

# MODULATION TRANSCRIPTIONNELLE DE LA FORMATION ET DU DEVELOPPEMENT DES MYCORHIZES A ARBUSCULES



## TRANSCRIPTIONAL MODULATION OF THE FORMATION AND DEVELOPMENT OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAE

| Issa DIEDHIOU<sup>1,2,3,4\*</sup> | Abdala G. DIEDHIOU<sup>1,2,3,4</sup> | Aboubacry KANE<sup>1,2,3,5</sup> | et | Diaga DIOUF<sup>1,3,4</sup> |

<sup>1</sup>. Département de Biologie Végétale, Faculté des Sciences et Techniques | Université Cheikh Anta Diop, BP 5005, Dakar | Fann, Sénégal |

<sup>2</sup>. Laboratoire Commun de Microbiologie (LCM, IRD/ISRA/UCAD) | Bel-Air BP 1386, CP 18524 | Dakar, Sénégal |

<sup>3</sup>. Laboratoire Mixte International Adaptation des Plantes et microorganismes associés aux Stress Environnementaux | Centre de Recherche de Bel Air | Dakar, Sénégal |

<sup>4</sup>. Centre d'Excellence Africain en Agriculture pour la Sécurité Alimentaire et Nutritionnelle (CEA-AGRISAN), UCAD | Dakar, Sénégal |

<sup>5</sup>. Centre d'Excellence Africain «Environnement, Santé, Sociétés» (CEA AGIR), UCAD | Dakar, Sénégal |

| Received February 24, 2022 |

| Accepted March 03, 2022 |

| Published March 08, 2022 |

| ID Article | Diedhiou-Ref02-ajira240222 |

### RESUME

La symbiose mycorhizienne à arbuscules est une interaction mutualiste qui implique plus de 80 % des végétaux supérieurs et des champignons du sol appartenant au phylum des Glomeromycota. L'exploitation de cette symbiose qui permet à de nombreuses espèces végétales d'améliorer leur nutrition hydrominérale (eau et phosphore principalement) pourrait contribuer à la réduction de l'utilisation des fertilisants chimiques. L'établissement de cette symbiose démarre par un dialogue moléculaire, puis par la formation d'un organe mixte appelé mycorhize qui abrite des structures fongiques fortement ramifiées dites arbuscules, siège des échanges entre les deux partenaires (plante et champignon). La formation et le développement de ces structures requièrent la médiation de gènes spécifiques parmi lesquels figurent des régulateurs transcriptionnels (facteurs de transcription et microARNs). Trois de ces facteurs de transcription (FT), CYCLOPS, NSP1 et NSP2 interagissent avec les protéines DELLA comme DIP pour induire l'expression de RAM1. Ces facteurs de transcription sont régulés par divers microARN comme miR171h qui contrôle l'expression de NSP2. Par ailleurs, l'auxine régule indirectement la production de strigolactones indépendamment des facteurs de mycorhization (Myc-LCOs). Cependant, les mécanismes moléculaires à la base du développement des mycorhizes à arbuscules ne sont pas encore totalement décrits car très peu de gènes spécifiquement actifs au cours de la colonisation fongique sont identifiés et caractérisés. Cette revue résume les récentes avancées sur les régulateurs transcriptionnels impliqués dans les étapes de pré-contact, de colonisation racinaire et de la formation et développement des arbuscules fongiques dans les cellules végétales.

**Mots clés :** Facteurs de transcription, microARNs, facteurs de mycorhization, mycorhizes, arbuscules.

### ABSTRACT

Arbuscular mycorrhizal symbiosis is a mutualistic interaction involving more than 80% of higher plants and soil fungi belonging to Glomeromycota. The exploitation of this symbiosis can contribute to reducing the use of chemical fertilizers in agriculture because it enable many plant species to survive in different marginal lands and overcome the water and phosphorus deficiency. The establishment of this symbiosis results in the formation of mycorrhizas with highly branched fungal structures called arbuscules, seat of nutrient exchanges between the two partners (plant and fungus). The formation and development of the arbuscules require the mediation of specific genes, including transcriptional regulators (transcription factors and microRNA). Three transcription factors (TF), CYCLOPS, NSP1 and NSP2 interact with DELLA proteins like DIP to induce RAM1 transcription factor. These TF like NSP2 are regulated by several microRNA such as miR171h. In addition, auxin indirectly regulates strigolactone production independently of mycorrhization factors (Myc-LCOs). This review summarizes the recent advances in the biological function of transcriptional regulators during the pre-contact, root colonization and fungal arbuscular formation in root cells.

**Keywords:** Transcription factors, mycorrhization factors, microRNAs, mycorrhizae, arbuscules.

## 1. INTRODUCTION

La symbiose mycorhizienne est une relation mutualiste étroite et durable entre les racines des plantes et des champignons du sol [1]. Cette symbiose se retrouve dans quasiment tous les écosystèmes terrestres, et implique des champignons appartenant aux phylums des Ascomycota, Basidiomycota et Gloméromycota et près de 95% des plantes terrestres [2,3]. Elle se caractérise par la formation d'un organe mixte appelé mycorhize, qui est le siège des échanges trophiques entre les deux partenaires : en échange d'une allocation en carbone, le partenaire fongique mets à la disposition de la plante l'eau et les éléments minéraux principalement le phosphore qu'il prélève du sol [1]. Sur la base des aspects anatomiques, les mycorhizes ont été divisées en deux grands types : (i) les ectomycorhizes chez qui les hyphes fongiques entourent les extrémités des racines et se développent entre les cellules épidermiques mais ne pénètrent pas dans la lumière cellulaire, et (ii) les endomycorhizes comprenant les mycorhizes éricoïdes, orchidées et arbusculaires, chez qui le champignon pénètre et se développe à l'intérieur des cellules des racines des plantes [4]. Dans cette revue, nous nous focalisons sur les mycorhizes à arbuscules (MA) qui sont le type le plus répandu (plus de 80% des plantes terrestres) et impliquant des champignons du phylum des Glomeromycota. Les MA diffèrent des autres types de mycorhizes par la formation à l'intérieur des cellules racinaires, entre la paroi et la membrane

