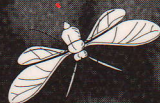


# principes de virologie végétale

génom,   
pouvoir pathogène,   
écologie des virus



MIEUX COMPRENDRE

S. Astier, J. Albouy, Y. Maury, H. Lecoq



**INRA**

EDITIONS



# Table des matières

Préface de Pierre Cornuet .....	XXI
---------------------------------	-----

Introduction .....	1
--------------------	---

## Le virus, la cellule et la plante

### 1. Structures virales

Architecture du virion .....	9
Les capsides virales .....	10
<i>Chez les virus des plantes, les capsides virales sont en général composées de copies d'une seule protéine</i> .....	10
<i>La morphologie du virion et sa taille sont des caractères très importants pour la taxonomie.</i> .....	15
Le TMV et les virus à symétrie hélicoïdale .....	15
<i>La structure de la sous-unité capsidiale, ses relations avec l'ARN viral sont connues avec précision</i> .....	15
<i>Malgré la stabilité du virion du TMV, l'ARN doit pouvoir se décapsider et s'encapsider</i> .....	18
<i>Les virus flexueux présentent aussi une symétrie hélicoïdale</i> .....	19
<i>Les virus enveloppés ont une nucléocapside de symétrie hélicoïdale</i> .....	21
Les virions parasphériques .....	22
<i>Les virions parasphériques ont des symétries de l'icosaèdre</i> .....	22
<i>Variations autour du thème « 180 sous-unités »</i> .....	23
<i>La plupart des virus simples de symétrie icosaédrique ont des sous-unités capsidiales de même structure</i> .....	25
<i>Sous-unités capsidiales et ARN s'assemblent in vitro</i> .....	26
<i>L'ARN des virus icosaédriques a une origine d'encapsidation</i> .....	28
<i>Pour être infectieux, le virion doit subir un changement conformationnel</i> .....	28
Les acides nucléiques viraux .....	28
ADN ou ARN .....	28
Extrémités de l'ARN messager cellulaire et des transcrits viraux .....	29
Extrémités des ARN viraux génomiques .....	29
Structures secondaires et tertiaires .....	32
Particularités structurales des ADN viraux .....	32
L'information virale: un message protégé .....	33

### 2. L'infection de la cellule: synthèse des protéines virales

Arrivée du messager viral dans la cellule .....	37
La pénétration du virus dans la plante est liée à une effraction .....	37
Messagers viraux .....	38

<i>Messagers viraux et ribosomes cytoplasmiques</i> .....	38
<i>Lorsque le génome viral n'est pas directement messenger, il subit une transcription en ARN messenger</i> .....	41
<i>L'initiation de la traduction exige de nombreux partenaires</i> .....	42
La traduction du messenger viral .....	44
Compétition entre messagers viraux et cellulaires .....	44
<i>Rôle des structures 5'</i> .....	44
<i>Rôle des structures 3'</i> .....	45
<i>Rôle des IRES, site d'entrée interne des ribosomes</i> .....	45
<i>Activation de la traduction par une protéine virale</i> .....	45
Expression de tous les gènes viraux .....	46
<i>Fragmentation du message</i> .....	46
<i>Transcription en ARN subgénomiques</i> .....	46
<i>Lecture facultative d'un codon d'initiation AUG (leaky scanning)</i> .....	47
<i>Terminaison facultative ou translecture (readthrough)</i> .....	48
<i>Changement de cadre de lecture (frameshift)</i> .....	48
<i>Clivage d'une polyprotéine</i> .....	50
Des stratégies multiples .....	51
L'utilisation des ribosomes de l'hôte ne permet pas une lutte par antibiotiques ....	52
 <b>3. L'infection de la cellule: réplication de l'acide nucléique viral</b>	
La réplication des virus à ARN (+) .....	53
Quels gènes gouvernent la réplication? .....	54
Un virus modèle pour l'étude de la réplication: le BMV .....	54
Les sites membranaires de la réplication .....	57
Isolement et solubilisation des réplicases .....	58
La réplicase contient des protéines virales: polymérase et hélicase .....	59
<i>La polymérase</i> .....	59
<i>L'hélicase</i> .....	63
<i>Polymérase et hélicase ont une interaction forte dans le complexe de réplication</i> .....	64
Coopération spécifique avec des facteurs cellulaires .....	64
Des protéines de la plante sont associées aux protéines virales .....	65
Asymétrie, la réplication produit surtout des chaînes (+) .....	66
Des séquences virales sont des promoteurs de la réplicase .....	66
<i>Promoteur de réplication pour la synthèse des chaînes (-)</i> .....	66
<i>Promoteur de réplication pour la synthèse des brins (+)</i> .....	68
<i>Promoteurs de transcription pour la synthèse des ARN subgénomiques</i> .....	70
Module de réplication des virus dont l'ARN porte une VPg .....	71
La copie d'ARN nécessite une amorce .....	73
Inhibition de l'expression de gènes cellulaires .....	74
Les super-groupes de virus à ARN (+) .....	74
La réplication des virus à ARN (-) .....	76
Les <i>Rhabdoviridae</i> .....	78
Les <i>Tenuivirus</i> et les <i>Tospovirus</i> .....	79
La réplication des virus à ADN simple brin: <i>Geminiviridae</i> et <i>Nanovirus</i> .....	79
Deux éléments viraux sont indispensables à la réplication .....	81



