wisconsin. *Phytopathology*, 87(4), 429-434.
- Christiansen, E. (1992). After effects of drought did not predispose young Picea abies to infection by the bark beetle transmitted blue stain fungus Ophiostoma polonicum. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 7(1-4), 557-569.
- Corcobado, T., Cubera, E., Juárez, E., Moreno, G., & Solla, A. (2014). Drought events determine performance of Quercus ilex seedlings and increase their susceptibility to Phytophthora cinnamomi. *Agricultural and Forest Meteorology*, 192, 1-8.
- Crist, C. R., & Schoeneweiss, D. F. (1975). The influence of controlled stresses on susceptibility of European white birch stems to attack by Botryosphaeria dothidea. *Phytopathology*, 65(4), 369-373.
- Croisé, L., & Lieutier, F. (1993). Effects of drought on the induced defence reaction of Scots pine to bark beetle-associated fungi. In *Annales des sciences forestières* (Vol. 50, No. 1, pp. 91-97). EDP Sciences.
- Croisé, L., Lieutier, F., Cochard, H., & Dreyer, E. (2001). Effects of drought stress and high density stem inoculations with Leptographium wingfieldii on hydraulic properties of young Scots pine trees. *Tree Physiology*, 21(7), 427-436.
- Croisé, L., Dreyer, E., & Lieutier, F. (1998). Effects of drought stress and severe pruning on the reaction zone induced by single inoculations with a bark beetle associated fungus (Ophiostoma ips) in the phloem of young Scots pines. *Canadian journal of forest research*, 28(12), 1814-1824.
- Dickenson, S., & Wheeler, B. E. J. (1981). Effects of temperature, and water stress in sycamore, on growth of Cryptostroma corticale. *Transactions of the British Mycological Society*, 76(2), 181-185.

- Encina, A., Valbuena, M. L., Acebes, J. L., Lieutier, F., & Fernández, M. M. (2012). Effect of water availability and fertilization on water status, growth, vigour and the resistance of Scots pine to fungal mass inoculation with *Ophiostoma ips*. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, *146*(2), 384-393.
- Enright, S., & Cipollini, D. (2011). Overlapping defense responses to water limitation and pathogen attack and their consequences for resistance to powdery mildew disease in garlic mustard, *Alliaria petiolata*. *Chemoecology*, *21*(2), 89-98.
- Ferraz, L. C. L., Filho, A. C., Nasser, L. C. B., & Azevedo, J. (1999). Effects of soil moisture, organic matter and grass mulching on the carpogenic germination of sclerotia and infection of bean by *Sclerotinia sclerotiorum*. *Plant pathology*, *48*(1), 77-82.
- Ferreira, J. H. S., Van Wyk, P. S., & Calitz, F. J. (1999). Slow dieback of grapevine in South Africa: stress-related predisposition of young vines for infection by *Phaeoacremonium chlamydosporum*. *South African Journal of Enology and Viticulture*, *20*(2), 43-46.
- Gill, J. S., Sivasithamparam, K., & Smettem, K. R. J. (2001). Soil moisture affects disease severity and colonisation of wheat roots by *Rhizoctonia solani* AG-8. *Soil Biology and Biochemistry*, *33*(10), 1363-1370.
- Hide, G. A., & Firmager, J. P. (1989). Effects of soil temperature and moisture on stem canker (*Rhizoctonia solani*) disease of potatoes. *Potato research*, *32*(1), 75-80.
- Jacobi, W. R., & Riffle, J. W. (1989). Effects of water stress on *Thyronectria* canker of honeylocusts. *Phytopathology*, *79*(12), 1333-1337.
- Kackley, K. E., Grybauskas, A. P., Hill, R. L., & Dernoeden, P. H. (1990). Influence of temperature-soil water status interactions on the development of summer patch in *Poa* spp. *Phytopathology*, *80*(7), 650-655.
- Lindberg, M., & Johansson, M. (1992). Resistance of *Picea abies* seedlings to infection by *Heterobasidium annosum* in relation to drought stress. *European journal of forest pathology*, *22*(2), 115-124.
- Luque, J., Parladé, J., & Pera, J. (2000). Pathogenicity of fungi isolated from *Quercus suber* in Catalonia (NE Spain). *Forest Pathology*, *30*(5), 247-263.
- Ma, Z., Morgan, D. P., & Michailides, T. J. (2001). Effects of water stress on *Botryosphaeria* blight of pistachio caused by *Botryosphaeria dothidea*. *Plant Disease*, *85*(7), 745-749.

