

## La santé et la vitalité de la vigne dépend de son microbiote

### Apparition des symptômes et déséquilibre de la diversité microbienne

L'apparition des symptômes, caractéristiques d'une pathologie donnée, est conditionnée par la présence d'un pathogène végétal ou d'un complexe d'agents pathogènes dont la virulence s'exprimera. Les symptômes de dépérissement ne sont généralement visibles que dans certains tissus même si la plante est entièrement colonisée (Bruez et al., 2020). De plus, les pathogènes peuvent être présents sous une forme latente et inoffensive dans les tissus végétaux pendant des années avant que le dépérissement ne devienne visible (Berlanas et al., 2020 ; Hrycan et al., 2020).

### Sensibilité de l'équilibre microbien aux stress abiotiques et biotiques

#### Impacts des stress abiotiques

L'impact de certains stress abiotiques (par exemple la chaleur et le stress hydrique) sur le déclenchement ou l'aggravation des symptômes a été étudié et confirmé (Songy et al., 2019 ; Hrycan et al., 2020 ; Calvo-Garrido et al., 2021) même s'il semble que ces stress ne soient pas liés à la phase précoce de l'infection (Sosnowski et al., 2021). Le fait que les pratiques culturelles ou les stress abiotiques influencent également la composition et la structure du microbiote renforce l'hypothèse d'un changement microbien associé à certains dépérissements de la vigne.

Il est toutefois à noter que ce changement microbien pourrait être soit la cause directe du dépérissement, soit la conséquence de l'impact d'un autre stress (avec une relation de cause à effet indirecte).

#### Impacts des stress biotiques

##### Interventions humaines

Le sol et le matériel végétal contaminé utilisé dans les pépinières (malgré les traitements à l'eau chaude) sont des sources d'*Agrobacterium vitis*. Une fois que la bactérie est présente dans le système vasculaire, tout type de stress nécessitant une multiplication cellulaire peut provoquer l'apparition de galles du collet : les procédures de greffage, les blessures causées par le passage d'équipements agricoles, la taille ou l'élimination des gourmands sont des activités humaines plausibles favorisant le développement de cette maladie (Burr et al., 1998 ; Filo et al., 2013 ; Faist et al., 2016).

##### Pathogènes microbien

Malgré les avancées technologiques en métagénomique, peu d'études à ce jour se concentrent sur la comparaison du microbiote des vignes symptomatiques (c'est-à-dire en dépérissement) et asymptomatiques, en particulier pour le dépérissement bactérien.

Dans le cas de la galle du collet, *Agrobacterium vitis* a été trouvé significativement présent uniquement au niveau du point de greffe des plantes malades par rapport aux plantes saines (Faist et al., 2016). Fait intéressant, la richesse spécifique était plus élevée dans le point de greffe des plantes infectées que dans celui des vignes saines. De plus, le microbiote dominant variait tout au long de l'année dans les échantillons sains, tandis que dans les échantillons symptomatiques, trois espèces (*Pseudomonas* sp., *Enterobacteriaceae* sp. et *Agrobacterium vitis*) prédominaient toute l'année.

Dans le cas de la maladie de Pierce, la présence ou l'absence de la maladie influence les communautés endophytes présentes dans les sarments. Une corrélation positive a été trouvée entre ce dépérissement et quatre taxons à très faible abondance relative : *Bacillus*, *Pediococcus*, *Caulobacter* et *Dialister* (Deyett et al., 2017).

Les travaux existants sur les dépérissements fongiques ont principalement été menés en lien avec les maladies du bois, notamment l'esca. Dans leur étude, Bruez et al., (2016) ont analysé le microbiote fongique des tissus ligneux de vignes ne présentant pas de symptômes foliaires d'esca ou de dépérissement à *Eutypa*. Malgré l'absence de symptômes visibles, ils ont trouvé de nombreux pathogènes des maladies du bois

# Holobionte, microbiote et microbiome de la vigne (4/4)

parmi la communauté et ont conclu qu'un équilibre par compétition était maintenu entre les champignons pathogènes, les mycoparasites et les saprophytes, empêchant le développement des symptômes.