cytoplasmique, d'organes fongiques fortement ramifiées appelés arbuscules [5]. Ces arbuscules se différencient à partir des hyphes, et sont le site des échanges entre la plante et le champignon [6,7, 8]. Le mycélium fongique peut également se développer en propagules, telles que les spores et les vésicules [9]. La symbiose mycorhizienne à arbuscules permet à de nombreuses espèces végétales d'améliorer leur croissance, de résister aux stress biotiques et abiotiques et de survivre dans des conditions défavorables [1,4]. Ainsi, il a été démontré que l'inoculation avec des champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) augmente la biomasse des plantes et le rendement en grains de céréales comme le maïs, le riz et le fonio [10,11,12,13]. Des effets positifs de l'inoculation avec des CMA sur des paramètres de croissance et la biomasse ont été également obtenus chez des plantes comme le sésame et le palmier dattier [12,14,15,16]. Par ailleurs, de nombreuses études ont révélé l'amélioration de la croissance de différentes plantes par les CMA en conditions de déficit hydrique [17,18,19], de salinité [20,21,22], ou en présence de métaux lourds [23].

L'exploitation du potentiel de la symbiose mycorhizienne à arbuscules pourrait donc contribuer à réduire l'utilisation des intrants chimiques dans l'agriculture, ce qui confère à cette symbiose une importance économique, sociale et environnementale. Ainsi, des études ont été réalisées pour améliorer notre compréhension des bases moléculaires qui contrôlent l'interaction entre la plante hôte et le champignon mycorhizien à arbuscules [5,24,25]. Ces études ont conduit à la découverte de signaux symbiotiques clés de nature lipo-chitoooligosaccharides (LCO) produits par des champignons [26]. Ces signaux ont été découverts en premier chez les bactéries de type rhizobium en réponse à la sécrétion de flavonoïdes par les légumineuses [27]. Comme pour les symbioses rhizobium/légumineuse, les LCO sont perçus par un récepteur de motif Lysine (LysM). Ils activent une voie de signalisation appelée voie de signalisation symbiotique commune (CSSP, pour Common Symbiotic Signalling Pathway) qui est conservée entre les symbioses fixatrices d'azote et mycorhiziennes à arbuscules [24,28,29]. En aval du CSSP, les facteurs de transcription (FT) et les microARN (miARN ou miR) dirigent le signal pour la mycorhization [26,30]. Cependant, contrairement à la symbiose rhizobium/légumineuse, peu d'informations sont actuellement disponibles sur la régulation transcriptionnelle de la symbiose mycorhizienne à arbuscules [31,32]. Certains FT dont NSP1 et NSP2, appartenant à la famille GRAS et décrits dans les symbioses fixatrices d'azote, sont également impliqués dans la symbiose mycorhizienne à arbuscules [26,33,34]. Récemment, un réseau de FT potentiellement impliqué dans la symbiose mycorhizienne à arbuscules, appartenant à la famille GRAS, incluant RAM1 et RAD1, a été identifié chez certaines espèces végétales [35,36].

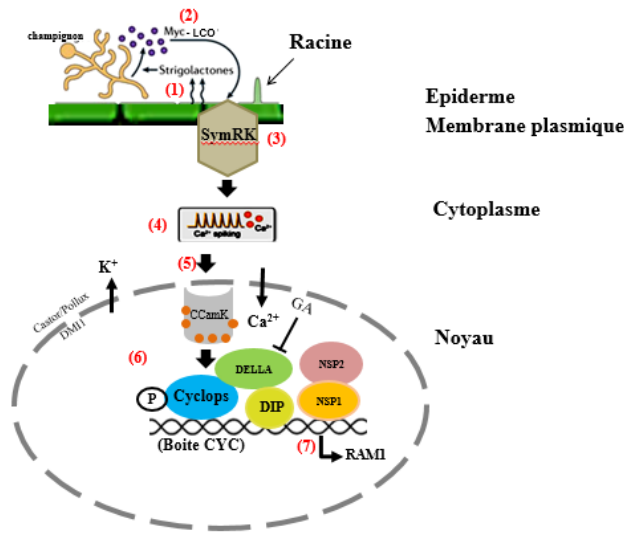
Il est aujourd'hui bien établi que des régulateurs transcriptionnels, notamment les miARN et les FT sont impliqués dans la détermination de la morphologie et des aspects fonctionnels des arbuscules [37,38]. Dans cette revue, nous présentons les mécanismes de régulation transcriptionnelle qui modulent la formation des arbuscules au cours des différents stades de l'établissement de la symbiose mycorhizienne à arbuscules.

### **Etablissement de la symbiose mycorhizienne à arbuscules**

La compréhension des mécanismes moléculaires de reconnaissance entre les CMA et leur plante hôte s'est significativement améliorée grâce à l'étude de légumineuses modèles comme *Medicago truncatula* et *Lotus japonicus*, qui sont aussi capables d'établir des symbioses fixatrices d'azote avec des bactéries *Rhizobium*, à travers la voie de signalisation commune CSSP. Ces progrès ont permis de définir trois étapes distinctes de la mise en place des MA : la perception du signal ou pré-contact, la colonisation racinaire et la formation et le développement des arbuscules [39,40,8,41].