- Madar, Z., Solel, Z., & Kimchi, M. (1989). Effect of water stress in cypress on the development of cankers caused by *Diplodia pinea* f. sp. *cupressi* and *Seiridium cardinale*. *Plant Disease*, 73(6), 484-486.
- Madar, Z., Kimchi, M., & Solel, Z. (1996). Fusarium canker of Italian cypress. *European journal of forest pathology*, 26(2), 107-112.
- Marçais, B., Dupuis, F., & Desprez Loustau, M. L. (1993). Influence of water stress on susceptibility of red oak (*Quercus rubra*) to *Phytophthora cinnamomi*. *European Journal of Forest Pathology*, 23(5), 295-305.
- Maurel, M., Robin, C., Capron, G., & Desprez Loustau, M. L. (2001). Effects of root damage associated with *Phytophthora cinnamomi* on water relations, biomass accumulation, mineral nutrition and vulnerability to water deficit of five oak and chestnut species. *Forest Pathology*, 31(6), 353-369.
- Maxwell, D. L., Kruger, E. L., & Stanosz, G. R. (1997). Effects of water stress on colonization of poplar stems and excised leaf disks by *Septoria musiva*. *Phytopathology*, 87(4), 381-388.
- Mayek-Pérez, N., García-Espinosa, R., López-Castañeda, C., Acosta-Gallegos, J. A., & Simpson, J. (2002). Water relations, histopathology and growth of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during pathogenesis of *Macrophomina phaseolina* under drought stress. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 60(4), 185-195.
- Morehart, A. L., & Melchior, G. L. (1982). Influence of water stress on Verticillium wilt of yellow-poplar. *Canadian Journal of Botany*, 60(3), 201-209.
- Morley, T. B., William, B. L., & Price, T. V. (1993). The effects of water stress on the incidence and severity of paspalum leaf blight and on *Ascochyta paspali*. *Australasian Plant Pathology*, 22(3), 105-110.
- Mullen, J. M., Gilliam, C. H., Hagan, A. K., & Morgan-Jones, G. (1991). Canker of dogwood caused by *Lasiodiplodia theobromae*, a disease influenced by drought stress or cultivar selection. *Plant Disease*, 75(9), 886-889.
- Odvody, G. N., & Dunkle, L. D. (1979). Charcoal stalk rot of sorghum: effect of environment on host-parasite relations. *Phytopathology*, 69, 250-254.
- Paoletti, E., Danti, R., & Strati, S. (2001). Pre-and post-inoculation water stress affects *Sphaeropsis sapinea* canker length in *Pinus halepensis* seedlings. *Forest Pathology*, 31(4), 209-218.

- Pennypacker, B. W., Leath, K. T., & Hill Jr, R. R. (1991). Impact of drought stress on the expression of resistance to *Verticillium albo-atrum* in alfalfa. *Phytopathology*, 81(9), 1014-1024.
- Piou, D., Guérard, N., Dreyer, E. (2005). Effets combinés de la sécheresse et de la fertilisation sur les nécroses corticales induites par *Sphaeropsis sapinea*. *Cahiers du DSF*, n.p.
- Popoola, T. O. S., & Fox, R. T. V. (2003). Effect of water stress on infection by species of honey fungus (*Armillaria mellea* and *A. gallica*). *Arboricultural Journal*, 27(2), 139-154.
- Pusey, P. L. (1989). Influence of water stress on susceptibility of nonwounded peach bark to *Botryosphaeria dothidea*. *Plant Disease*, 73(12), 1000-1003.
- Ragazzi, A., Moricca, S., & Dellavalle, I. (1999). Water stress and the development of cankers by *Diplodia mutila* on *Quercus robur*. *Journal of Phytopathology*, 147(7-8), 425-428.
- Ramegowda, V., Senthil-Kumar, M., Ishiga, Y., Kaundal, A., Udayakumar, M., & Mysore, K. S. (2013). Drought stress acclimation imparts tolerance to *Sclerotinia sclerotiorum* and *Pseudomonas syringae* in *Nicotiana benthamiana*. *International journal of molecular sciences*, 14(5), 9497-9513.
- Ristaino, J. B., & Duniway, J. M. (1989). Effect of preinoculation and postinoculation water stress on the severity of *Phytophthora* root rot in processing tomatoes. *Plant Disease (USA)*.
- Robin, C., Capron, G., & Desprez Loustau, M. L. (2001). Root infection by *Phytophthora cinnamomi* in seedlings of three oak species. *Plant Pathology*, 50(6), 708-716.
- Rohrs Richey, J. K., Mulder, C. P., Winton, L. M., & Stanosz, G. (2011). Physiological performance of an Alaskan shrub (*Alnus fruticosa*) in response to disease (*Valsa melanodiscus*) and water stress. *New Phytologist*, 189(1), 295-307.
- Rotem, J., Drepper, W., Bashi, E., & Kranz, J. (1990). The effect of age, nutrition and soil moisture on predisposition of cotton to infection by *Alternaria macrospora*. *Phytopathologia Mediterranea*, 19-24.
- Rothrock, C. S. (1992). Influence of Soil Temperature, Water, and Texture on *Thielaviopsis basicola* and Black Root Rot of Cotton.