Ces résultats sont corroborés par une autre étude montrant que les différences dans la composition fongique entre les plantes symptomatiques et asymptomatiques sont moins importantes que les différences entre les organes d'une même plante (Geiger et al., 2022). Il semble que l'apparition des symptômes ne puisse pas être corrélée à la simple présence du champignon responsable du dépérissage dans le bois ou à son abundance plus ou moins importante (Del Frari et al., 2019). Une étude récente suppose même que la virulence de *Fomitiporia mediterranea* (l'un des champignons pathogènes responsables de l'esca), et en particulier sa capacité à dégrader le bois, résulte d'une interaction avec certaines bactéries présentes dans le bois (Haidar et al., 2021).

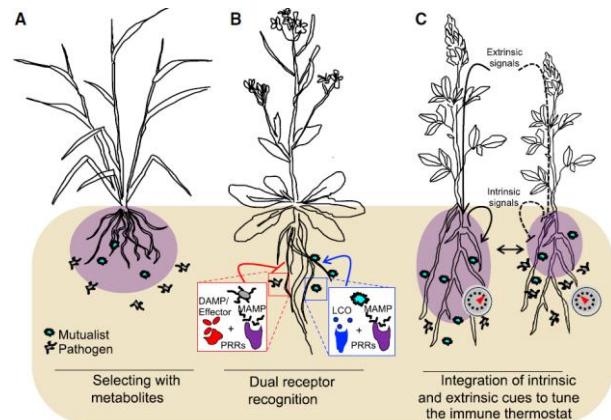
Les différences dans les communautés microbiennes entre les plantes symptomatiques et asymptomatiques, lorsqu'elles existent, semblent être localisées au niveau de la rhizosphère de la vigne, et non dans le bois ou les feuilles (Bruez et al., 2020 ; Darriaut et al., 2021 ; Bekris et al., 2021).

L'abondance des genres *Phaeoacremonium* et *Phaemoniella* a été trouvée plus élevée dans les sols associés aux vignes symptomatiques par rapport aux asymptomatiques (Nerva et al., 2019). Par conséquent, la source de l'inoculum pathogène serait située dans le sol et pourrait être neutralisée par la présence d'autres bactéries, d'où un équilibre dans les sols où sont présents des plantes asymptomatiques.

## Microbiote de la rhizosphère et vignes en dépérissage

Compte tenu de la manière dont les plantes recrutent des microorganismes, en particulier ceux de la rhizosphère, il est probable que l'apparition des symptômes chez les plantes en dépérissage résulte d'une perturbation de ce recrutement.

Il est essentiel pour la plante de maintenir un équilibre permanent entre le recrutement de microorganismes bénéfiques et la restriction des pathogènes (figure 1). Cela n'est pas simple car les voies d'entrée sont les mêmes (Thoms et al., 2021). D'une part, certaines études, principalement menées sur des plantes annuelles, ont montré un recrutement actif important de microorganismes bénéfiques en réponse au dépérissage de la plante (figure 2) par la sécrétion de métabolites qui stimulent des microorganismes spécifiques dans la communauté (Berendsen et al., 2012). D'autre part, la localisation des microorganismes peut changer (les épiphytes deviennent des endophytes (West et al., 2010).



# Holobionte, microbiote et microbiome de la vigne (4/4)

Les activités anthropiques (par exemple, la fertilisation par dépôt d'azote ou de soufre) peuvent également modifier le microbiote rhizosphérique, démontrant l'importance de la composition chimique des sols dans l'établissement des communautés microbiennes.

Par ailleurs, la composition des exsudats racinaires varie en fonction de l'âge de la plante (Nguyen, 2003 ; Chaparro *et al.*, 2014 ; Hupe *et al.*, 2018) et du génotype (Micallef *et al.*, 2009 ; Mwafulirwa *et al.*, 2016 ; Leisso *et al.*, 2018). Les stress abiotiques comme la sécheresse ou la chaleur peuvent également modifier la rhizodéposition

(Bakhshandeh *et al.*, 2019 ; Preece & Peñuelas, 2016).