#### **1.1 pré-contact**

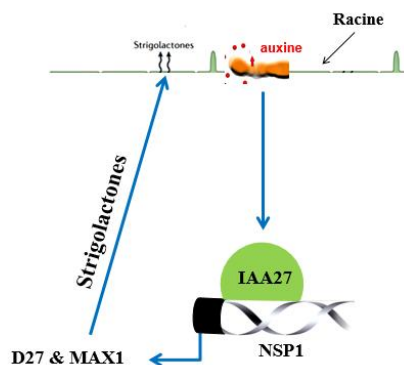
La mise en place de la symbiose mycorhizienne à arbuscules commence par un échange de molécules diffusibles entre les deux partenaires. La plante hôte sécrète des molécules de type strigolactones (SL) [42]. En réponse à ces phytomolécules, le CMA produit des lipo-chitoooligosaccharides (Myc-LCOs) [26] et des molécules supplémentaires activant les premières étapes de la cascade de signalisation chez le partenaire végétal [42,43]. La libération des facteurs MYC active des gènes du CSSP tels que CYCLOPS/IPD3 et CCaMK/DMI3 [24,44]. La production de SL dans les racines est contrôlée par les FT NSP1 (NODULATION SIGNALING PATHWAY1) et NSP2, qui sont nécessaires à l'expression complète de DWARF27 (D27) [45]. En effet, D27 code pour une  $\beta$ -carotène isomérase qui catalyse la première étape de la biosynthèse SL [33,46]. En général, les mutants *nsp1* et *nsp1/nsp2* qui produisent une faible quantité de SL sont très peu colonisés par les CMA [31,33,47,48,49]. Ces données suggèrent que NSP1 et NSP2 joueraient un rôle prépondérant dans la colonisation des racines par les CMA [26]. Il a été révélé que le facteur de transcription NSP2, dont le rôle dans la nodulation est bien connu, interagit avec un autre FT de la famille GRAS dénommé RAM1 (REDUCED ARBUSCULAR MYCORRHIZATION 1) pour induire l'expression de RAM2, qui code pour une glycerol-3-phosphate acyl transférase (GPAT) [50]. Ce dernier est impliqué dans la mise en place de la paroi cellulaire et la formation d'hyphopodium [51]. Par ailleurs, Pimprikar *et al.*, (2106) [52] ont montré que RAM1 est régulé par le complexe CCaMK/CYCLOPS/DELLA. En effet, CYCLOPS se lie directement au promoteur de RAM1. Les protéines DELLA appartenant à la famille GRAS forment un complexe avec DIP1 (DELLA Interacting Protein 1), pour contrôler l'expression de RAM1 [53,54] (Figure 1).



**Figure 1 :** Cascade d'évènements de signalisation des facteurs de transcription agissant sur le facteur de transcription RAM1 : (1) sécrétion des strigolactones dans la rhizosphère, (2) production de facteurs Myc par les champignons, (3) perception du signal par les récepteurs SymRK, (4) oscillations calciques autour du noyau, (5) interprétation des oscillations calciques nucléaires et autophosphorylation de CCaMK, (6) phosphorylation de CYCLOPS et activation du complexe transcriptomique formé de DELLA, DIP, NSP1 et NSP2, (7) activation de l'expression de RAM1. Adaptée à partir de Oldroyd, [24].

Par ailleurs, une étude combinant une microdissection au laser et l'utilisation de puces à ADN chez *Medicago* a permis d'identifier neuf (9) FT dont *MtCbf3* et *MtCbf4* [55]. Ces derniers sont exprimés de manière différentielle par les Myc-LCO. En effet, *MtCbf3* est fortement induit par les Myc-LCO dans les racines mycorhizées, alors que *MtCbf4* est légèrement induit par les mêmes facteurs de mycorhization [56,57]. De plus, des expériences de RT-PCR indiquent que *MtCbf3* et *MtCbf4* sont principalement actifs au stade de pré-contact [56].

Plusieurs phytohormones dont l'auxine, sont impliquées dans la régulation de la symbiose MA [58]. L'auxine est un régulateur majeur du développement racinaire. En tant que composant des complexes de récepteurs d'auxine, les protéines Aux/IAA jouent un rôle majeur dans la voie de signalisation de l'auxine en réprimant l'activité des FT de type ARF. Vingt-cinq (25) gènes AUX/IAA sont exprimés dans les racines mycorhizées [59]. Parmi eux figure IAA27, fortement induit au cours des premiers stades de la mise en place de la symbiose mycorhizienne à arbuscules. L'inhibition de l'expression du gène *IAA27* par une approche ARN interférent (ARNi) entraîne une forte réduction de la colonisation fongique [59]. Afin d'identifier s'il existe un lien entre *IAA27* et *NSP1/NSP2*, une analyse par RT-PCR quantitative a été réalisée à l'aide de racines *IAA27-ARNi* [59,60,61]. Les résultats ont montré une très faible expression de *NSP1* dans les racines mycorhizées de toutes les lignées ARNi, alors que l'expression de *NSP2* et *miR171h* n'était pas affectée. En effet, la réduction de l'expression de *NSP1* pourrait s'expliquer par une faible biosynthèse des SL, MAX1 et D27, lesquels sont régulés par ce FT [33]. Pour déterminer si cette faible expression était simplement due à une diminution de la colonisation fongique, ou à l'inhibition directe de l'expression du gène *IAA27* par ARNi, la même analyse de RT-PCR quantitative a été effectuée sur des plantes non mycorhizées [59,60]. Les résultats ont montré que même en l'absence du champignon, les expressions de *NSP1*, *D27* et *MAX1* sont réduites dans les racines des lignées ARNi-*IAA27* par rapport aux témoins. Ces données suggèrent que le gène *IAA27* contrôle la biosynthèse des strigolactones en régulant l'expression de *NSP1* (Figure 2).



**Figure 2 :** Régulation hormonale de la production de strigolactones.

La protéine IAA27 régule l'expression de NSP1 qui conduit à l'activation des gènes de biosynthèse des strigolactones (MAX1 et D27) indépendamment des facteurs de mycorhization. Adaptée à partir de Oldroyd, [24].

