

Synthèses

Virus des Solanacées

Du génome viral
à la protection des cultures

G. Marchoux, P. Gognalons, K. Gébré Sélassié, coord.



éditions
Quæ

Virus des Solanacées

Du génome viral
à la protection des cultures

Virus des Solanacées

Du génome viral à la protection des cultures

Georges Marchoux
Patrick Gognalons
Kahsay Gébré Sélassié,

coordinateurs

Éditions Quæ
c/o Inra, RD 10, 78026 Versailles Cedex

Collection Synthèses

Bioclimatologie. Concepts et applications,
Sané de Parcevaux, Laurent Hubert,
2007, 336 p.

Plantes transgéniques : faits et enjeux,
André Gallais, Agnès Ricroch,
2006, 304 p.

L'agronomie aujourd'hui,
Thierry Doré, Marianne Le Bail, Philippe Martin, Bertrand Ney,
Jean Roger-Estrade, coord.,
2006, 384 p.

Reproduction sexuée des conifères et production de semences
en vergers à graines,
Gwenaël Philippe, Patrick Baldet, Bernard Héois, Christian Ginisty,
2006, 572 p.

La photosynthèse
Processus physiques, moléculaires et physiologiques,
Jack Farineau, Jean-François Morot-Gaudry,
2006, 412 p.

L'armillaire et le pourridié-agaric des végétaux ligneux,
Jean-Jacques Guillaumin, coord.,
2005, 504 p.

Préface

Les Solanacées représentent l'une des familles les plus importantes pour les productions potagères et maraîchères (tomate, pomme de terre, piment, aubergine...), industrielles (tabac), ornementales (pétunia) ou destinées à différents autres usages (*Datura*, *Physalis*, *Atropa*, etc.).

C'est à cette famille que les auteurs de cet ouvrage se sont intéressés, et particulièrement à ses maladies virales et leurs agents.

Les connaissances en virologie des Solanacées qui, pour certaines espèces comme la pomme de terre, étaient déjà bien documentées vers la moitié du siècle dernier, ont été beaucoup plus approfondies dans les aspects épidémiologiques, moléculaires et taxinomiques vers la fin du xx^e siècle et au début des années 2000. Ce sont ces connaissances que G. Marchoux, P. Gognalons et K. Gébré Sélassié, ainsi que les autres auteurs ayant participé à la rédaction, ont brillamment réussi à rassembler dans ce livre qui n'a pas de précédent.

La première partie est consacrée aux Solanacées, notamment aux règles de taxinomie et de nomenclature retenues par la communauté internationale. Cette partie décrit la diversité botanique, génétique, agronomique et la sensibilité aux virus des Solanacées maraîchères, ornementales et industrielles. Elle porte particulièrement sur les centres de diversification, l'évolution et les possibilités de croisements interspécifiques, l'amélioration variétale, les surfaces cultivées et la production de cinq des principales espèces de Solanacées, ainsi que les virus affectant ces cultures. Une description de dix autres Solanacées d'importance secondaire et des virus signalés sur ces plantes vient compléter cette description. M.-C. Daunay, R.N. Lester et G. Van der Weerden ont apporté le point de vue des taxinomistes dans cette partie.

La deuxième partie aborde la classification et la nomenclature actuelles des 31 genres et des 13 familles de virus affectant les Solanacées, ainsi que leurs caractéristiques principales.

La troisième partie, très développée, décrit la diversité et l'évolution des 164 virus affectant les Solanacées, et l'adaptation des moyens de diagnostic et de lutte. Pour chaque virus, les auteurs se sont particulièrement intéressés à la gamme d'hôtes, à la symptomatologie et à l'importance des dégâts, aux structures et propriétés des particules virales, à la structure et aux fonctions du génome, aux relations cellulaires et à la cytopathologie, à la transmission et à la dissémination, à la distribution géographique, aux méthodes de diagnostic et de détection, aux relations avec d'autres virus, aux méthodes de lutte, à la recherche et à l'exploitation de résistances naturelles, et enfin à la recherche dans la voie de la transgène. Toutes ces descriptions sont accompagnées d'illustrations qui représentent une source précieuse de documentation et un guide pratique même pour les virologistes de terrain.

