

principes de virologie végétale

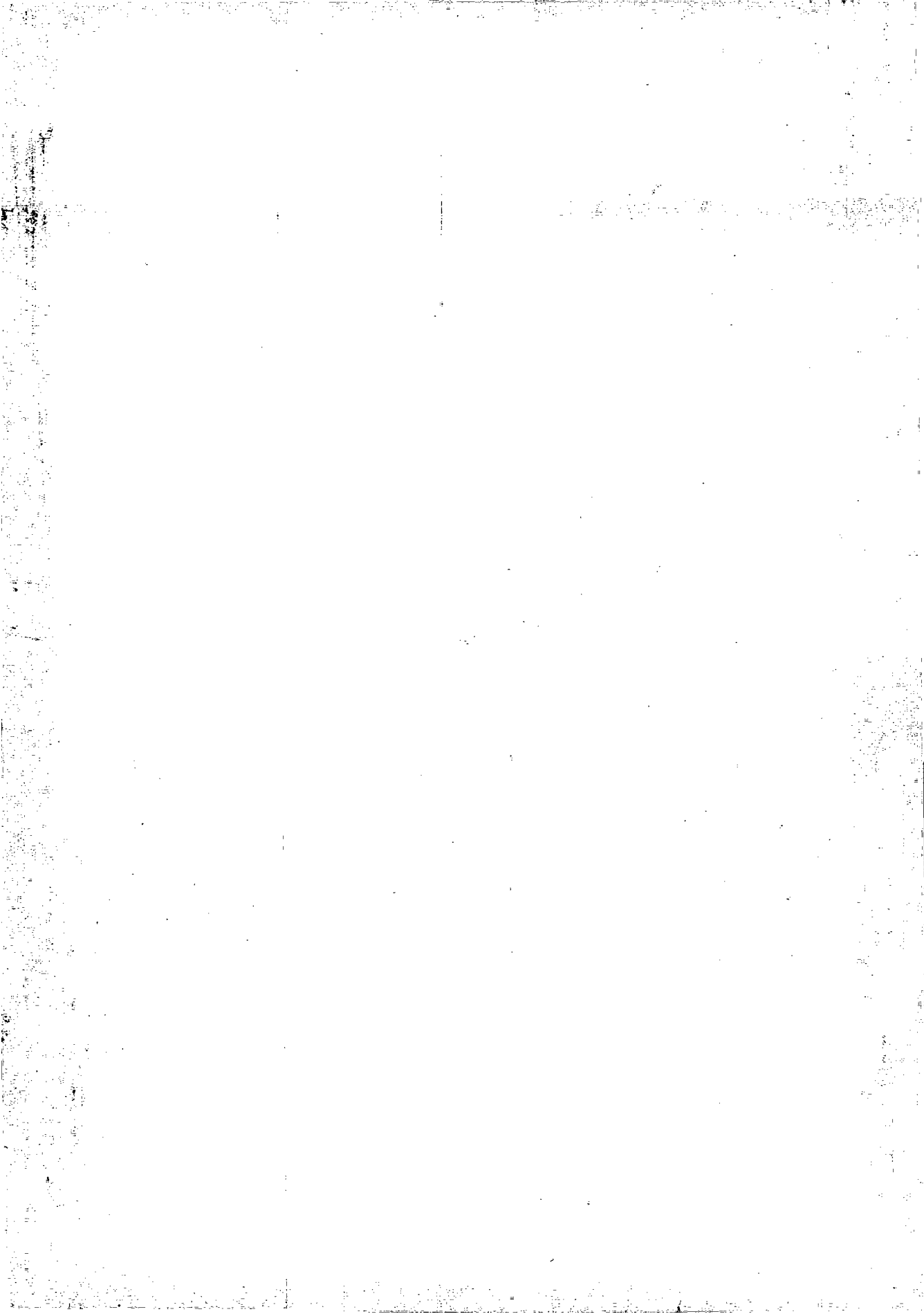
génomme,
pouvoir pathogène,
écologie des virus