Par ailleurs, les microARN (miR) à travers leur action de régulation de l'expression des FT, sont également impliqués dans la mise en place des MA. Les travaux de Devers et *al.*, (2013) [62] ont révélé que miR171h cible *NSP2* chez *Medicago truncatula*. Lorsque miR171h est surexprimé, la colonisation fongique est réduite, et le phénotype ressemble à celui du mutant *nsp2* [35]. En revanche, cette colonisation s'accroît et s'étend dans la zone d'allongement des racines transformées où le gène *NSP2* est modifié pour être résistant au clivage de miR171h. Ces résultats suggèrent ainsi que la colonisation des racines par les CMA pourrait être limitée par un clivage de *NSP2*.

## 1.2 Colonisation racinaire

Après les échanges moléculaires, le contact physique entre les deux partenaires est établi. Ce contact induit une succession d'événements qui commence par la formation d'un *hyphopodium* sur la surface racinaire et la migration du noyau de la plante vers cette structure [5]. Cette migration est suivie par des mouvements exploratoires du noyau, qui s'éloigne du site de contact de l'*hyphopodium* et traverse la vacuole de la cellule végétale permettant ainsi aux hyphes de former des *appressorium* à la surface de l'épiderme. Ces *appressorium* permettent le développement d'un appareil de pré-pénétration (PPA). Ce dernier guide les hyphes à travers les cellules épidermiques [63]. Le PPA a été découvert initialement dans des cellules épidermiques en contact direct avec des *hyphopodium* fongiques [63]. Il a également été observé au stade de développement des arbuscules [5]. Sur la base des caractéristiques cytologiques, le PPA ressemble beaucoup au cordon de pré-infection observé dans la symbiose nodulaire [63,64]. Dans les deux cas, une cellule corticale complètement différenciée développe une structure trans-vacuolaire qui prédétermine la porte d'entrée du microorganisme [65].

L'un des gènes potentiellement impliqués dans la réorganisation structurelle des cellules colonisées est le gène *VAPYRIN*. Ce dernier est une protéine végétale conservée chez des mono- et dicotylédones. Chez les mutants *vapyrin* de *Medicago* et de *Petunia*, la pénétration racinaire est fréquemment interrompue, la colonisation corticale est rarement effective et aucun arbuscule ou seulement de petites protubérances d'hyphes dans les cellules corticales sont formés [66,67,68]. Ce gène est également impliqué dans la formation du cordon d'infection et la nodulation des racines de *Medicago* [68]. Cependant, sa fonction précise demeure inconnue. D'après Feddermann et Reinhardt, [69], *VAPYRIN* serait probablement impliqué dans la production de structures intracellulaires hébergeant le champignon.

Chez *M. truncatula*, des travaux ont suggéré que *NSP1* et *NSP2* participeraient à la régulation de la synthèse de composés secondaires et à la formation des cellules subcellulaires, des structures qui hébergent le champignon [26,34]. En outre, quinze (15) FT dont *MtCbf1* et *MtCbf2* codant CAAT-box ont été identifiés à la suite d'une exploitation de données d'expression obtenues à partir de racines inoculées (5 à 6 jours après inoculation), présentant des zones avec et sans *appressorium* [55,56]. Cette analyse a également révélé trois (3) FT appartenant à la famille GRAS qui sont aussi induits au cours de la réorganisation cellulaire et de la mise en place du PPA. Ces événements sont suivis par une pénétration et une croissance intra-radiale des hyphes permettant la mise en place de structures fongiques dont l'apparence dans le cortex change et est dominée par des hyphes minces qui se propagent dans l'apoplaste, conduisant à une expansion du site d'entrée [5]. Des études portant sur l'expression spatio-temporelle par RT-PCR en temps réel ont suggéré que les gènes spécifiquement liés à la propagation des hyphes fongiques sont rares [56]. Ce que corrobore les résultats des analyses des données d'expression *in silico*, qui ont révélé l'induction d'un seul FT [55]. Ces résultats confirment l'hypothèse selon laquelle, après une pénétration réussie, la croissance intra-radiale des hyphes est largement indépendante de l'activation de gènes supplémentaires de la plante [55].

## 1.3 Formation et développement des arbuscules

La formation des arbuscules représente l'étape finale et la plus intime de la symbiose MA. Les hyphes fongiques pénètrent les cellules du cortex intérieur et prolifèrent en des structures fortement ramifiées, ce qui augmente la surface de contact avec la racine [5]. Les arbuscules restent entourés d'une membrane d'origine végétale, appelée membrane péri-arbusculaire (PAM), hébergeant des transporteurs spécifiques comme le gène transporteur de phosphate *MtPt4* [70] ou les transporteurs ABC (*MtStr1* et *MtStr2*) [71]. Étant donné que les arbuscules sont les unités fonctionnelles permettant le transfert bidirectionnel de nutriments entre les partenaires symbiotiques, une grande partie des changements transcriptionnels observés dans les racines mycorhizées se rapportent à la formation de ces structures. Une analyse comparative des gènes exprimés dans les cellules corticales colonisées et non colonisées de *M. truncatula* montre que les gènes impliqués dans le transport et le métabolisme tels que *Pt4*, *SCP*, *SbtM1*, *Cel1*, *STR1* et *STR2*, sont fortement représentés [48,71,72,73,74,75]. En dehors des transporteurs, des gènes impliqués dans la transduction du signal spécifique à la formation des arbuscules et la régulation transcriptionnelle ont été identifiés [76]. Parmi eux figure le FT *MtMyb1* dont l'expression est spécifique des cellules contenant les arbuscules [73]. La formation des arbuscules conduit à des transcriptions préférentielle ou spécifique de gènes dans les arbuscules, alors que l'activité des gènes en grande partie ne change pas sur l'ensemble de la racine. Des analyses transcriptomiques ont confirmé ce modèle d'expression génique pour la plupart des grands groupes de FT [55,56,76]. Ainsi, l'inhibition de l'expression du FT *ERF1* par la stratégie amiR (The amidase regulatory gene) entraîne le

