ACADÉMIE d'AGRICULTURE de FRANCE

Encyclopédie : *Question sur*

Les erreurs passent, il n'y a que le vrai qui reste (Diderot)

Génétique, biotechnologies végétales et espèces modèles

Fiche *QUESTIONS SUR…* n° 06.01.Q04 | **mars 2024**

Mots clés : plantes modèles, amélioration variétale, biotechnologie

Des plantes modèles ont été utilisées pour les études en biotechnologie, physiologie et génomique. Le choix de ces plantes découle, selon les thématiques, de raisons très diverses, souvent pratiques, parfois par simple hasard. Ces plantes sont représentatives d'une espèce cible, au niveau de l'organisme dans son entier, incluant son *germplasm* (matériel génétique) et les ressources *in silico*, ouvertes à la communauté scientifique. La valeur d'un organisme modèle dépend de la facilité avec laquelle différentes questions de recherche peuvent être abordées, et de la pertinence, pour l'espèce cible, de l'information obtenue à partir du modèle. Ces organismes ont tous permis d'acquérir de nouvelles connaissances, de nouveaux savoir-faire, étendus ensuite à d'autres espèces, plus complexes, un peu plus réticentes à manipuler et qui, de prime abord, n'auraient pas permis d'obtenir aussi rapidement les résultats espérés.

Les premières approches

Pour Ankeny et Leonelli [1], un organisme modèle doit être représentatif d'une espèce cible au niveau de l'organisme dans son entier. Ces chercheurs ajoutent que les systèmes d'organismes modèles modernes sont construits sur une infrastructure extensive, incluant *germplasm* (matériel génétique) et ressources *in silico*[1], ouverte à la communauté scientifique et facilitant différentes approches de recherche. Ainsi, la valeur d'un organisme modèle dépend *a minima* de :

- la facilité avec laquelle des questions de recherche différentes peuvent être abordées,
- la pertinence, pour l'espèce cible, de l'information obtenue à partir de l'organisme modèle.

La bibliographie permet rapidement de dresser une liste des principales plantes utilisées en recherche ; *Arabidopsis thaliana* (l'arabette des dames) est le premier de cette liste en raison des ressources considérables disponibles en génétique et en génomique [2]. Quelques espèces de mousses, fougères et algues vertes sont aussi largement utilisées. Et c'est le petit pois (*Pisum sativum*) qui a été la première espèce modèle, ayant permis à Gregor Mendel de formuler les principes de l'hérédité au XIX^{e} siècle.

La culture in vitro

Initiés en 1902, les premiers travaux de culture *in vitro* ont produit, dès 1904, des plantes entières par culture d'embryons de crucifères. Vers 1920, des applications horticoles ont porté sur la multiplication des orchidées. Aujourd'hui, la culture *in vitro* concerne la micropropagation, la culture de méristèmes et le clonage de nombreuses espèces végétales, horticoles notamment. L'organogénèse (formation de bourgeons et de racines adventives) a été cernée par la culture d'explants de tabac *(Nicotiana tabacum).* Puis, en jouant sur la balance hormonale, la régénération de racines, de bourgeons et de plantes entières, normales et fertiles a suivi. La culture de plantes haploïdes a débuté avec succès sur *Nicotiana tabacum*. Murashige et Skoog ont conçu, pour les premières cultures cellulaires de tabac, un milieu de culture largement utilisé depuis en recherche et en production industrielle de métabolites. Les suspensions cellulaires de *N. tabacum* ont servi pour des études de métabolisme, de différentes substances comme des herbicides et pour montrer la totipotence[2] des cellules végétales isolées. Enfin, les protoplastes de tabac ont été à la base de la compréhension de la régénération de la paroi pectocellulosique et de plantes entières, de l'infection virale, de l'hérédité des organites cellulaires, ou de la création de fusions somatiques. Une application remarquable a été la création du système de stérilité mâle cytoplasmique du radis (OGU-INRA), utilisé aujourd'hui pour produire la plupart des variétés de colza hybrides cultivées en Europe [3].