La quatrième partie porte sur les modèles d'étude et de progrès dans six domaines. Le premier concerne la variabilité et insiste sur les mécanismes et les causes de l'évolution adaptative des virus conduisant à leur émergence et leur extension géographique et botanique. Sont ensuite traités les viroïdes des Solanacées (T. Candresse et G. Macquaire), des interactions virus-pucerons, des bases moléculaires de la transmission et de leurs conséquences épidémiologiques (L. Terradot et D. Bourdin), des déterminants du pouvoir pathogène des virus chez les Solanacées (B. Moury), de la caractérisation et de l'utilisation des gènes de résistance (C. Caranta, V. Lefebvre, A. Palloix, F. Rousselle-Bourgeois) et de la transgénèse chez les Solanacées (M. Jacquemond, P. Rousselle, M. Tepfer).

La conclusion, par un bref rappel historique des étapes décisives en virologie, insiste sur les rôles de modèles et de pionniers joués par les travaux sur les virus des Solanacées au cours du xx^e siècle. Les avancées récentes permettent de nouvelles perspectives en matière de recherche. Ces conclusions mettent l'empreinte finale à un ouvrage de grand mérite, riche en contenu scientifique et appliqué. Il comporte plus de 2 000 références bibliographiques et est abondamment illustré.

Nous sommes convaincus que le livre *Virus des Solanacées — Du génome viral à la protection des cultures* sera d'une très grande utilité pour les étudiants, les chercheurs, les techniciens et les virologistes de terrain. Il s'agit d'une œuvre originale qui aura une place de choix dans la littérature, à laquelle on souhaite le plus grand succès et pour laquelle les auteurs méritent les félicitations les plus sincères.

Giovanni P. MARTELLI

Dipartimento di protezione delle piante,
Università degli studi e centro di studio
del CNR sui virus e le virosi delle colture mediterranee,
Bari, Italie

Table des matières

Préface	V
Remerciements	XI
Introduction	XIII

I. DIVERSITÉ DES SOLANACÉES

1. Taxinomie des Solanacées — ce qu'il faut savoir, les pièges à éviter	3
Origine géographique et taxinomie des Solanacées	4
La nomenclature des Solanacées	8
Conclusion	9
2. Principales Solanacées : diversité génétique, agronomique et sensibilité aux virus	11
Caractéristiques botaniques de la famille	11
Pomme de terre	13
Tomate	19
Piment et poivron	27
Aubergine et aubergine africaine	35
Autres <i>Solanum</i>	40
Tabac	43
Pétunia	50
<i>Physalis</i> , <i>Cyphomandra</i> et <i>Nicandra</i>	52
<i>Datura</i> , <i>Brugmansia</i> , <i>Atropa</i> et <i>Hyoscyamus</i>	56
Conclusion	60

II. DIVERSITÉ DES VIRUS DES SOLANACÉES

3. Caractéristiques des familles virales	67
4. Caractéristiques des 31 genres viraux	71
<i>Alfamovirus</i>	71
<i>Alphacryptovirus</i>	72

<i>Begomovirus</i>	73
<i>Carlavirus</i>	76
<i>Caulimovirus</i> et <i>Petuvirus</i>	77
<i>Comovirus</i>	79
<i>Crinivirus</i>	80
<i>Cucumovirus</i>	81
<i>Curtovirus</i>	83
<i>Fabavirus</i>	84
<i>Ilarvirus</i>	85
<i>Luteovirus</i>	86
<i>Mastrevirus</i>	87
<i>Necrovirus</i>	88
<i>Nepovirus</i>	90
<i>Nucleorhabdovirus</i>	92
<i>Phytoreovirus</i>	93
<i>Polerovirus</i>	94
<i>Pomovirus</i>	95
<i>Potexvirus</i>	96
<i>Potyvirus</i>	98
<i>Sobemovirus</i>	100
<i>Tobamovirus</i>	102
<i>Tobravirus</i>	103
<i>Tombusvirus</i>	105
<i>Topocuvirus</i>	106
<i>Tospovirus</i>	107
<i>Trichovirus</i>	109
<i>Tymovirus</i>	110
<i>Umbravirus</i>	112
<i>Varicosavirus</i>	112
Conclusion	113