développement d'arbuscules rabougris [62]. Ce qui suggère que ce FT pourrait réguler les gènes permettant juste une ramification normale des arbuscules. Il en est de même pour les gènes DELLA (*Mtdella1* et *Mtdella2*) chez *M. truncatula* et le gène *ATA* (ATYPICAL ARBUSCULE) chez *Petunia hybrida* et son orthologue, *RAM1* (REQUIRED FOR ARBUSCULAR MYCORRHIZA1) nécessaires à la ramification mais dont la suppression de l'expression entraîne une formation aberrante d'arbuscules [77,78].

Par ailleurs, la mutation de *RAD1* (REQUIRED FOR ARBUSCULE DEVELOPMENT1) chez *L. japonicus* induit une réduction de la taille et du nombre d'arbuscules suggérant le rôle de ce FT dans le développement des arbuscules et la sénescence [36].

## 1.4 Synthèse sur les régulateurs du développement arbusculaire

Les FT régulent la formation des structures fongiques au cours de la mise en place de la symbiose mycorhizienne à arbuscules. Plusieurs approches génétiques ont été développées pour déterminer la fonction de ces protéines. Ces approches sont basées essentiellement sur des analyses ciblées ou de type RNA-Seq comparant les transcriptomes de lignées mutantes, surexprimeurs et sauvages. La majorité des FT présentés dans le Tableau 1, ont des homologues avec des gènes de développement racinaire et/ou des symbioses fixatrices d'azote. Ces homologues ont été identifiés suite à la caractérisation de mutants de phénotypes *myc*- ou par l'étude de microARNs (miARNs) qui les régulent. La plupart des FT sont induits par des facteurs Myc ou par un signal hormonal (auxine). A ce jour, très peu de microARNs sont connus pour être impliqués dans la symbiose MA.

**Tableau 1** : Rôles de quelques facteurs de transcription clés dans les différents stades de la mise en place de la symbiose mycorhizienne à arbuscules.

Facteurs de transcription	Familles	Pré-contact	Colonisation racinaire	Formation et développement des arbuscules	Références
<b>NSP1/NSP2</b>	GRAS	Biosynthèse des strigolactones	-Synthèse de composés secondaires -Formation des structures hébergeant le champignon		[26] [34] [48] [49] [79]
<b>RAM1</b>	GRAS		Formation de l'hyphopodium	Ramification des arbuscules	[52] [80]
<b>DIP1</b>	GRAS		Formation de l'hyphopodium		[53] [54]
<b>ERF1</b>	ERF			Ramification des arbuscules	[62]
<b>CYCLOPS</b>	NOVEL	Biosynthèse des strigolactones	Formation de l'hyphopodium	Ramification des arbuscules	[52]
<b>RAD1</b>	GRAS			Ramification et régulation du nombre d'arbuscules	[35] [36]
<b>DELLA</b>	GRAS			Ramification des arbuscules	[52] [77]
<b>Cbf</b>	NF-Y	Biosynthèse strigolactones	Formation de l'appressorium		[55] [56]

## 2. CONCLUSION

L'évolution de la biologie moléculaire a permis de caractériser plusieurs génomes à travers l'identification de gènes en particulier des régulateurs transcriptionnels associés à la mise en place de la symbiose mycorhizienne à arbuscules. Les analyses fonctionnelles indiquent que la plupart des FT actuellement identifiés sont homologues à ceux des symbioses fixatrices d'azote. Des données d'expression ont révélé de nombreux FT. Cependant, la fonction de la plupart des FT spécifiques à la formation des arbuscules demeurent inconnus. Ces limites pourraient être levées par le séquençage massif d'autres espèces végétales symbiotiques et non symbiotiques, et l'utilisation de nouvelles approches de génomique fonctionnelle comme le « genome editing » pour mieux comprendre les bases moléculaires de la mise en place de la symbiose mycorhizienne à arbuscules.

Ces approches contribueraient à l'identification des voies de signalisation de la symbiose MA, et fourniraient des gènes candidats ou marqueurs pour évaluer la diversité et les fonctions des communautés fongiques dans la rhizosphère et pour intégrer de nouveaux procédés de production (inoculation fongique) dans les systèmes agricoles actuels.

**Conflit d'intérêts :** Les auteurs déclarent qu'il n'y a aucun conflit d'intérêts et que l'ordre a été fait à l'unanimité.

**Contributions des auteurs :** Tous les auteurs ont contribué à la conception, à la rédaction et à la correction de ce document.