---

[1] *In silico* : expression utilisée pour désigner des recherches faites au moyen de calculs informatiques

[2] La totipotence, énoncée en 1902 par Gottlieb Haberlandt, est, en biologie, la capacité d'une cellule à se différencier en n'importe quelle cellule spécialisée et à se structurer en formant un être vivant multicellulaire

 Fiche consultable sur le site internet www.academie-agriculture.fr onglet "***Publications***" puis "***Table des matières des documents de l'Encyclopédie***". Reproduction autorisée sous réserve d'en citer la provenance

Le génie génétique végétal

La transformation génétique – découverte chez les bactéries en 1972 – a été complétée par un ensemble de techniques et d'outils (protocoles de clonage et de sélection, techniques d'ADN recombinant) ; son application a été étendue aux levures et animaux. En parallèle, une longue étude était menée sur une bactérie du sol, *Agrobacterium tumefaciens*, infectant des végétaux et provoquant la galle du collet. Jeff Schell et Marc van Montagu ont décrit le rôle de plusieurs gènes portés par un plasmide[3] (pTi pour *tumor-inducing*) de la bactérie. Ils ont étudié la machinerie que cette bactérie utilise pour infecter le végétal et y transférer, à partir de pTi, plusieurs de ses gènes responsables de la production de composés (opines) qu'*Agrobacterium* est la seule à pouvoir métaboliser, se créant ainsi un écosystème exclusif.

Ils ont ensuite, conservant dans la bactérie la machinerie de transfert d'ADN, remplacé les gènes bactériens par des gènes choisis, dont un gène de sélection des cellules transformées, et obtenu la première plante transgénique, un tabac, en 1982 [4]. La technique de transformation utilisant des disques foliaires de différents *Nicotiana* est devenue un modèle classique pour étudier de très nombreux gènes et mécanismes cellulaires. La transgénèse a ensuite été appliquée à d'autres espèces.

La transformation directe de protoplastes de tabac, par des techniques physiques (champs électriques) ou de modification de la perméabilité membranaire (électroporation, polyéthylène glycol) a également été réussie, associée ensuite aux techniques de régénération de plantes entières.

Les protocoles de transgénèse ont été améliorés pour produire rapidement un grand nombre de plantes transgéniques, nécessaires aux études de génomique ; le modèle choisi pour les dicotylédones est *Arabidopsis thaliana*. Une technique de transgénèse astucieuse a été mise au point utilisant l'infiltration sous vide d'*Agrobacterium tumefaciens* dans des plantes adultes en floraison et obtenant, sans culture *in vitro*, des graines transgéniques [5]. Son application en génomique fonctionnelle a été un apport majeur.

La transformation des monocotylédones a été étudiée dès la fin des années 1980 en raison des perspectives d'application liées à l'importance de ces cultures (riz, blé ou maïs). Après quelques résultats à partir de protoplastes et de cellules foliaires, la transformation de différents explants par *Agrobacterium* a été possible sur les cultivars de riz de type *japonica* [6]. Le riz – avec un génome de taille réduite et la disponibilité de sa séquence complète – est devenu le modèle monocotylédone. Récemment, une autre espèce, *Brachypodium distachyon*, a été utilisée en complément : elle simplifie l'étude des interactions plante-parasite [7].

Enfin, plusieurs autres espèces sont des cibles d'études particulières : *Medicago truncatula* pour la caractérisation de la symbiose avec *Rhizobium*, *Antirrhinum majus* (le muflier) pour l'étude des transposons[4] ou la mousse *Physcomitrella patens* pour l'approche de divers phénomènes physiologiques et moléculaires.

Physiologie et développement

Le décryptage de la physiologie des plantes est passé par plusieurs phases : observation, approches de biochimie, de génétique et enfin, approches moléculaires. Chaque fois, les espèces modèles ont été choisies en fonction du mécanisme étudié.

La photosynthèse, processus complexe impliquant des dizaines de gènes dans des voies de biosynthèse aux très nombreux composés, a été comprise après un long travail de biochimie, de synthèse et d'utilisation de radio-isotopes. Aujourd'hui, *Chlamydomonas reinhardtii*, algue verte unicellulaire, est le modèle d'étude de la biogénèse des chloroplastes, des relations structure-fonction des complexes photosynthétiques et de la régulation environnementale.