La protéine Rep des <i>Geminiviridae</i> agit sur le cycle cellulaire .....	81
Les <i>Nanovirus</i> dérégulent également le cycle cellulaire .....	82
Réplication des virus à ADN double brin: <i>Caulimoviridae</i> .....	83
Conclusion .....	87

#### 4. Le mouvement du virus dans la plante

Le transport du TMV: un modèle d'étude .....	90
Cinétiques de l'infection de la plante entière et de la feuille .....	90
Transport du TMV de cellule à cellule .....	94
<i>La protéine de mouvement mobilise l'ARN viral</i> .....	94
<i>La protéine de mouvement a deux domaines de liaison à l'ARN</i> .....	95
<i>La protéine de mouvement interagit avec le cytosquelette et les plasmodesmes</i> .....	95
Mouvement à longue distance du TMV .....	97
<i>La protéine capsidale joue un rôle déterminant dans le mouvement par les plasmodesmes du phloème</i> .....	99
<i>Les protéines de réplication interviennent aussi</i> .....	99
<i>Le flux des produits de la photosynthèse oriente le complexe viral vers les tissus en croissance</i> .....	99
Des macromolécules passent par les plasmodesmes dans la plante saine .....	100
Variations autour du modèle de mouvement du TMV .....	101
Un bloc de trois gènes (TGB) présent chez huit genres viraux .....	102
<i>Le mouvement de cellule à cellule chez les Benyvirus (fig. 4.7), Hordeivirus, Pecluvirus implique un TGB de classe 1</i> .....	102
<i>Chez les Potexvirus, la capsidale est impliquée dans le mouvement de cellule à cellule avec les produits d'un TGB de classe 2</i> .....	103
Le mouvement du CMV met en jeu les protéines de mouvement, de structure et de réplication .....	103
<i>Mouvement de cellule à cellule</i> .....	103
<i>Mouvement à longue distance</i> .....	104
Chez les Potyvirus, CP et HC-Pro coopèrent avec CI et VPg .....	104
<i>Mouvement de cellule à cellule</i> .....	104
<i>Mouvement à longue distance</i> .....	106
Le cas de virus restreints au phloème .....	107
Le cas de virus à réplication nucléaire .....	108
<i>Deux protéines coordonnent le mouvement de l'ADN double brin des Begomovirus bipartites par les pores de la membrane nucléaire et par les plasmodesmes</i> .....	108
<i>Chez les Geminiviridae monopartites, la capsidale joue un rôle essentiel</i> .....	108
Une autre forme de passage par le plasmodesme: le virion .....	110
<i>La protéine de mouvement forme des tubules intercellulaires</i> .....	110
Le passage d'une forme virion: un sujet de débat .....	110
<i>Mouvement de cellule à cellule avec formation de tubules chez le CMV ?</i> .....	111
<i>Mouvement de cellule à cellule par passage direct du virion chez les Poty- et Potexvirus ?</i> ..	112
<i>Transport à longue distance</i> .....	113
<i>Les particules de certains polerovirus (BWYV) franchissent les plasmodesmes phloémiens</i> .....	113
Quelques remarques générales sur le mouvement des virus .....	114
Une structure commune dans la « super-famille 30K » .....	114