**Remerciements :** Les auteurs remercient les reviewers anonymes.

### 3. REFERENCES

- Smith SE, Read DJ. Mycorrhizal Symbiosis. *Academic Press*; 2010. 815 p.
- Schüßler A, Schwarzott D, Walker C. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological research*. 2001;105(12):1413-21.
- Read DJ, Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance? *New phytologist*. 2003;157(3):475-92.
- Bonfante P, Genre A. Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature communications*. 2010;1(1):1-11.
- Genre A, Chabaud M, Faccio A, Barker DG, Bonfante P. Prepenetration Apparatus Assembly Precedes and Predicts the Colonization Patterns of Arbuscular Mycorrhizal Fungi within the Root Cortex of Both *Medicago truncatula* and *Daucus carota*. *The Plant Cell*. 1 mai 2008;20(5):1407-20.
- Bonfante P, Perotto S. Tansley Review No. 82. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants. *New Phytologist*. 1995;130(1):3-21.
- Smith SE, Smith FA. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual review of plant biology*. 2011;62:227-50.
- Choi J, Summers W, Paszkowski U. Mechanisms underlying establishment of arbuscular mycorrhizal symbioses. *Annual Review of Phytopathology*. 2018;56:135-60.
- Brundrett M. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological reviews*. 2004;79(3):473-95.
- Cozzolino V, Di Meo V, Piccolo A. Impact of arbuscular mycorrhizal fungi applications on maize production and soil phosphorus availability. *Journal of Geochemical Exploration*. 1 juin 2013;129:40-4.
- Diedhiou AG, Mbaye FK, Mbodj D, Faye MN, Pignoly S, Ndoye I, et al. Field trials reveal ecotype-specific responses to mycorrhizal inoculation in rice. *PLoS One*. 2016;11(12):e0167014.
- Ndoye F, Diedhiou AG, Gueye M, Fall D, Barnaud A, Sy MO, et al. Réponse du fonio blanc (*Digitaria exilis* Stapf) à l'inoculation avec des champignons mycorrhiziens à arbuscules en conditions semi-contrôlées. *Journal of Applied Biosciences*. 2016;103:9784-99.
- Assogba S, Adjovi N, Agbodjato N, SINA H, Adjahoun A, Baba-Moussa L. Evaluation of the Mixed Effects of Some Indigenous Strains of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on the Growth of Maize Seedlings Under Greenhouse Conditions. *European Scientific Journal*. 31 janv 2020;16:275-94.
- El Kinany S, El Hilali R, Achbani EH, Haggoud A, Bouamri R. Enhancement of Date Palm Growth Through the Use of Organic Fertilizer and Microbial Agents. *J Soil Sci Plant Nutr* [Internet]. 3 janv 2022 [cité 14 janv 2022]; Disponible sur: <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00746-z>
- Haro H, Sanon KB. Réponse du sésame (*Sesamum indicum* L.) à l'inoculation mycorrhizienne avec des souches des champignons mycorrhiziens arbusculaires indigènes du Burkina Faso. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*. 11 mai 2020;14(2):417-23.
- Dangue A, Sarr B, Ndiaye M, Arama M, Ndiaye F, Diallo A, et al. EFFECT OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI ON SESAME PRODUCTIVITY UNDER SALINITY CONDITIONS. 6 déc 2020;
- Celebi SZ, Demir S, Celebi R, Durak ED, Yilmaz IH. The effect of Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) applications on the silage maize (*Zea mays* L.) yield in different irrigation regimes. *European Journal of Soil Biology*. 1 sept 2010;46(5):302-5.
- Bárcana G, Aroca R, Bienert GP, Chaumont F, Ruiz-Lozano JM. New Insights into the Regulation of Aquaporins by the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in Maize Plants Under Drought Stress and Possible Implications for Plant Performance. *MPMI*. avr 2014;27(4):349-63.
- Quiroga G, Erice G, Aroca R, Chaumont F, Ruiz-Lozano JM. Enhanced Drought Stress Tolerance by the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in a Drought-Sensitive Maize Cultivar Is Related to a Broader and Differential Regulation of Host Plant Aquaporins than in a Drought-Tolerant Cultivar. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1056.
- Liu S, Guo X, Feng G, Maimaitiaili B, Fan J, He X. Indigenous arbuscular mycorrhizal fungi can alleviate salt stress and promote growth of cotton and maize in saline fields. *Plant Soil*. 1 janv 2016;398(1):195-206.
- Xu H, Lu Y, Tong S. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of maize seedlings under salt stress. *Emirates Journal of Food and Agriculture*. 2018;199-204.
- Manga A, Ndiaye F, Diop TA. Le champignon arbusculaire *Glomus aggregatum* améliore la nutrition minérale de *Acacia seyal* soumis au stress salin progressif. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*. 2017;11(5):2352-65.
- Hao L, Zhang Z, Hao B, Diao F, Zhang J, Bao Z, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi alter microbiome structure of rhizosphere soil to enhance maize tolerance to La. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2021;212:111996.
- Oldroyd GED. Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nat Rev Microbiol*. avr 2013;11(4):252-63.
- Genre A, Russo G. Does a common pathway transduce symbiotic signals in plant–microbe interactions? *Frontiers in plant science*. 2016;7:96.
- Maillet F, Poinot V, André O, Puech-Pagès V, Haouy A, Gueunier M, et al. Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature*. janv 2011;469(7328):58-63.
- Tohge T, de Souza LP, Fernie AR. Current understanding of the pathways of flavonoid biosynthesis in model and crop plants. *Journal of Experimental Botany*. 9 sept 2017;68(15):4013-28.
- Gutjahr C, Parniske M. Cell and Developmental Biology of Arbuscular Mycorrhiza Symbiosis. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 2013;29(1):593-617.
- Schmitz AM, Harrison MJ. Signaling events during initiation of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2014;56(3):250-61.
- Gough C, Cullimore J. Lipo-chitooligosaccharide signaling in endosymbiotic plant-microbe interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2011;24(8):867-78.
- Gomez-Roldan V, Fervas S, Brewer PB, Puech-Pagès V, Dun EA, Pillot J-P, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*. 2008;455(7210):189-94.
- Beveridge CA, Kyojuka J. New genes in the strigolactone-related shoot branching pathway. *Current opinion in plant biology*. 2010;13(1):34-9.
- Liu W, Kohlen W, Lillo A, Op den Camp R, Ivanov S, Hartog M, et al. Strigolactone biosynthesis in *Medicago truncatula* and rice requires the symbiotic GRAS-type transcription factors NSP1 and NSP2. *The Plant Cell*. 2011;23(10):3853-65.
- Delaux P-M, Bécard G, Combier J-P. NSP 1 is a component of the Myc signaling pathway. *New Phytologist*. 2013;199(1):59-65.
- Lauressergues D, Delaux P-M, Formey D, Lelandais-Brière C, Fort S, Cottaz S, et al. The microRNA miR171h modulates arbuscular mycorrhizal colonization of *Medicago truncatula* by targeting NSP2. *The Plant Journal*. 2012;72(3):512-22.
- Xue L, Cui H, Buer B, Vijayakumar V, Delaux P-M, Junkermann S, et al. Network of GRAS Transcription Factors Involved in the Control of Arbuscule Development in *Lotus japonicus*. *Plant Physiology*. 1 mars 2015;167(3):854-71.
- Couzigou J-M, Lauressergues D, André O, Gutjahr C, Guillotin B, Bécard G, et al. Positive Gene Regulation by a Natural Protective miRNA Enables Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Cell Host & Microbe*. 11 janv 2017;21(1):106-12.