Les facteurs environnementaux et hormonaux affectant la croissance des entre-nœuds ont été recherchés sur le riz flottant, dont les tiges peuvent dépasser 5 m de long, aux caractéristiques particulières de division et de croissance cellulaire extrêmes.

Méiose, fécondation, rôle des hormones, réponse aux stress, biosynthèses diverses, rythmes circadiens, interactions entre espèces, voies de signalisation, etc., ont été abordés avec des modèles puis transposées et précisées dans les espèces cibles. La recombinaison ou la mutagénèse ciblée sont étudiées chez la mousse *Physcomitrella patens* dans une combinaison d'outils surprenante : la transgénèse à l'aide d'*Agrobacterium* et d'un transposon du tabac Tnt1 [8].

---

[3] Plasmide : molécule d'ADN, en général circulaire, distincte de l'ADN chromosomique bactérien, capable de réplication autonome

[4] Un élément transposable, appelé aussi transposon ou gène sauteur, est une séquence d'ADN capable de se déplacer de manière autonome dans un génome, par un mécanisme appelé transposition

 Fiche consultable sur le site internet www.academie-agriculture.fr onglet "***Publications***" puis "***Table des matières des documents de l'Encyclopédie***".
Reproduction autorisée sous réserve d'en citer la provenance

L'étude des arbres est incontournable et repose sur une base de connaissances issue des espèces herbacées, mais insuffisante pour des phénomènes comme la dormance des bourgeons, l'état souvent dioïque[5], le temps de génération très long, la production de bois secondaire ou la circulation de l'eau. Dès 2002, *Populus trichocarpa* a été proposé comme modèle, peu de temps avant son séquençage [9]. La connaissance des arbres fruitiers s'enrichit aujourd'hui de données moléculaires sur des caractères de qualité ou de résistance aux pathogènes qui aident à orienter la sélection. *Prunus persica*, le pêcher, a été choisi pour générer une base de données "d'étiquettes de séquences exprimées" du fruit en développement. Sur près de 4 000 séquences nucléotidiques identifiées, un quart diffère des séquences connues de plantes montrant l'intérêt et la richesse de cette approche "plante modèle" sur les rosacées fruitières[6] [10].

Les interactions plantes-pathogènes

Les interactions plantes-pathogènes sont un sujet d'étude aussi vaste et important que difficile à appréhender. De nombreux systèmes sont utilisés pour découvrir les mécanismes de base de ces interactions qui sont ensuite détaillés dans leur complexité dans les espèces cibles.

Le pathosystème "lin-rouille du lin" (*Linum usitatissimum-Melampsora lini*) a été étudié pour théoriser l'interaction menant à la résistance complète des plantes[7]. Une interaction spécifique entre gènes d'avirulence du pathogène et gènes de résistance de la plante conduit soit à la sensibilité, soit à la résistance complète.

Les protoplastes de tabac ont été un outil d'étude de l'infection virale, et des modèles de plantes entières sont couramment utilisés. *A. thaliana* et *Nicotiana benthamiana* sont les plus utilisées en interaction avec différents virus. *N. benthamiana*, sensible à des virus, bactéries et champignons, possède les qualités d'étude requises : facilité de culture *in vitro*, capacité à être transformé ou à exprimer de façon transitoire des protéines à étudier et même mise en place de l'extinction de gènes suite à l'infection virale (ARN *silencing*) [11].

Les interactions plante-bactérie ont été souvent abordées sur des plantes d'intérêt économique comme le riz ; le pathosystème qu'il compose avec certains pathovars[8] de *Xanthomonas oryzae*, responsables de pertes importantes de production, a été extensivement travaillé. Cela a conduit à décrire des gènes de résistance et la cascade de mécanismes de défense que l'infection déclenche.

La bactérie *Xylella fastidiosa* – d'extension récente en Italie et en France – se révèle un risque majeur pour les oliviers, la vigne, les arbres fruitiers, la luzerne, etc., et a conduit à rechercher des plantes modèles d'étude. Cette bactérie serait en interaction fréquente avec une bactérie endophyte du genre *Methylobacterium*, et *Nicotiana clevelandii* est proposé comme modèle. Les parasites fongiques sont nombreux, divers dans leurs modes d'interaction : pour les monocotylédones, le modèle *Brachypodium distachyon*, de culture simple, peut être infecté par une vingtaine de parasites de céréales (blé et orge principalement). Pour les dicotylédones, *Arabidopsis thaliana* est le plus employé, principalement pour les études de génomique fonctionnelle, et reproduit, selon les parasites, des résistances complètes ou partielles.