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

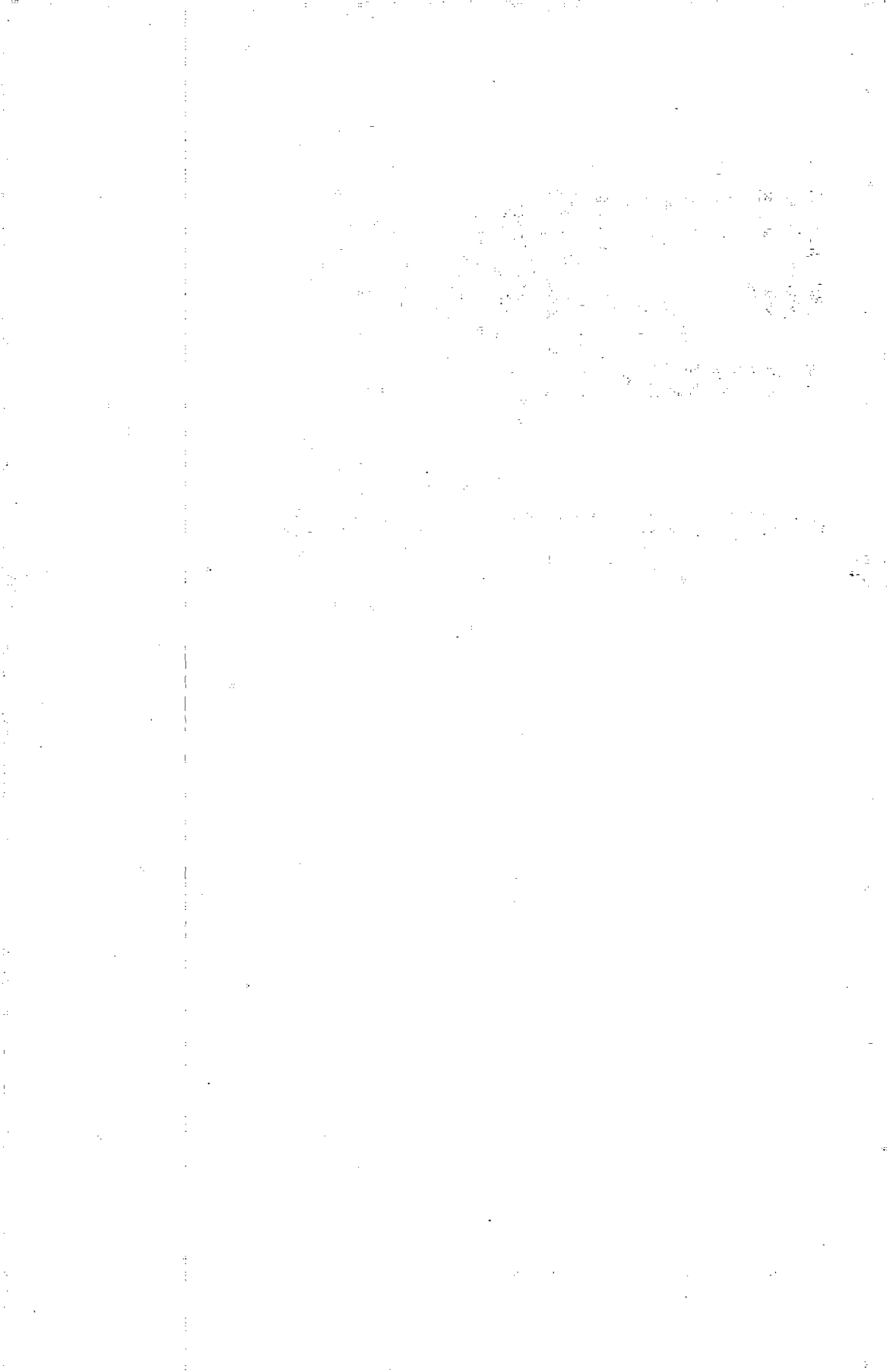
MIEUX COMPRENDRE

 **INRA**
EDITIONS



principes de virologie végétale

génom, pouvoir pathogène,
écologie des virus



principes de virologie végétale

génomé, pouvoir pathogène,
écologie des virus

S. ASTIER, J. ALBOUY, Y. MAURY, H. LECOQ

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
147, rue de l'Université, 75338 Paris cedex 07, France

MIEUX COMPRENDRE

Le grain de blé

Composition et utilisation

P. FEILLET
2000, 310 p.

Biology of lactation

J. MARTINET, L.-M. HOUEBINE, H.H. HEAD
1999, 686 p.

Principes des techniques de biologie moléculaire

Denis TAGU, éd.
1999, 136 p.

Sol : interface fragile

Pierre STENGEL et Sandrine GELIN
1998, 222 p.

Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales

Dominique DE VIENNE
Coédition INRA-CNED
1998, 200 p.

Assimilation de l'azote chez les plantes

Aspects physiologique, biochimique
et moléculaire
Jean-François MOROT-GAUDRY (éd.)
1997, 422 p.

L'eau dans l'espace rural

Production végétale et qualité de l'eau
C. RIOU, R. BONHOMME, P. CHASSIN,
A. NEVEU, F. PAPY (éd.)
1997, 414 p.

La pomme de terre

P. ROUSSELLE, Y. ROBERT
et J.-C. CROSNIER (éd.)
1996, 640 p.

Vie microbienne du sol et production végétale

Pierre DAVET
1996, 380 p.

Nutrition

des ruminants domestiques

R. JARRIGE, Y. RUCKEBUSH, C. DEMARQUILLY,
M.-H. FARCE et M. JOURNET (éd.)
1995, 921 p.

Sols caillouteux et production végétale

Raymond GRAS
1994, 178 p.

Biologie de la lactation

Jack MARTINET et Louis-Marie HOUEBINE
1993, 587 p.

Amélioration des espèces végétales cultivées

Objectifs et critères de sélection
André GALLAIS et Hubert BANNEROT
1992, 768 p.

La régression non linéaire : méthodes et applications en biologie

Sylvie HUET, Emmanuel JOLIVET
et Antoine MESSÉAN
1992, 250 p.