De plus, des changements dans la rhizodéposition ont été liés à des interactions biotiques. Par exemple, la présence d'endophytes fongiques chez les Poacées a été corrélée à des modifications de la rhizodéposition (Van Hecke *et al.*, 2005), la présence de nématodes ou d'autres pathogènes a un impact sur la qualité et la quantité des exsudats (Escudero *et al.*, 2014 ; Gu *et al.*, 2016) et, pour finir, la mycorhization a un impact significatif sur la nature des exsudats racinaires (Leyval & Berthelin, 1993 ; Scheffknecht *et al.*, 2006).

Ainsi, l'influence des microorganismes (pathogènes ou non) externes à la plante sur les métabolites exsudés semble établie, principalement chez les plantes annuelles.

## Les fonctions altérées du microbiote racinaire et apparition des symptômes

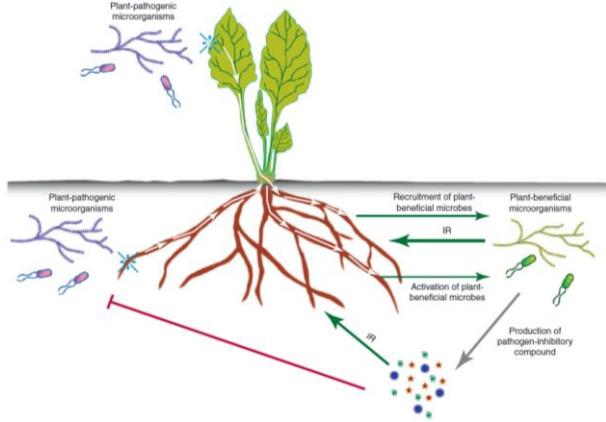
Dans le cas des plantes ligneuses, les symptômes de dépérissement peuvent souvent être liés à des problèmes de stockage et de gestion des réserves comme, par exemple, une diminution du taux de photosynthèse ou une dégradation du système vasculaire (Bettenfeld *et al.*, 2020 ; Ouadi *et al.*, 2021).

La qualité et la quantité des exsudats racinaires sont directement liées à l'état physiologique de la plante ainsi que la qualité et la quantité de ses réserves. L'apparition des symptômes de dépérissement peut s'expliquer par deux hypothèses interdépendantes (Bettenfeld *et al.*, 2022) :

- la présence d'un pathogène dans les parties aériennes perturbe certains processus métaboliques, comme le stockage (Labois *et al.*, 2020). En conséquence, la rhizodéposition peut être modifiée, tout comme la composition du microbiote de la rhizosphère (Bardgett *et al.*, 2014 ; Fransson *et al.*, 2016 ; van Dam & Bouwmeester, 2016). Cela entraîne une altération des fonctions exercées par ce microbiote (Padhi *et al.*, 2019 ; figure 3), ce qui peut contribuer à affaiblir la plante.
- un déséquilibre dans le microbiote de la rhizosphère entraîne une modification des éléments absorbés par la plante. En conséquence, le stockage est altéré, la plante est affaiblie et devient plus sensible aux pathogènes présents dans ses tissus de manière latente.

Pour vérifier ces hypothèses, quelques études ont explorées les relations entre le microbiote de la rhizosphère et les dépérissements dus à des dysfonctionnements nutritionnels.

D'Amico *et al.*, (2018) ont comparé le microbiote de la rhizosphère de deux porte-greffes différents pour déterminer si les différences dans l'absorption du potassium étaient attribuables au microbiote racinaire : le 1103P connu en Italie pour entraîner des déficits en potassium et le 5BB qui fournit de bons niveaux de potassium. Le microbiote de 1103P



**Figure 2 : le microbiome à la rescoussse. Modèle de recrutement et d'activation des microorganismes bénéfiques par la plante en cas d'attaque (Weller *et al.*, 2012).**

Les plantes infectées détectent l'invasion de pathogènes dans les racines ou les parties aériennes et augmentent ensuite la sécrétion de composés stimulants pour les microbes dans les racines non infectées. Ces stimulants peuvent recruter et activer des micro-organismes bénéfiques pour la plante. Ces micro-organismes bénéfiques peuvent induire une résistance (IR) directement ou produire des composés inhibiteurs de pathogènes. Certains de ces composés inhibiteurs de pathogènes sont connus pour induire eux-mêmes une résistance.