Génomique

La connaissance des génomes de plantes, longtemps limitée, a considérablement progressé depuis deux décennies grâce à l'amélioration des techniques de séquençage. Les séquences des deux espèces modèles des dicotylédones et monocotylédones – l'*Arabidopsis thaliana* et le riz – ont été obtenues dès 2000 et 2005. La taille de leurs génomes (limitée, comparativement à nombre d'espèces cultivées), ainsi que la possibilité de générer des mutants, ont été un formidable accélérateur pour la caractérisation du rôle des gènes chez les plantes. *Arabidopsis* présente, de plus, des avantages expérimentaux uniques : une taille très réduite facilitant sa culture en serre, une plante autoféconde avec un cycle très court – moins de 2 mois de graine à graine – et une production grainière abondante Depuis, de nombreux génomes de plantes ont été séquencés, y compris à l'intérieur de la même espèce, débouchant sur une description allélique, parfois poussée, de l'espèce.

L'utilisation de mutants a permis de faire le lien entre séquence de gène, gène muté et phénotype. Des mutants ont pu être générés par des moyens physiques, chimiques ou biologiques sur des espèces modèles. Une collection de plus de 50 000 mutants d'*Arabidopsis thaliana* a été générée par l'INRAE en utilisant la

[5] Dioïque : se dit d'une espèce dont les fleurs unisexuées mâles (à étamines) et femelles (à pistil) sont portées par des pieds différents

[6] Cf. également les travaux de l'INRAE d'Angers sur la caractérisation du génome et de l'épigénome du pommier (Daccord *et al*. 2017. *Nature Genetics*), https://www6.angers-nantes.inrae.fr/irhs/A-la-une/Faits-marquants/2017/Le-genome-et-l-epigenome-de-la-pomme-decodes

[7] https://fr.wikipedia.org/wiki/Relation_gène_pour_gène

[8] Classement de bactéries phytopathogènes selon les caractéristiques de leur pouvoir pathogène et les symptômes qu'elles induisent

 Fiche consultable sur le site internet www.academie-agriculture.fr onglet "***Publications***" puis "***Table des matières des documents de l'Encyclopédie***".
Reproduction autorisée sous réserve d'en citer la provenance

transgénèse en insertion aléatoire d'un gène de résistance à un herbicide, par commodité, dans le génome de la plante réceptrice. L'insertion dans un gène, inhibant son fonctionnement, permet, par des techniques de biologie moléculaire, de connaître le lieu d'insertion du transgène et la séquence du gène inhibé. L'effet de l'inhibition d'expression du gène connu par sa séquence peut être observé en cultivant la plante transgénique mutée. De nombreuses relations entre séquence du gène et fonction du gène ont pu ainsi être élucidées. Cette approche de génomique fonctionnelle a ensuite été menée sur le riz (monocotylédone) [12].

L'intérêt des plantes modèles est clairement illustré par ce qui précède : découvrir plus facilement des mécanismes ou des fonctions, puis utiliser les connaissances acquises pour comprendre ces mêmes fonctions dans des espèces d'intérêt comme les céréales et même décrire leur diversité allélique.

Alain TOPPAN, membre de l'Académie d'Agriculture de France

Ce qu'il faut retenir :

Les progrès de la recherche et des connaissances sur les plantes se sont souvent développés grâce à des modèles biologiques, choisis pour la simplicité d'utilisation pour l'étude entreprise, les connaissances antérieures et les qualités liées aux conditions de culture (faible encombrement, rapidité de mise à fleur, production de nombreuses graines après autofécondation, etc.). De nombreuses espèces sont des plantes modèles, mais *in fine*, trois seulement se détachent sans conteste.

Pour le tabac, *Nicotiana tabacum* et *N. benthamiana* occupent la première place pour leurs qualités de plasticité : culture *in vitro*, organogénèse et transgénèse. Ils ont amélioré les connaissances sur la croissance et le développement des végétaux, les interactions plantes-virus, et l'expression de protéines recombinantes.