Les protéines de mouvement sont génétiquement interchangeables .....	114
Les différents plasmodesmes: une série d'obstacles à franchir .....	115
<i>Restriction au niveau des plasmodesmes reliant le parenchyme périvasculaire au parenchyme phloémien</i> .....	115
<i>Restriction au niveau des plasmodesmes reliant les cellules du parenchyme phloémien aux cellules compagnes</i> .....	115
<i>Restriction au niveau des plasmodesmes reliant les cellules compagnes aux tubes criblés</i> .....	116
Conclusion .....	116

## 5. La réaction de défense de la plante infectée

La plante combat l'infection par « <i>silencing</i> » .....	120
Rétablissement et « <i>superimmunité</i> » des feuilles en développement .....	120
Les plages vertes des mosaïques expriment aussi une résistance .....	122
Le <i>silencing</i> , un mécanisme général de défense .....	123
<i>Le rétablissement induit par le TRV est associé au PTGS</i> .....	123
<i>Le PVX induit VIGS en l'absence de rétablissement</i> .....	124
Petits ARN antisens et spécificité du <i>silencing</i> .....	124
<i>L'initiation</i> .....	125
<i>L'émission et la propagation d'un signal spécifique pour un « silencing systémique »</i> ..	126
<i>Le maintien du silencing</i> .....	126
Le rétablissement met en jeu, outre le <i>silencing</i> , un phénomène non identifié ....	127
Les virus peuvent supprimer le <i>silencing</i> .....	127
En infection double, l'effet synergique des <i>Potyvirus</i> .....	127
Suppression du <i>silencing</i> .....	129
<i>Le produit du gène HC-Pro des Potyvirus supprime le silencing précédemment induit</i> ..	129
<i>Le produit du gène 2b du CMV bloque l'initiation du silencing</i> .....	129
<i>Le produit du gène 19 kDa du TBSV ne supprime le PTGS qu'au niveau et à proximité des nervures</i> .....	129
<i>Dans N. benthamiana, le PVX n'est pas suppresseur de PTGS. Il pourrait échapper à la résistance VIGS qu'il induit.</i> .....	130
Conclusion .....	130

## 6. La résistance avec réaction d'hypersensibilité et la résistance extrême

Description du phénomène de résistance .....	134
Résistance avec réaction d'hypersensibilité .....	134
Résistance extrême .....	137
L'induction de la résistance .....	137
Résistance avec HR du tabac au TMV .....	137
<i>Le gène d'avirulence par rapport à N'est le gène capsid</i> .....	138
<i>Le gène d'avirulence relatif à N est le gène de l'hélicase (126 kDa)</i> .....	138
<i>Le gène N est le premier gène de résistance à un virus qui ait été cloné</i> .....	138
<i>Les domaines de la protéine N</i> .....	139
Résistance extrême: le système Rx-PVX chez la pomme de terre .....	140
<i>Le gène d'avirulence de PVX relatif à Rx est le gène capsid</i> .....	140
<i>Le gène Rx est le deuxième gène de résistance à un virus qui ait été cloné et séquencé</i> ..	141
<i>La protéine Rx est aussi une protéine NB-LRR</i> .....	141