# Holobionte, microbiote et microbiome de la vigne (4/4)

présentait une diversité réduite par rapport à celui de 5BB en particulier pour les microorganismes solubilisant le potassium (D'Amico et al., 2018).

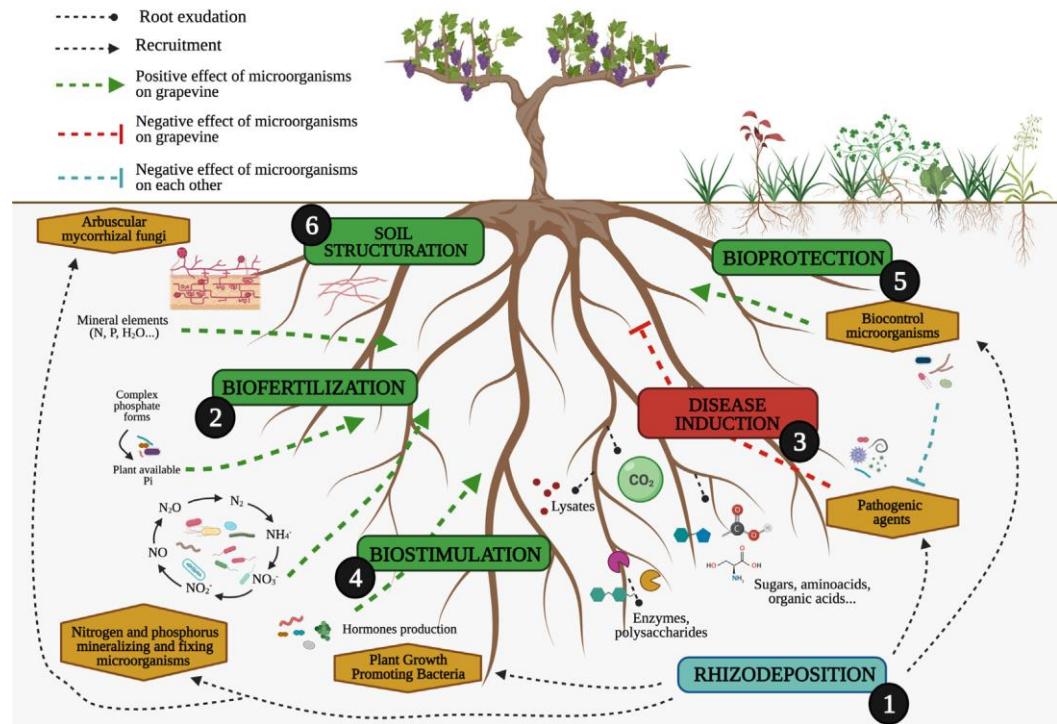


Figure 3 : relations vigne/microorganismes et microorganismes/microorganismes dans le sol (Bettenfeld et al., 2022).

Ces types d'interactions sont multiples et complexes :

1. Les exsudats racinaires recrutent et nourrissent les microorganismes.
2. Certains microorganismes fixent l'azote ou le phosphore et minéralisent la matière organique. Les champignons mycorhiziens arbusculaires (AMF) fournissent à la plante hôte des ressources nutritives inaccessibles aux racines en raison de leur localisation (biofertilisation).
3. Certains agents pathogènes peuvent provoquer des dépérissements.
4. En plus de leur capacité à induire la production de phytohormones par les plantes, certaines bactéries favorisant la croissance des plantes (PGPB) peuvent les synthétiser directement. Certaines phytohormones régulent la croissance des plantes et augmentent leur tolérance aux stress biotiques et abiotiques (biostimulation).
5. Certaines PGPB et AMF participent à l'inhibition ou à la suppression des pathogènes par la compétition pour les niches écologiques ou les ressources via un antagonisme, en induisant une résistance chez la plante, en interférant avec les systèmes de signalisation des pathogènes ou en supprimant les facteurs de virulence des pathogènes (biocontrôle/bioprotection).
6. Le mycélium et le mucilage de certains microorganismes renforcent la cohésion entre les particules du sol et créent des microagrégats ; par conséquent, la structure du sol est améliorée.