38. Ho-Plágaro T, Molinero-Rosales N, Fariña Flores D, Villena Díaz M, García-Garrido JM. Identification and Expression Analysis of GRAS Transcription Factor Genes Involved in the Control of Arbuscular Mycorrhizal Development in Tomato. *Frontiers in Plant Science* [Internet]. 2019 [cité 5 févr 2022];10. Disponible sur: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2019.00268>
39. Kamel L, Keller-Pearson M, Roux C, Ané J-M. Biology and evolution of arbuscular mycorrhizal symbiosis in the light of genomics. *New Phytologist*. 2017;213(2):531-6.
40. Luginbuehl LH, Oldroyd GE. Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants. *Current Biology*. 2017;27(17):R952-63.
41. Mboj D, Effa-Effa B, Kane A, Manneh B, Gantet P, Laplace L, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice: Establishment, environmental control and impact on plant growth and resistance to abiotic stresses. *Rhizosphere*. 1 déc 2018;8:12-26.
42. Akiyama K, Ogasawara S, Ito S, Hayashi H. Structural Requirements of Strigolactones for Hyphal Branching in AM Fungi. *Plant and Cell Physiology*. 1 juill 2010;51(7):1104-17.
43. Kosuta S, Chabaud M, Lougnon G, Gough C, Dénarié J, Barker DG, et al. A diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi induces symbiosis-specific MtENOD11 expression in roots of *Medicago truncatula*. *Plant physiology*. 2003;131(3):952-62.
44. Kistner C, Parniske M. Evolution of signal transduction in intracellular symbiosis. *Trends in plant science*. 2002;7(11):511-8.
45. Guillotin B. Spatiotemporal regulation of the arbuscular mycorrhiza symbiosis establishment [Internet] [phdthesis]. Université Paul Sabatier - Toulouse III; 2016 [cité 5 févr 2022]. Disponible sur: <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01578125>
46. Alder A, Jamil M, Marzorati M, Bruno M, Vermathen M, Bigler P, et al. The path from  $\beta$ -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone. *Science*. 2012;335(6074):1348-51.
47. Koltai H. Strigolactones are regulators of root development. *New Phytologist*. 2011;190(3):545-9.
48. Gutjahr C, Radovanovic D, Geoffroy J, Zhang Q, Siegler H, Chiappello M, et al. The half-size ABC transporters STR1 and STR2 are indispensable for mycorrhizal arbuscule formation in rice. *The Plant Journal*. 2012;69(5):906-20.
49. Kretschmar T, Kohlen W, Sasse J, Borghi L, Schlegel M, Bachelier JB, et al. A petunia ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signalling and branching. *Nature*. 2012;483(7389):341-4.
50. Wang E, Schornack S, Marsh JF, Gobbato E, Schwessinger B, Eastmond P, et al. A common signaling process that promotes mycorrhizal and oomycete colonization of plants. *Current Biology*. 2012;22(23):2242-6.
51. Gobbato E, Wang E, Higgins G, Bano SA, Henry C, Schultze M, et al. RAM1 and RAM2 function and expression during arbuscular mycorrhizal symbiosis and Aphanomyces euteiches colonization. *Plant signaling & behavior*. 2013;8(10):e26049.
52. Pimpririk P, Carbonnel S, Paries M, Katzer K, Klingl V, Bohmer MJ, et al. A CCaMK-CYCLOPS-DELLA complex activates transcription of RAM1 to regulate arbuscule branching. *Current Biology*. 2016;26(8):987-98.
53. Yu N, Luo D, Zhang X, Liu J, Wang W, Jin Y, et al. A DELLA protein complex controls the arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants. *Cell research*. 2014;24(1):130-3.
54. Gobbato E. Recent developments in arbuscular mycorrhizal signaling. *Current Opinion in Plant Biology*. 2015;26:1-7.
55. Hogeckamp C, Küster H. A roadmap of cell-type specific gene expression during sequential stages of the arbuscular mycorrhiza symbiosis. *BMC Genomics*. 7 mai 2013;14(1):306.
56. Hogeckamp C, Arndt D, Pereira PA, Becker JD, Hohnjec N, Küster H. Laser Microdissection Unravels Cell-Type-Specific Transcription in Arbuscular Mycorrhizal Roots, Including CAAT-Box Transcription Factor Gene Expression Correlating with Fungal Contact and Spread. *Plant Physiology*. 1 déc 2011;157(4):2023-43.
57. Czaja LF, Hogeckamp C, Lamm P, Maillet F, Martinez EA, Samain E, et al. Transcriptional responses toward diffusible signals from symbiotic microbes reveal MtNFP-and MtDMI3-dependent reprogramming of host gene expression by arbuscular mycorrhizal fungal lipochitooligosaccharides. *Plant Physiology*. 2012;159(4):1671-85.
58. Foo E, Ross JJ, Jones WT, Reid JB. Plant hormones in arbuscular mycorrhizal symbioses: an emerging role for gibberellins. *Annals of Botany*. 1 mai 2013;111(5):769-79.
59. Etemadi M, Gutjahr C, Couzigou J-M, Zouine M, Laressergues D, Timmers A, et al. Auxin perception is required for arbuscule development in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiology*. 2014;166(1):281-92.
60. Bassa C, Mila I, Bouzayen M, Audran-Delalande C. Phenotypes associated with down-regulation of SI-IAA27 support functional diversity among Aux/IAA family members in tomato. *Plant and Cell Physiology*. 2012;53(9):1583-95.
61. Bassa C, Etemadi M, Combiér J-P, Bouzayen M, Audran-Delalande C. SI-IAA27 gene expression is induced during arbuscular mycorrhizal symbiosis in tomato and in *Medicago truncatula*. *Plant signaling & behavior*. 2013;8(10):e25637.
62. Devers EA, Tepley J, Reinert A, Gaude N, Krajinski F. An endogenous artificial microRNA system for unraveling the function of root endosymbioses related genes in *Medicago truncatula*. *BMC Plant Biology*. 2013;13(1):1-10.
63. Genre A, Chabaud M, Timmers T, Bonfante P, Barker DG. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Elicit a Novel Intracellular Apparatus in *Medicago truncatula* Root Epidermal Cells before Infection[W]. *The Plant Cell*. 1 déc 2005;17(12):3489-99.
64. Fournier J, Timmers AC, Sieberer BJ, Jauneau A, Chabaud M, Barker DG. Mechanism of infection thread elongation in root hairs of *Medicago truncatula* and dynamic interplay with associated rhizobial colonization. *Plant physiology*. 2008;148(4):1985-95.
65. Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*. 2008;6(10):763-75.
66. Reddy DMR S, Schorderet M, Feller U, Reinhardt D. A petunia mutant affected in intracellular accommodation and morphogenesis of arbuscular mycorrhizal fungi. *The Plant Journal*. 2007;51(5):739-50.
67. Pumplin N, Mondo SJ, Topp S, Starker CG, Gantt JS, Harrison MJ. *Medicago truncatula* Vapyrin is a novel protein required for arbuscular mycorrhizal symbiosis. *The Plant Journal*. 2010;61(3):482-94.
68. Murray JD, Muni RRD, Torres-Jerez I, Tang Y, Allen S, Andriankaja M, et al. Vapyrin, a gene essential for intracellular progression of arbuscular mycorrhizal symbiosis, is also essential for infection by rhizobia in the nodule symbiosis of *Medicago truncatula*. *The Plant Journal*. 2011;65(2):244-52.
69. Feddermann N, Reinhardt D. Conserved residues in the ankyrin domain of VAPYRIN indicate potential protein-protein interaction surfaces. *Plant signaling & behavior*. 2011;6(5):680-4.
70. Pumplin N, Harrison MJ. Live-cell imaging reveals periarbuscular membrane domains and organelle location in *Medicago truncatula* roots during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant physiology*. 2009;151(2):809-19.
71. Zhang Q, Blaylock LA, Harrison MJ. Two *Medicago truncatula* Half-ABC Transporters Are Essential for Arbuscule Development in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *The Plant Cell*. 1 mai 2010;22(5):1483-97.
72. Harrison MJ, Dewbre GR, Liu J. A Phosphate Transporter from *Medicago truncatula* Involved in the Acquisition of Phosphate Released by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *The Plant Cell*. 1 oct 2002;14(10):2413-29.
73. Liu A, Hamel C, Elmi A, Zhang T, Smith D. Reduction of the available phosphorus pool in field soils growing maize genotypes with extensive mycorrhizal development. *Can J Plant Sci*. 1 oct 2003;83(4):737-44.
74. Javot H, Pumplin N, Harrison MJ. Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant, Cell & Environment*. 2007;30(3):310-22.
75. Rech SS, Heidt S, Requena N. A tandem Kunitz protease inhibitor (KPI106)–serine carboxypeptidase (SCP1) controls mycorrhiza establishment and arbuscule development in *Medicago truncatula*. *The Plant Journal*. 2013;75(5):711-25.
76. Gaude N, Bortfeld S, Duensing N, Lohse M, Krajinski F. Arbuscule-containing and non-colonized cortical cells of mycorrhizal roots undergo extensive and specific reprogramming during arbuscular mycorrhizal development. *The Plant Journal*. 2012;69(3):510-28.
77. Floss DS, Levy JG, Lévesque-Tremblay V, Pumplin N, Harrison MJ. DELLA proteins regulate arbuscule formation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *PNAS*. 17 déc 2013;110(51):E5025-34.