<i>La résistance extrême gouvernée par Rx est épistatique sur la résistance avec hypersensibilité liée à N</i> .....	142
<i>La mort cellulaire est un phénomène annexe et non la cause de la résistance avec hypersensibilité</i> .....	142
La transduction du signal .....	142
Transduction intra- et intercellulaire du signal .....	143
Transduction conduisant à la résistance acquise systémique (SAR) .....	143
<i>L'acide salicylique joue un rôle important dans le transfert de signal conduisant à la SAR</i> ....	143
<i>L'analyse génétique de la SAR</i> .....	145
<i>La réaction d'hypersensibilité: une mort cellulaire programmée qui conduit à une amplification du signal</i> .....	146
<i>D'autres voies de transfert de signal n'impliquent pas l'acide salicylique</i> .....	147
L'expression de la résistance .....	147
L'activation de nombreux gènes .....	147
<i>Protéines cytoplasmiques</i> .....	148
<i>Protéines pariétales</i> .....	148
<i>Protéines extracellulaires</i> .....	148
Le mécanisme intime de la résistance aux virus n'est pas élucidé .....	149
Conclusion .....	150
 <b>7. ARN pathogènes sub-viraux: satellites et viroïdes</b>	
Virus satellites et ARN satellites .....	153
Les virus satellites .....	153
Les ARN satellites à fonction messagère .....	154
Les ARN satellites linéaires sans fonction messagère .....	155
Les ARN satellites circulaires sans fonction messagère .....	156
Les satellites ou le parasitisme appliqué aux virus .....	156
Les viroïdes .....	157
Les propriétés de l'ARN viroïdal .....	159
<i>Le groupe du PSTVd</i> .....	159
<i>Les viroïdes à coupure autocatalytique</i> .....	160
Le pouvoir pathogène des viroïdes .....	161
L'évolution des viroïdes .....	162

### Le virus dans l'agro-environnement

#### 8. La dissémination des virus

Être transmis ou disparaître .....	165
Multiplication végétative et greffage .....	167
Certains virus sont transmis par la graine .....	169
<i>La plupart des virus infectent les tissus maternels de la graine mais ne sont pas transmis à la plantule</i> .....	169
<i>L'infection de l'embryon est le facteur clé de la transmission</i> .....	169
<i>Des exceptions à la règle</i> .....	169
<i>Il y a deux voies possibles pour l'infection de l'embryon</i> .....	171



<i>La propriété de transmission par la graine varie avec les génotypes du virus et de son hôte</i> .....	173
<i>Les déterminants viraux de la transmission par la graine gouvernent la réplication et le mouvement</i> .....	173
Transmission par simple contact .....	174
Transmission par vecteurs .....	175
<i>Les pucerons: des insectes surdoués pour la transmission des virus de plantes</i> .....	176
<i>Il existe de nombreux autres vecteurs aériens efficaces</i> .....	183
<i>Les nématodes et les champignons sont des vecteurs telluriques</i> .....	185
Des interactions moléculaires spécifiques entre virus et vecteurs .....	188
La capsid : une protéine clé de la transmission .....	188
<i>La capsid du CMV est le seul déterminant de la transmission par pucerons</i> .....	188
<i>D'autres virus dépendent exclusivement de la capsid pour leur transmission par aleurodes ou par champignons</i> .....	189
<i>La capsid peut aussi être le seul déterminant de la vécion chez certains virus circulants</i> .....	190
Le facteur assistant et la capsid coopèrent pour la transmission .....	190
<i>Découverte du facteur assistant des potyvirus</i> .....	190
<i>Le facteur assistant des potyvirus: une protéine multifonctionnelle</i> .....	191
<i>La protéine de capsid et le facteur assistant portent des domaines fonctionnels importants pour la transmission</i> .....	192
<i>D'autres virus utilisent la stratégie facteur assistant</i> .....	193
La protéine de translecture: une seconde protéine structurale .....	194
<i>Les protéines de structure des Luteoviridae</i> .....	194
<i>Les virions réalisent un trajet complexe dans le vecteur</i> .....	194
<i>Le franchissement de la paroi intestinale</i> .....	194
<i>La migration dans l'hémocèle ou cavité générale du puceron</i> .....	196
<i>Accumulation des particules virales dans les glandes salivaires</i> .....	196
<i>Une protéine de translecture intervient aussi dans certaines transmissions par champignons</i> .....	197
Les virus multipliants .....	197
Les interactions entre virus lors de la transmission .....	198
<i>L'hétéro-encapsidation est un échange des protéines de structure</i> .....	198
<i>L'hétéro-assistance est une aide fonctionnelle entre deux virus</i> .....	201
L'épidémiologie des maladies à virus .....	202
Quelques facteurs importants .....	202
Les étapes d'une épidémie .....	203
<i>L'évaluation du nombre de plantes infectées dans le champ</i> .....	203
<i>On peut distinguer deux étapes dans le développement des épidémies d'une maladie virale</i> ...	203
La dissémination des virus .....	205
La modélisation et la prévision des épidémies .....	205
 <b>9. Le diagnostic</b>	
Symptômes observés sur la plante .....	214
Des symptômes variés .....	214
<i>Les mosaïques</i> .....	215
<i>Les panachures florales</i> .....	215
<i>Les jaunisses</i> .....	215
<i>Les nécroses</i> .....	215
<i>Les retards de croissance et déformations</i> .....	216