III. CARACTÉRISATION, VECTION, DIAGNOSTIC ET LUTTE

5. Définitions et données générales	117
Mise en évidence, distinction et nomenclature des espèces virales	117
Étendue de la gamme d'hôtes	118
Définition des symptômes	118
Structure et propriétés des particules virales	122
Structure et fonctions du génome	123
Relations cellulaires et cytopathologie	125

Dissémination et épidémiologie des virus	126
Distribution géographique	132
Variants, souches et évolution spécifique	132
Principes généraux des méthodes de diagnostic et de détection	132
Étude des relations entre virus et phylogénie	141
Principes généraux des méthodes de lutte	142
Recherche et exploitation de résistances naturelles	149
Recherches dans la voie de la transgénèse	149
6. Propriétés biologiques et moléculaires	
<i>Classement par ordre alphabétique des espèces (voir index)</i>	151-576
IV. LES VIRUS DES SOLANACÉES, MODÈLES D'ÉTUDES FONDAMENTALES ET APPLIQUÉES	
7. Éloge de la variabilité et de la diversité	581
Des viroses et des virus toujours plus nombreux	581
Les virus étendent leur gamme d'hôtes	584
Structures du génome et stratégies d'expression et de régulation	588
Des vecteurs et des modes de dissémination de plus en plus diversifiés	594
Les virus peuvent s'assister	600
Expansion géographique des virus	601
Mécanismes de variation et d'évolution	605
Phylogénie de taxons viraux importants pour les Solanacées	608
8. Les viroïdes des Solanacées	615
Principales caractéristiques structurales des viroïdes	615
Relations viroïdes-plantes hôtes, symptomatologie, épidémiologie	616
Déterminants de la symptomatologie	617
Maladies des Solanacées causées par les viroïdes	618
Détection des viroïdes infectant les Solanacées	621
Lutte contre les viroïdes infectant les Solanacées	623
L'avenir de la lutte contre les viroïdes : des plantes transgéniques résistantes ?	623
9. La transmission des virus de Solanacées par les pucerons	625
Le comportement alimentaire des pucerons et la transmission de virus	625
Les bases moléculaires de la transmission aphidienne	630
Conséquences épidémiologiques	636
Conclusion et perspectives de lutte	637

10. Gènes de virulence et d'avirulence chez les virus des Solanacées	639
Les propriétés de virulence chez les virus phytopathogènes	640
Comment identifier les gènes viraux de virulence ou d'avirulence ?	640
Gènes de virulence et d'avirulence	643
Conséquences de l'identification des gènes de virulence et d'avirulence	644
Conclusion	648
11. Caractérisation et utilisation des gènes de résistance chez les Solanacées	649
Facteurs génétiques de résistance aux virus	649
Clonage des gènes de résistance	657
Sélection pour la résistance aux virus	659
12. Transgénèse et virus des Solanacées	665
Introduction	665
La transgénèse végétale, un puissant outil pour la recherche	667
Transgènes de résistance aux virus	671
Transgénèse végétale et biosécurité	682
Conclusion	686
Conclusion générale	689
Quelques étapes importantes	689
Perspectives appliquées et fondamentales	693
Annexe	699
Références bibliographiques	723
Glossaire	815
Abréviations générales	827
Abréviations des virus et viroïde	831
Index	835
Liste des auteurs	841
Crédit photos	843

Remerciements

Les auteurs expriment leur reconnaissance aux différents contributeurs qui ont apporté leurs connaissances dans plusieurs chapitres de l'ouvrage.

Nos plus vifs remerciements vont à Véronique Marie-Jeanne (Montpellier) pour son analyse d'ensemble et ses judicieuses suggestions, Dominique Blancard (Inra Bordeaux), Carole Caranta (Inra-GAFL Montfavet), Anne-Cécile Cotillon (SPV-LNPV Montfavet), Anne Dalmon (SPV-LNPV Montfavet), Marie-Christine Daunay (Inra-GAFL Montfavet), Danielle Giblot Ducray (Inra Le Rheu), Mireille Jacquemond (Inra Montfavet), Camille Kerlan (Inra Pathologie Le Rheu), Henri Laterrot (Inra-GAFL Montfavet), Robert Legnani (Takii Eyragues), Richard Lester (University of Birmingham, GB), Benoît Moury (Inra Montfavet), Rémi Nono Womdim (AVRDC Tanzanie), Alain Palloix (Inra-GAFL Montfavet), Giuseppe Parrella (IPP Portici), Gerard Van der Weerden (Radboud University Nijmegen, NL), Éric Verdin (Inra Pathologie Montfavet) pour leur analyse de certains chapitres et les améliorations qu'ils ont proposées.