La petite crucifère *Arabidopsis thaliana* (étudiée dès 1907) est, depuis une trentaine d'années, l'outil incontournable de la génomique. Première plante à être séquencée, elle présente un génome de taille modeste, facile à transformer simplement et à grande échelle, et possède une diversité de mutants naturels ou d'insertion pour aller y découvrir les gènes et comprendre leur rôle.

Le riz, monocotylédone et plante alimentaire, répond plutôt bien à nombre de techniques d'étude, et – si son génome reste de taille raisonnable – la plante a un développement qui ne permet pas d'entretenir de grandes collections en serre où elle côtoie souvent *Brachypodium distachyon*.

À côté de ces trois espèces, de nombreuses autres espèces modèles, aux qualités moins universelles mais représentatives de familles de végétaux (arbres forestiers et fruitiers, espèces ornementales, etc.) ou de domaines de recherche particuliers, sont aussi utilisées.

Pour en savoir plus

[1] Ankeny RA, Leonelli S.: *What's so special about model organisms?*, Studies in History and Philosophy of Science Part 42: 313-323, 2011

[2] Koornneef M, Meinke D : *The development of Arabidopsis as a model plant*, The Plant Journal 61: 909-921, 2010

[3] Pelletier G, Budar F : *Brassica Ogu-INRA Cytoplasmic Male Sterility: An Example of Successful Plant Somatic Fusion for Hybrid Seed Production*, Somatic Genome Manipulation: Advances, Methods, and Applications: 199-216, 2015

[4] Caplan A, Herrera-Estrella L, Inzé D, Van Haute E, Van Montagu M, Schell J, Zambryski P *: Introduction of genetic material into plant cells*, *Science* 222: 815-821, 1983

[5] Bechtold N, Pelletier G : In planta Agrobacterium-mediated transformation of adult Arabidopsis thaliana plants by vacuum infiltration. Methods in Molecular Biology 82: 259-266, 1998

[6] Hiei Y, Ohta S, Komari T, Kumashiro T : *Efficient transformation of rice (Oryza sativa L.) mediated by Agrobacterium and sequence analysis of the boundaries of the T-DNA*, *The Plant Journal* 6: 271-282, 1994

[7] Draper J, Mur LA, Jenkins G, Ghosh-Biswas GC, Bablak P, Hasterok R, Routledge AP : Brachypodium distachyon. A new model system for functional genomics in grasses, Plant Physiology 127: 1539-1555, 2001

[8] Vives C, Charlot F, Mhiri C, Contreras B, Daniel J, Epert A, Voytas DF, Grandbastien MA, Nogué F, Casacuberta JM : *Highly efficient gene tagging in the bryophyte Physcomitrella patens using the tobacco (Nicotiana tabacum) Tnt1 retrotransposon*, *New Phytologist* 212: 759-769, 2016

[9] Taylor G : *Populus : Arabidopsis for forestry. Do we need a model tree ? Annals of Botany* 90: 681-689, 2002

[10] Horn R, Lecouls AC, Callahan A, Dandekar A, Garay L, McCord P, Howad W, Chan H, Verde I, Main D, Jung S, Georgi L, Forrest S, Mook J, Zhebentyayeva T, Yu Y, Kim HR, Jesudurai C, Sosinski B, Arús P, Baird V, Parfitt D, Reighard G, Scorza R, Tomkins J, Wing R, Abbott AG *: Candidate gene database and transcript map for peach, a model species for fruit trees*, Theoretical Applied Genetics 110: 1419-1428, 2005

[11] Goodin MM, Zaitlin D, Naidu RA, Lommel, SA : Nicotiana benthamiana: its history and future as a model for plant-pathogen interactions, Molecular Plant Microbe Interactions 21: 1015-1026, 2008

[12] Li Y, Xiao J, Chen L, Huang X, Cheng Z, Han B, Zhang Q, Wu C. : *Rice Functional Genomics Research: Past Decade and Future*, Molecular Plant 5: 359-380, 2018

Reproduction autorisée sous réserve d'en citer la provenance