La symptomatologie permet-elle un diagnostic fiable ? .....	216
Orienter le diagnostic .....	218
Symptômes observés à l'échelle cellulaire .....	218
Diagnostic par voie biologique .....	222
L'inoculation mécanique .....	222
L'inoculation par vecteurs .....	223
Le greffage .....	223
Principaux types de réaction des hôtes différentiels .....	224
Le diagnostic sérologique .....	227
Réaction antigène-anticorps: la base du diagnostic sérologique .....	227
<i>L'antigène viral</i> .....	227
<i>Les anticorps polyclonaux</i> .....	227
<i>Les anticorps monoclonaux</i> .....	231
<i>Les épitopes viraux</i> .....	231
<i>L'affinité d'un anticorps pour un épitope</i> .....	234
Les tests d'immunoprécipitation et d'immunodiffusion .....	234
La technique ELISA .....	236
<i>Le marquage des anticorps par une enzyme augmente la sensibilité de détection</i> .....	236
<i>La qualité du sérum a une influence décisive sur la sensibilité et la spécificité du test</i> ...	238
<i>Le choix du seuil de positivité, un compromis entre sensibilité et spécificité de détection</i> ...	240
<i>DIBA et TBIA, deux variantes d'ELISA sur membrane</i> .....	240
L'apport de la microscopie électronique .....	242
L'observation directe des virus oriente le diagnostic .....	242
Association de la sérologie et de la microscopie électronique .....	243
Détection des acides nucléiques viraux .....	244
Les tests d'hybridation moléculaire .....	244
L'amplification de séquences d'acides nucléiques .....	246
Du bon usage des méthodes de diagnostic .....	249

## 10. La lutte contre les maladies à virus des plantes: méthodes prophylactiques

Des plants et des semences indemnes de virus .....	252
L'assainissement des plantes à multiplication végétative .....	253
<i>La thermothérapie: une méthode empirique mais souvent efficace</i> .....	253
<i>La culture de méristèmes a permis l'assainissement de très nombreuses espèces cultivées</i> ...	254
<i>Il importe de bien contrôler l'état sanitaire du matériel régénéré</i> .....	257
Les programmes de certification sanitaire .....	258
<i>Des règlements techniques définissent les conditions de production de plants et semences certifiés</i> .....	258
<i>La production de plants de pomme de terre certifiés en France</i> .....	259
<i>La vigne fait aussi l'objet d'une sélection sanitaire rigoureuse</i> .....	261
Les risques de transmission par la graine .....	262
<i>Importance d'un contrôle de qualité des semences pour les échanges locaux et internationaux</i> .....	263
<i>La détermination des seuils de tolérance découle d'études épidémiologiques</i> .....	265
<i>Les ressources génétiques doivent être complètement exemptes de virus</i> .....	266

Empêcher ou réduire la dissémination des virus .....	266
L'élimination des sources de virus dans l'environnement .....	267
<i>Les plantes adventices: des sources abondantes de virus</i> .....	267
<i>Les contaminations peuvent provenir de cultures voisines</i> .....	267
<i>L'éradication, une méthode radicale efficace chez les plantes pérennes</i> .....	268
Perturber l'efficacité des vecteurs .....	268
<i>Traitements phytosanitaires contre les vecteurs aériens</i> .....	268
<i>Traitements phytosanitaires contre les vecteurs telluriques</i> .....	272
<i>Désinfection des outils pour lutter contre les virus transmis mécaniquement</i> .....	273
<i>Les plastiques utilisés en agriculture peuvent perturber l'activité des vecteurs aériens</i> ..	273
La prémunition .....	275
<i>Le principe de la prémunition</i> .....	275
<i>Isolement des souches provoquant des symptômes faibles</i> .....	275
<i>Limites de la prémunition</i> .....	277
<i>Mécanismes mis en jeu</i> .....	279