Les remerciements s'adressent à tous les collègues qui nous ont apporté leur aide, notamment Suzanne Astier et Gilbert Molin (Inra-Phytopathologie, Versailles) pour les cartes génétiques de virus, Brigitte Delecolle (Inra Montfavet) pour les micrographies, Dominique Blancard pour les photos de symptômes et Marie-France Cornic pour sa participation aux recherches bibliographiques. Merci également à l'équipe éditoriale Dominique Bollot, Guillaume Perraud et Joëlle Veltz pour la mise en forme définitive de l'ouvrage.

Enfin, toute notre reconnaissance à P. Ricci et O. Le Gall (chefs de département), P. Nicot (directeur de la station de pathologie végétale d'Avignon-Montfavet) et surtout J. Marrou qui, le premier nous encouragea dans cette difficile entreprise.

Introduction

Tout être vivant a quelque chose d'admirable.

ARISTOTE

Malgré les progrès récents de la phylogénie moléculaire, l'origine des virus demeure un sujet de spéculation. Ils pourraient être aussi anciens que la vie sur notre planète, et provenir d'un « premier monde » dit « à ARN », où ces molécules semblables aux ribozymes rempliraient la double fonction de matériel génétique et d'enzyme. Les virus, à l'instar des rétrovirus actuels, pourraient être aussi des éléments génétiques issus du matériel cellulaire nucléique préexistant (Morse, 1994).

Quoiqu'il en soit, au cours des temps géologiques, préhistoriques et historiques, les virus se sont adaptés aux organismes les plus variés : bactéries, algues, champignons, invertébrés, vertébrés et végétaux. Les premières plantes à fleurs sont apparues il y a « seulement » 150 millions d'années, à la période jurassique (Crane *et al.*, 1995). La famille des Solanacées, qui est parmi les plus évoluées (D'Arcy, 1979 ; Raynal-Roques, 1994 ; APG, 1998), s'est différenciée à la fin de cette période et les premières interactions avec les virus ont peut-être commencé alors que les différents ordres d'insectes potentiellement vecteurs étaient déjà bien présents. Des passionnés recherchent ces « premiers » virus dans les plantes et les insectes fossilisés. L'un des plus stables a été retrouvé dans une couche ancienne de glace datée de plus de 200 000 ans (Castello *et al.*, 1999). Les Solanacées, domestiquées dès le début du néolithique, occupent une place importante parmi les espèces cultivées et certaines, comme la pomme de terre, le poivron, la tomate, jouent un rôle déterminant dans l'alimentation humaine et l'économie des pays. D'autres sont largement cultivées en tant que plantes d'ornement ou à des fins industrielles et pharmaceutiques. Les maladies à virus ont un impact sérieux voire destructeur et peuvent même remettre en cause ces cultures tant en zones tempérées que tropicales.

Cette situation n'est spécifique ni aux Solanacées ni aux virus, et la production de la plupart des plantes cultivées est limitée par divers pathogènes. Plusieurs causes ont contribué à rendre les plantes cultivées plus sensibles que la flore spontanée, et en premier lieu leur dissémination hors de leurs pays d'origine sous des climats différents. Les principales Solanacées — d'origine américaine — sont maintenant cultivées sur tous les continents, et leur mode de croissance naturel a été modifié de façon artificielle. Elles ont été sélectionnées pour produire toujours davantage, ce qui a rompu leur équilibre physiologique et les a rendues plus sensibles aux attaques des pathogènes, notamment des virus. La spécialisation et l'artificialisation des cultures, voire des variétés, a

offert de grandes surfaces homogènes d'hôtes abondants pour les virus et leurs vecteurs. L'intensification du commerce international et la mondialisation ont accentué l'extension et la pénétration des virus étrangers et exotiques. Dans l'avenir, la lutte devra s'adapter et déjà, pour être en mesure de prévenir l'introduction et l'expansion des virus des Solanacées, il nous est apparu important de les connaître dans leur diversité évolutive en présentant les principales connaissances acquises au cours du xx^e siècle.