Dans une autre étude axée sur la relation entre le microbiote et la chlorose ferrique, les niveaux de magnésium et de chlorose des feuilles étaient significativement corrélés à la composition de la communauté bactérienne du sol : le microbiote bactérien des vignes présentant une chlorose ferrique était significativement différent de celui des vignes saines (Rolli et al., 2016).

# Holobionte, microbiote et microbiome de la vigne (4/4)

## Références bibliographique

- Bakhshandeh, S., Corneo, P. E., Yin, L., & Dijkstra, F. A. (2019). Drought and heat stress reduce yield and alter carbon rhizodeposition of different wheat genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 205(2), 157-167.
- Bardgett, R. D., Mommer, L., & De Vries, F. T. (2014). Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 29(12), 692-699.
- Bekris, F., Vasileiadis, S., Papadopoulou, E., Samaras, A., Testempsis, S., Gkizi, D., ... & Karpouzas, D. G. (2021). Grapevine wood microbiome analysis identifies key fungal pathogens and potential interactions with the bacterial community implicated in grapevine trunk disease appearance. *Environmental Microbiome*, 16(1), 23.
- Berendsen, R. L., Pieterse, C. M., & Bakker, P. A. (2012). The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in plant science*, 17(8), 478-486.
- Berlanas, C., Ojeda, S., López-Manzanares, B., Andrés-Sodupe, M., Bujanda, R., del Pilar Martínez-Diz, M., ... & Gramaje, D. (2020). Occurrence and diversity of black-foot disease fungi in symptomless grapevine nursery stock in Spain. *Plant Disease*, 104(1), 94-104.
- Bettenfeld, P., Fontaine, F., Trouvelot, S., Fernandez, O., & Courty, P. E. (2020). Woody plant declines. What's wrong with the microbiome?. *Trends in Plant Science*, 25(4), 381-394.
- Bettenfeld, P., i Canals, J. C., Jacquens, L., Fernandez, O., Fontaine, F., van Schaik, E., ... & Trouvelot, S. (2022). The microbiota of the grapevine holobiont: a key component of plant health. *Journal of Advanced Research*, 40, 1-15.
- Bruez, E., Baumgartner, K., Bastien, S., Travadon, R., Guérin-Dubrana, L., & Rey, P. (2016). Various fungal communities colonise the functional wood tissues of old grapevines externally free from grapevine trunk disease symptoms. *Australian journal of grape and wine research*, 22(2), 288-295.
- Bruez, E., Vallance, J., Gautier, A., Laval, V., Compart, S., Maurer, W., ... & Rey, P. (2020). Major changes in grapevine wood microbiota are associated with the onset of esca, a devastating trunk disease. *Environmental microbiology*, 22(12), 5189-5206.
- Burr, T. J., Bazzi, C., Süle, S., & Otten, L. (1998). Crown gall of grape: biology of Agrobacterium vitis and the development of disease control strategies. *Plant disease*, 82(12), 1288-1297.
- Calvo-Garrido, C., Songy, A., Marmol, A., Roda, R., Clément, C., & Fontaine, F. (2021). Description of the relationship between trunk disease expression and meteorological conditions, irrigation and physiological response in Chardonnay grapevines. *OENO One*, 55(2), 97-113.
- Chaparro, J. M., Badri, D. V., & Vivanco, J. M. (2014). Rhizosphere microbiome assemblage is affected by plant development. *The ISME journal*, 8(4), 790-803.
- D'Amico, F., Candela, M., Turroni, S., Biagi, E., Brigidi, P., Bega, A., ... & Rampelli, S. (2018). The rootstock regulates microbiome diversity in root and rhizosphere compartments of *Vitis vinifera* cultivar Lambrusco. *Frontiers in microbiology*, 9, 2240.
- Darriaut, R., Martins, G., Dewasme, C., Mary, S., Darrietort, G., Ballestra, P., ... & Lauvergeat, V. (2021). Grapevine decline is associated with difference in soil microbial composition and activity. *Oeno One*, 55(3), 67-84.
- Del Frari, G., Gobbi, A., Aggerbeck, M. R., Oliveira, H., Hansen, L. H., & Ferreira, R. B. (2019). Characterization of the wood mycobiome of *Vitis vinifera* in a vineyard affected by esca. Spatial distribution of fungal communities and their putative relation with leaf symptoms. *Frontiers in plant science*, 10, 910.
- Deyett, E., Roper, M. C., Ruegger, P., Yang, J. I., Borneman, J., & Rolshausen, P. E. (2017). Microbial landscape of the grapevine endosphere in the context of Pierce's disease. *Phytobiomes*, 1(3), 138-149.