## 11. La lutte contre les maladies à virus des plantes : la sélection de variétés résistantes

Recherche et caractérisation de résistances .....	281
Les ressources génétiques ou banques de gènes .....	281
Le choix d'une souche virale à partir d'une collection d'isolats .....	283
L'analyse du déterminisme génétique de la résistance .....	284
Diversité des mécanismes de résistance .....	286
Des résistances à chaque étape du cycle viral .....	286
<i>Résistance à l'inoculation de virus par les pucerons</i> .....	286
<i>Réduction de la probabilité d'infection</i> .....	286
<i>Localisation du virus près du site d'inoculation</i> .....	286
<i>Résistance à la migration du virus dans l'ensemble de la plante</i> .....	288
<i>Moindre multiplication virale</i> .....	288
<i>Résistance à l'acquisition de virus par les pucerons</i> .....	288
Les gènes de résistance: deux modèles .....	289
<i>La résistance liée à la perte d'un facteur de sensibilité est récessive</i> .....	289
<i>La résistance liée à la production d'un inhibiteur est dominante</i> .....	291
Durabilité des gènes de résistance .....	292
La virulence / avirulence peut concerner chaque gène d'un virus .....	292
<i>Isolement et caractérisation de souches virulentes</i> .....	292
<i>Les trois gènes de résistance au Tomato mosaic virus chez la tomate peuvent être contournés</i> .....	294
<i>D'autres études diversifient encore les gènes de virulence</i> .....	296
Comment créer des résistances durables? .....	296

## 12. La lutte contre les maladies à virus des plantes : le génie génétique pour la résistance

Le transfert de gènes .....	300
Une histoire très ancienne, des techniques nouvelles .....	300
Du laboratoire au champ .....	300



Comment obtenir une plante transgénique? .....	301
La construction génique .....	301
<i>Le gène d'intérêt est inséré dans une construction génique pour être amplifié</i> .....	301
<i>La construction génique est introduite dans le noyau de la cellule végétale</i> .....	303
La régénération .....	305
<i>Repérage des transformants primaires</i> .....	305
<i>Régénération de plantes entières</i> .....	306
Le génie génétique et la résistance aux virus .....	306
Un concept très général : la résistance dérivée du pathogène .....	306
L'expression de la capsid virale .....	307
Expression d'autres protéines virales .....	310
<i>Protéine de mouvement</i> .....	310
<i>Réplicase</i> .....	310
<i>Protéine Rep des Geminiviridae</i> .....	311
ARN compétiteurs du génome viral .....	311
Expression d'un transgène homologue du génome viral .....	311
Expression d'ARN viral antisens ou d'une structure ribozyme .....	313
Quelques exemples de gènes non viraux .....	314
<i>Gènes de résistance</i> .....	314
<i>Protéines inactivant les ribosomes (RIP)</i> .....	315
<i>Inducteurs de résistance systémique</i> .....	315
Transgènes et virus dans l'environnement .....	315
Dispersion des transgènes par le pollen .....	317
Complémentation fonctionnelle .....	317
Recombinaison du transgène avec un génome viral .....	318
<i>Le risque de recombinaison génétique</i> .....	318
<i>Comment améliorer la conception des transgènes</i> .....	319
Transgenèse et législation .....	320
L'avenir des transgènes dans la lutte antivirale .....	320

## Évolution et classification des virus

### 13. Évolution des virus

La mutation .....	326
<i>La mutation, première force dans l'évolution</i> .....	326
<i>L'émergence des variants : hasard et/ou nécessité ?</i> .....	326
<i>Mutation et sélection : un ajustement permanent de la relation hôte-virus</i> .....	327
La recombinaison .....	327
<i>La recombinaison s'observe chez les virus à ADN et les virus à ARN</i> .....	327
<i>La recombinaison est liée à la réplication</i> .....	328
<i>Un système expérimental de recombinaison: le BMV</i> .....	328
<i>Les recombinaisons peuvent s'observer dans la nature</i> .....	329
<i>Des recombinaisons entre acides nucléiques viraux et cellulaires</i> .....	330
<i>Des recombinaisons entre génomes viraux et transgènes</i> .....	331
<i>La recombinaison, homologue ou non homologue, est un acteur majeur de l'évolution des virus</i> .....	331
<i>Les « excès » de recombinaison: les ARN défectifs interférents</i> .....	331
<i>Le réassortiment, une possibilité d'échanges supplémentaire pour les génomes divisés</i> ..	332