En effet, l'étude des virus a commencé seulement à la fin du xix^e siècle avec les travaux de Pasteur sur l'homme et les animaux. Chez les plantes, c'est justement sur une Solanacées que débute l'histoire scientifique des phytovirus, avec la découverte de la nature infectieuse et inconnue jusque là de la mosaïque du tabac. L'agent de cette maladie, le « virus de la mosaïque du tabac » (VMT, ou TMV en anglais), et encore plus le tabac, sont demeurés au cours du xx^e siècle les modèles d'études les plus utilisés dans les laboratoires de phytovirologie du monde entier. De ce fait, et aussi en raison de l'importance nutritionnelle de la pomme de terre, les virus affectant la famille des Solanacées — qui est parmi les familles comprenant le plus d'espèces — sont les plus étudiés depuis la naissance de la phytovirologie. Cet ouvrage a pour objectif de rassembler pour la première fois les principales données disparates les concernant.

Dans la partie 1 sont présentées la taxonomie et la nomenclature des Solanacées citées dans l'ouvrage. Les données botaniques et biologiques de base utiles à la compréhension du cycle des différentes Solanacées cultivées sont ensuite résumées, ainsi que les possibilités d'hybridation des espèces. Pour chaque espèce étudiée, sont présentés l'origine de la domestication, l'importance des surfaces cultivées établie selon des chiffres aussi récents que possible et les systèmes de production — déterminants pour les interactions entre populations virales et plantes cultivées. Ces différents points éclaireront la répartition géographique et l'importance des différents virus. Pour chacune des Solanacées cultivées seront présentées les listes actualisées des virus les affectant dans les conditions naturelles en France, en Europe et dans le monde.

La partie 2 traite des différents degrés de la diversification probablement polyphylétique des virus des Solanacées. La présentation des caractéristiques des familles et des genres limitera les redites dans la partie suivante.

La partie 3 expose par ordre alphabétique les 164 virus affectant de façon naturelle une ou plusieurs Solanacées cultivées. Compte tenu de l'évolution des flux commerciaux, il n'était pas possible de se limiter aux virus caractérisés en France ou même en Europe. Pour chacun des virus, une présentation analytique est donnée comprenant les propriétés biologiques et symptomatologiques, l'organisation et les fonctions du génome, les propriétés sérologiques, les méthodes de diagnostic et les méthodes de lutte.

La partie 4 présente les acquis de la recherche dans des domaines qui ont particulièrement évolué au cours de la dernière décennie :

- la diversification et l'extension des virus liées à l'évolution des structures et des modes d'expression génomique adaptés aux Solanacées et à divers modes de dissémination ;
- les viroïdes, agents pathogènes encore plus petits que les virus et dépourvus de capsid ;
- les différents mécanismes de transmission des virus par les pucerons ;
- les nouvelles approches pour la connaissance et l'exploitation des gènes de résistance aux virus ;
- les mécanismes moléculaires expliquant la virulence et l'avirulence ;
- la transgénése comme outil de recherche et la création de résistances chez les Solanacées cultivées.

La conclusion rappelle l'évolution des concepts de virologie depuis la découverte du premier d'entre eux chez les Solanacées à la fin du XIX^e, et présente quelques perspectives qui en découlent en matière de recherche.

Un glossaire permettra de mieux appréhender les termes spécialisés utilisés dans l'ouvrage. Celui-ci n'a pas la prétention d'être exhaustif, et le lecteur pourra compléter son information en consultant quelques unes des 2 000 publications, essentiellement de la dernière décennie, retenues dans la bibliographie.

Les auteurs ont adopté la convention typographique selon laquelle les noms de virus en italique désignent les espèces reconnues par l'ICTV, ceux en romain correspondent aux espèces possibles dans le genre selon l'ICTV.

Partie 1

Diversité des Solanacées