- Salle, A., Ye, H., Yart, A., & Lieutier, F. (2008). Seasonal water stress and the resistance of *Pinus yunnanensis* to a bark-beetle-associated fungus. *Tree physiology*, 28(5), 679-687.
- Schneider, R. W., & Pendery, W. E. (1983). Stalk rot of corn: Mechanism of predisposition by an early season water stress. *Phytopathology*, 73(6), 863-871.
- Sherwood, P., Villari, C., Capretti, P., & Bonello, P. (2015). Mechanisms of induced susceptibility to *Diplodia* tip blight in drought-stressed Austrian pine. *Tree physiology*, tpv026.
- Solla, A., & Gil, L. (2002). Influence of water stress on Dutch elm disease symptoms in *Ulmus minor*. *Canadian journal of botany*, 80(8), 810-817.
- Suleman, P., Al-Musallam, A., & Menezes, C. A. (2001). The effect of solute potential and water stress on black scorch caused by *Chalara paradoxa* and *Chalara radicola* on date palms. *Plant Disease*, 85(1), 80-83.
- Swiecki, T. J., & Bernhardt, E. (2002). Evaluation of stem water potential and other tree and stand variables as risk factors for *Phytophthora ramorum* canker development in coast live oak. In *Proceedings of the Fifth Symposium on California Oak Woodlands. USDA general technical report PSW-GTR-184. Albany, CA, USA: USDA* (pp. 787-798).
- Terry, L. A., Chope, G. A., & Bordonaba, J. G. (2007). Effect of water deficit irrigation and inoculation with *Botrytis cinerea* on strawberry (*Fragaria x ananassa*) fruit quality. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55(26), 10812-10819.
- Tippett, J. T., Crombie, D. S., & Hill, T. C. (1987). Effect of phloem water relations on the growth of *Phytophthora cinnamomi* in *Eucalyptus marginata*. *Phytopathology*, 77(2), 246-250.
- Tobiessen, P., & Buchsbaum, S. (1976). Ash dieback and drought. *Canadian journal of botany*, 54(5-6), 543-545.
- Van Niekerk, J., Strever, A. E., Du Toit, G. P., Halleen, F., & Fourie, P. H. (2011). Influence of water stress on Botryosphaeriaceae disease expression in grapevines. *Phytopathologia Mediterranea*, 50(4), 151-165.
- Vannini, A., & Scarascia Mugnozza, G. (1991). Water stress: a predisposing factor in the pathogenesis of *Hypoxyylon mediterraneum* on *Quercus cerris*. *European Journal of Forest Pathology*, 21(4), 193-201.

von Sury, R., & Fluckiger, W. (1991). Effects of Air Pollution and Water Stress on Leaf Blight and Twig Cankers of London Planes [*Platanus x acerifolia* (Ait.) Willd.] Caused by *Apiognomonia veneta* (Sacc. & Speg.) Hohn. *New phytologist*, 397-405.

Wiese, J., Kranz, T., & Schubert, S. (2004). Induction of pathogen resistance in barley by abiotic stress. *Plant Biology*, 6(05), 529-536.