<i>L'intégration dans le génome de l'hôte est exceptionnelle chez les virus des plantes</i> . . . .	332
Les quasi-espèces virales . . . . .	333
<i>Un concept probabiliste et évolutionniste</i> . . . . .	333
<i>La quasi-espèce est stabilisée par la sélection</i> . . . . .	334
Les vecteurs, un champ exploré en permanence par les virus . . . . .	334
Nouvelles maladies virales et virus émergents . . . . .	335
Les phylogénies moléculaires . . . . .	337
Origine des virus et des gènes viraux : l'évolution modulaire . . . . .	338
Un phylum : les virus à ARN (+) . . . . .	339
En guise de conclusion provisoire : comment fabriquer un virus ? . . . . .	339

#### 14. Classification

L'espèce . . . . .	342
Les genres . . . . .	343
Les familles . . . . .	343
Les ordres . . . . .	344

#### 15. Fiches des genres viraux

ARN un brin positif, génome monopartite (parfois bi-), particule icosaoédrique . . . . .	349
Famille <i>Luteoviridae</i> . . . . .	349
<i>Genre Enamovirus</i> . . . . .	350
<i>Genre Luteovirus</i> . . . . .	350
<i>Genre Polerovirus</i> . . . . .	351
Famille <i>Sequiviridae</i> . . . . .	352
<i>Genre Sequivirus</i> . . . . .	352
<i>Genre Waikavirus</i> . . . . .	353
Famille <i>Tombusviridae</i> . . . . .	353
<i>Genre Aureusvirus</i> . . . . .	354
<i>Genre Avenavirus</i> . . . . .	354
<i>Genre Carmovirus</i> . . . . .	354
<i>Genre Dianthovirus</i> . . . . .	354
<i>Genre Machlomovirus</i> . . . . .	355
<i>Genre Necrovirus</i> . . . . .	355
<i>Genre Panicovirus</i> . . . . .	356
<i>Genre Tombusvirus</i> . . . . .	356
Genres non reliés à une famille . . . . .	357
<i>Genre Marafivirus</i> . . . . .	357
<i>Genre Sobemovirus</i> . . . . .	357
<i>Genre Tymovirus</i> . . . . .	358
<i>Genre Umbravirus</i> . . . . .	359
ARN un brin positif, bipartite, particule icosaoédrique . . . . .	359
Famille <i>Comoviridae</i> . . . . .	359
<i>Genre Comovirus</i> . . . . .	359
<i>Genre Fabavirus</i> . . . . .	360
<i>Genre Nepovirus</i> . . . . .	360
Genre isolé . . . . .	361
<i>Genre Idaeovirus</i> . . . . .	361



ARN un brin positif, génome tripartite, particule icosaoédrique .....	362
Famille <i>Bromoviridae</i> .....	362
Genre <i>Alfamovirus</i> .....	362
Genre <i>Bromovirus</i> .....	363
Genre <i>Cucumovirus</i> .....	363
Genre <i>Ilarvirus</i> .....	364
Genre <i>Oleavirus</i> .....	364
Genre isolé .....	365
Genre <i>Ourmiavirus</i> .....	365
ARN 1 brin positif, particule hélicoïdale en bâtonnet .....	365
Genres isolés .....	365
Genre <i>Benyvirus</i> .....	365
Genre <i>Furovirus</i> .....	366
Genre <i>Hordeivirus</i> .....	367
Genre <i>Pecluvirus</i> .....	367
Genre <i>Pomovirus</i> .....	368
Genre <i>Tobamovirus</i> .....	368
Genre <i>Tobravirus</i> .....	369
ARN un brin positif, particule hélicoïdale flexueuse .....	370
Famille <i>Closteroviridae</i> .....	370
Genre <i>Closterovirus</i> .....	370
Genre <i>Crinivirus</i> .....	371
Famille <i>Potyviridae</i> .....	372
Genre <i>Bymovirus</i> .....	372
Genre <i>Ipomovirus</i> .....	373
Genre <i>Macluravirus</i> .....	373
Genre <i>Potyvirus</i> .....	373
Genre <i>Rymovirus</i> .....	375
Genre <i>Tritimovirus</i> .....	375
Genres isolés .....	375
Genre <i>Allexivirus</i> .....	375
Genre <i>Capillovirus</i> .....	375
Genre <i>Carlavirus</i> .....	376
Genre <i>Foveavirus</i> .....	377
Genre <i>Potexvirus</i> .....	377
Genre <i>Trichovirus</i> .....	378
Genre <i>Vitivirus</i> .....	379
ARN un brin négatif ou ambisens .....	379
Famille <i>Bunyaviridae</i> .....	379
Genre <i>Tospovirus</i> .....	379
Famille <i>Rhabdoviridae</i> .....	381
Genre <i>Cytorhabdovirus</i> .....	382
Genre <i>Nucleorhabdovirus</i> .....	382
Genres isolés .....	383
Genre <i>Ophiovirus</i> .....	383
Genre <i>Tenuivirus</i> .....	383
ARN deux brins .....	384
Famille <i>Partitiviridae</i> .....	384
Genre <i>Alphacryptovirus</i> .....	384
Genre <i>Betacryptovirus</i> .....	384