L'épidémiologie en pathologie végétale : mycoses aériennes

Frantz RAPILLY
1991, 318 p.

Cytogénétique des mammifères d'élevage

Paul C. POPESCU
1989, 114 p.

Les oligo-éléments en agriculture et élevage

Yves Coïc et Marcel COPPENET
1989, 114 p.

© INRA Paris, 2001

ISBN : 2-7380-0937-9

ISSN : 1144-7605

Le code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique. Toute reproduction, partielle ou totale, du présent ouvrage est interdite sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20, rue des Grands Augustins, 75006 Paris.

Les auteurs expriment leurs vifs remerciements à Isabelle JUPIN (Institut Jacques Monod, Universités Paris VI et VII), pour son analyse d'ensemble du manuscrit et ses propositions relatives à la composition de l'ouvrage, pour son analyse détaillée de certains chapitres et les améliorations qu'elle y a suggérées.

Gilbert MOLIN (INRA-Phytopathologie, Versailles) a mis en forme les cartes génétiques des virus qui figurent dans les fiches du chapitre 15. Nous lui en sommes extrêmement reconnaissants.

Les remerciements s'adressent aussi à Abdelafid BENDAHMANE (INRA-Génoplane, Évry), Chantal DAVID (CNRS-Institut des Sciences végétales, Gif-sur-Yvette), Cécile DESBIEZ (INRA- Pathologie végétale, Montfavet), Sylvie DINANT (INRA-Biologie cellulaire, Versailles), Hervé LAPIERRE (INRA-Phytopathologie, Versailles), Christophe ROBAGLIA (CEA-Écophysiologie, Saint-Paul-lez-Durance), Bernard WALTER (IUP-Valorisation et transformation des produits agricoles, Colmar), Jean WITZ (CNRS-IBMC, Strasbourg) pour leurs pertinentes suggestions relatives à l'un des thèmes traités et à tous les collègues qui ont communiqué des publications avant leur parution ou des documents iconographiques et photographiques inclus dans l'ouvrage.

Ce livre est un hommage à Pierre CORNUET, auteur en 1987 des *Éléments de virologie végétale*, et à tous les chercheurs qui ont œuvré au développement remarquable de la virologie.

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

11/11/11

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 messenger 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
3. L'infection de la cellule: réplication de l'acide nucléique viral	
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 répliques	58
La réplique 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
Asymétrique, la réplication produit surtout des chaînes (+)	66
Des séquences virales sont des promoteurs de la réplique	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
<i>Les Rhabdoviridae</i>	78
<i>Les Tenuivirus et les Tosspovirus</i>	79
La réplication des virus à ADN simple brin: Geminiviridae et Nanovirus	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> dérèglent 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
La protéine de mouvement forme des tubules intercellulaires	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 « silencing »	120
Rétablissement et « superimmunité » des feuilles en développement	120
Les plages vertes des mosaïques expriment aussi une résistance	122
Le silencing, 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 silencing	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 silencing, un phénomène non identifié	127
Les virus peuvent supprimer le silencing	127
En infection double, l'effet synergique des <i>Potyvirus</i>	127
Suppression du silencing	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 supprimeur 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

La résistance extrême gouvernée par Rx est épistatique sur la résistance avec hypersensibilité liée à N 142

La mort cellulaire est un phénomène annexe et non la cause de la résistance avec hypersensibilité 142

La transduction du signal 142

 Transduction intra- et intercellulaire du signal 143

 Transduction conduisant à la résistance acquise systémique (SAR) 143

L'acide salicylique joue un rôle important dans le transfert de signal conduisant à la SAR 143

L'analyse génétique de la SAR 145

La réaction d'hypersensibilité: une mort cellulaire programmée qui conduit à une amplification du signal 146

D'autres voies de transfert de signal n'impliquent pas l'acide salicylique 147

L'expression de la résistance 147

 L'activation de nombreux gènes 147

Protéines cytoplasmiques 148

Protéines pariétales 148

Protéines extracellulaires 148

 Le mécanisme intime de la résistance aux virus n'est pas élucidé 149

Conclusion 150

7. ARN pathogènes sub-viraux: satellites et viroïdes

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

Le groupe du PSTVd 159

Les viroïdes à coupure autocatalytique 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

La plupart des virus infectent les tissus maternels de la graine mais ne sont pas transmis à la plantule 169

L'infection de l'embryon est le facteur clé de la transmission 169

Des exceptions à la règle 169

Il y a deux voies possibles pour l'infection de l'embryon 171

XII PRINCIPES DE VIROLOGIE VÉGÉTALE

<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 capsidite : une protéine clé de la transmission	188
<i>La capsidite du CMV est le seul déterminant de la transmission par pucerons</i>	188
<i>D'autres virus dépendent exclusivement de la capsidite pour leur transmission par aleurodes ou par champignons</i>	189
<i>La capsidite peut aussi être le seul déterminant de la vection chez certains virus circulants</i>	190
Le facteur assistant et la capsidite 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 capsidite 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

9. Le diagnostic

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