# Holobionte, microbiote et microbiome de la vigne (4/4)

- Escudero, N., Marhuenda-Egea, F. C., Ibánco-Cañete, R., Zavala-González, E. A., & Lopez-Llorca, L. V. (2014).** A metabolomic approach to study the rhizodeposition in the tritrophic interaction: tomato, Pochonia chlamydosporia and Meloidogyne javanica. *Metabolomics*, 10(5), 788-804.
- Faist, H., Keller, A., Hentschel, U., & Deeken, R. (2016).** Grapevine (*Vitis vinifera*) crown galls host distinct microbiota. *Applied and Environmental Microbiology*, 82(18), 5542-5552.
- Filo, A., Sabbatini, P., Sundin, G. W., Zabadal, T. J., Safe, G. R., & Cousins, P. S. (2013).** Grapevine crown gall suppression using biological control and genetic engineering: a review of recent research. *American journal of enology and viticulture*, 64(1), 1-14.
- Fransson, P., Andersson, A., Norström, S., Bylund, D., & Bent, E. (2016).** Ectomycorrhizal exudates and pre-exposure to elevated CO<sub>2</sub> affects soil bacterial growth and community structure. *Fungal Ecology*, 20, 211-224.
- Geiger, A., Karacsony, Z., Golen, R., Váczy, K. Z., & Geml, J. (2022).** The compositional turnover of grapevine-associated plant pathogenic fungal communities is greater among intraindividual microhabitats and terroirs than among healthy and Esca-diseased plants. *Phytopathology*®, 112(5), 1029-1035.
- Gu, Y., Wei, Z., Wang, X., Friman, V. P., Huang, J., Wang, X., ... & Jousset, A. (2016).** Pathogen invasion indirectly changes the composition of soil microbiome via shifts in root exudation profile. *Biology and Fertility of Soils*, 52(7), 997-1005.
- Haidar, R., Yacoub, A., Vallance, J., Compart, S., Antonielli, L., Saad, A., ... & Rey, P. (2021).** Bacteria associated with wood tissues of Esca-diseased grapevines: functional diversity and synergy with *Fomitiporia mediterranea* to degrade wood components. *Environmental Microbiology*, 23(10), 6104-6121.
- Hrycan, J., Miranda, H. A. R. T., Bowen, P., Forge, T., & Urbez-Torres, J. R. (2020).** Grapevine trunk disease fungi: Their roles as latent pathogens and stress factors that favour disease development and symptom expression. *Phytopathologia Mediterranea*, 59(3), 395-424.
- Hupe, A., Schulz, H., Bruns, C., Haase, T., Heß, J., Joergensen, R. G., & Wichern, F. (2018).** Even flow? Changes of carbon and nitrogen release from pea roots over time. *Plant and Soil*, 431(1), 143-157.
- Labois, C., Wilhelm, K., Laloue, H., Tarnus, C., Bertsch, C., Goddard, M. L., & Chong, J. (2020).** Wood metabolomic responses of wild and cultivated grapevine to infection with *Neofusicoccum parvum*, a trunk disease pathogen. *Metabolites*, 10(6), 232.
- Leisso, R., Rudell, D., & Mazzola, M. (2018).** Targeted metabolic profiling indicates apple rootstock genotype-specific differences in primary and secondary metabolite production and validate quantitative contribution from vegetative growth. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1336.
- Leyval, C., & Berthelin, J. (1993).** Rhizodeposition and net release of soluble organic compounds by pine and beech seedlings inoculated with rhizobacteria and ectomycorrhizal fungi. *Biology and Fertility of Soils*, 15(4), 259-267.
- Micallef, S. A., Shiaris, M. P., & Colón-Carmona, A. (2009).** Influence of *Arabidopsis thaliana* accessions on rhizobacterial communities and natural variation in root exudates. *Journal of experimental botany*, 60(6), 1729-1742.
- Mwafulirwa, L., Baggs, E. M., Russell, J., George, T., Morley, N., Sim, A., ... & Paterson, E. (2016).** Barley genotype influences stabilization of rhizodeposition-derived C and soil organic matter mineralization. *Soil Biology and Biochemistry*, 95, 60-69.
- Nerva, L., Zanzotto, A., Gardiman, M., Gaiotti, F., & Chitarra, W. (2019).** Soil microbiome analysis in an ESCA diseased vineyard. *Soil Biology and Biochemistry*, 135, 60-70.
- Nguyen, C. (2003).** Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie*, 23(5-6), 375-396.
- Ouadi, L., Bruez, E., Bastien, S., Yacoub, A., Coppin, C., Guérin-Dubrana, L., ... & Rey, P. (2021).** Sap flow disruption in grapevine is the early signal predicting the structural, functional, and genetic responses to esca disease. *Frontiers in plant science*, 12, 695846.