Famille <i>Reoviridae</i> .....	385
<i>Genre Fijivirus</i> .....	385
<i>Genre Oryzavirus</i> .....	386
<i>Genre Phytoreovirus</i> .....	386
Genre isolé .....	386
<i>Genre Varicosavirus</i> .....	386
ADN un brin .....	386
Famille <i>Geminiviridae</i> .....	386
<i>Genre Begomovirus</i> .....	388
<i>Genre Curtovirus</i> .....	388
<i>Genre Mastrevirus</i> .....	389
<i>Genre Topocivirus</i> .....	389
Genre isolé .....	390
<i>Genre Nanovirus</i> .....	390
ADN deux brins avec transcription inverse .....	390
Famille <i>Caulimoviridae</i> .....	390
<i>Genre Badnavirus</i> .....	391
<i>Genre proche des Badnavirus dans la famille Caulimoviridae</i> .....	391
<i>Genre Rice Tungro Bacilliform-like Viruses</i> .....	391
<i>Genre Caulimovirus</i> .....	392
<i>Genres proches des Caulimovirus dans la famille Caulimoviridae</i> .....	392
Cassava Vein Mosaic-like Viruses .....	392
Petunia Vein Clearing-like Viruses .....	392
Soybean Chlorotic Mottle-like Viruses .....	392
Glossaire .....	395
Références bibliographiques .....	399
Crédit photo .....	437
Index .....	439



# principes de virologie végétale

Un siècle après la découverte du virus de la mosaïque du tabac, près de 800 virus sont connus chez les plantes; certains sont associés à de très graves maladies. Ces dix dernières années, le décryptage des génomes viraux et l'identification des fonctions liées aux différents gènes ont permis un développement remarquable de la virologie végétale. L'évolution des connaissances rendait nécessaire une synthèse nouvelle sur les virus des plantes.

Cet ouvrage expose les collaborations spécifiques et les interactions défensives et contre-défensives qui régissent le cycle intracellulaire du virus et l'infection de la plante. Il décrit les relations entre le virus et l'agro-environnement et présente les progrès récents des méthodes de diagnostic et de lutte. Il propose enfin des éléments de réflexion sur l'évolution des virus et la classification des espèces virales ainsi qu'une description par fiches des genres viraux.

Il s'agit là d'une synthèse de grande ampleur présentée de façon claire, didactique et abondamment illustrée; unique à ce jour et rédigée en français, elle sera le guide indispensable des enseignants, étudiants et chercheurs dans les domaines de la virologie et de la biologie végétales.

Ce livre est le fruit d'une réflexion collective entre **Josette Albouy**, **Suzanne Astier**, **Hervé Lecoq** et **Yves Maury**. Directeurs de recherche à l'INRA, tous quatre ont contribué, dans des domaines très divers, à une meilleure connaissance des virus, des maladies qu'ils provoquent et des moyens de lutte que l'on peut opposer à ces macromolécules infectieuses. Ils ont également enseigné la virologie végétale dans différentes universités.

*Document de couverture : INRA, Versailles.*



ISSN : 1144-7605

ISBN : 2-7380-0937-9