78. Rich MK, Schorderet M, Reinhardt D. The role of the cell wall compartment in mutualistic symbioses of plants. *Frontiers in Plant Science* [Internet]. 2014 [cité 22 févr 2022];5. Disponible sur: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2014.00238>
79. Gutjahr C. Phytohormone signaling in arbuscular mycorrhiza development. *Current Opinion in Plant Biology*. 1 août 2014;20:26-34.
80. Gobbato E, Marsh JF, Vernié T, Wang E, Maillet F, Kim J, et al. A GRAS-type transcription factor with a specific function in mycorrhizal signaling. *Current Biology*. 2012;22(23):2236-41.



**Cite this article:** Issa DIEDHIOU, Abdala G. DIEDHIOU, Aboubacry KANE, et Diaga DIOUF. MODULATION TRANSCRIPTIONNELLE DE LA FORMATION ET DU DEVELOPPEMENT DES MYCORHIZES A ARBUSCULES. *Am. J. innov. res. appl. sci.* 2022; 14(3): 109-116.

This is an Open Access article distributed in accordance with the Creative Commons Attribution Non-Commercial (CC BY-NC 4.0) license, which permits others to distribute, remix, adapt, build upon this work non-commercially, and license their derivative works on different terms, provided the original work is properly cited and the use is non-commercial. See: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>