# Holobionte, microbiote et microbiome de la vigne (4/4)

- Padhi, E. M., Maharaj, N., Lin, S. Y., Mishchuk, D. O., Chin, E., Godfrey, K., ... & Slupsky, C. M. (2019).** Metabolome and microbiome signatures in the roots of citrus affected by huanglongbing. *Phytopathology*, 109(12), 2022-2032.
- Preece, C., & Peñuelas, J. (2016).** Rhizodeposition under drought and consequences for soil communities and ecosystem resilience. *Plant and Soil*, 409(1), 1-17.
- Rolli, E., Marasco, R., Saderi, S., Corretto, E., Mapelli, F., Cherif, A., ... & Daffonchio, D. (2017).** Root-associated bacteria promote grapevine growth: from the laboratory to the field. *Plant and Soil*, 410(1), 369-382.
- Scheffknecht, S., Mammerler, R., Steinkellner, S., & Vierheilig, H. (2006).** Root exudates of mycorrhizal tomato plants exhibit a different effect on microconidia germination of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* than root exudates from non-mycorrhizal tomato plants. *Mycorrhiza*, 16(5), 365-370.
- Songy, A., Fernandez, O., Clément, C., Larignon, P., & Fontaine, F. (2019).** Grapevine trunk diseases under thermal and water stresses. *Planta*, 249(6), 1655-1679.
- Sosnowski, M. R., Ayres, M. R., & Scott, E. S. (2021).** The influence of water deficit stress on the grapevine trunk disease pathogens *Eutypa lata* and *Diplodia seriata*. *Plant Disease*, 105(8), 2217-2221.
- Thoms, D., Liang, Y., & Haney, C. H. (2021).** Maintaining symbiotic homeostasis: how do plants engage with beneficial microorganisms while at the same time restricting pathogens?. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 34(5), 462-469.
- van Dam, N. M., & Bouwmeester, H. J. (2016).** Metabolomics in the rhizosphere: tapping into belowground chemical communication. *Trends in plant science*, 21(3), 256-265.
- Van Hecke, M. M., Treonis, A. M., & Kaufman, J. R. (2005).** How does the fungal endophyte *Neotyphodium coenophialum* affect tall fescue (*Festuca arundinacea*) rhizodeposition and soil microorganisms?. *Plant and soil*, 275(1), 101-109.
- Weller, D. M., Mavrodi, D. V., van Pelt, J. A., Pieterse, C. M., van Loon, L. C., & Bakker, P. A. (2012).** Induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* by 2, 4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology*, 102(4), 403-412.
- West, E. R., Cother, E. J., Steel, C. C., & Ash, G. J. (2010).** The characterization and diversity of bacterial endophytes of grapevine. *Canadian Journal of Microbiology*, 56(3), 209-216.