



République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche
Scientifique



UNIVERSITE ABOU BAKR BELKAID-TLEMEN-

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie et Sciences de la Terre et de l'Univers

Département :Biologie

Mémoire réalisé en vue de l'obtention
du diplôme de Master Microbiologie Fondamentale

*Interaction Rhizobioum legumineuse et
notion de lutte biologique.*

Présenté par : BENACHOUR Ilham

Soutenu le 28 / 09/ 2022 devant le jury composé de :

<i>Lakhal Abdelhafid</i>	Encadreur	M. de conférence	Université Tlemcen
<i>Azzi Rachid</i>	Président	Professeur	Université Tlemcen
<i>Tefiani Choukri</i>	Examineur	M. de conférence	Université Tlemcen

Année universitaire 2021 /2022

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

Remercîments

Nous tenons à remercier tout d'abord Dieu le tout puissant d'accomplir ce travail.

J'adresse mes remerciements à mon enseignant Monsieur **Lakhal Abdelhafid** maître de conférences à l'université de Tlemcen promoteur du dit mémoire pour avoir accepté de superviser ce travail. Il a bien voulu diriger le travail et pour tous ses conseils fructueux et ses encouragements.

Nos vifs remerciements vont également aux membres du jury Monsieur **Azzi Rachid** maître de conférences à l'université de Tlemcen et Monsieur **Tefiani Choukri** maître de conférences à l'université de Tlemcen, pour l'intérêt qu'ils ont porté à notre recherche en acceptant d'examiner notre travail et de l'enrichir par leurs propositions.

Dédicace

Je tiens c'est avec grande plaisir que je dédie ce modeste travail :
A ma très chère mère **HOUARI Yamina**, qui me donne toujours l'espoir
de vivre et qui n'a jamais cessé de prier pour moi.

A mon très cher père **Benaïssa**, pour ses encouragements, son soutien,
surtout pour son amour et son sacrifice afin que rien
n'entrave le déroulement de mes études.

A mon frère **Achraf** et **Mes sœur**,

A toute ma famille

Et a toute mes amies,

Et surtout : **Manel, Khalida, Wafae** qui m'aide et compulse
modeste travail

Merci !



Merci

Sommaire

Introduction	01
Classification de légumineuse	02
Fixation biologique de l'azote (SNF) :	02
Généralités et Taxonomie de <i>Rhizobium</i>	03
Caractères <i>Rhizobium</i>	05
- Caractères morphologiques	05
- Caractérisation biochimique	06
- Caractéristique physiologique	06
Données moléculaires	06
Les nodules et zones de nodule	07
La spécificité	09
Les genes nif	11
Les interactions moléculaires	12
- Facteur nod	13
Différenciation en bacteroïdes	16
- Peptides NCR et Peptides CEP	17
Exopolysaccharides	18
Signalisation immunitaire	19
- Systèmes de sécrétion	20
Facteurs transcription et Autorégulation de la nodulation	22
Phytohormones	23
Le quorum sensing	25
Les espèces réactives de l'oxygène	25
Le système toxine-antitoxine (TA)	25
Inhibition des agents pathogènes par <i>Rhizobium</i>	26
- Sidophores et antibiotiques	26
- Les métabolites	27
- Résistance systémique induite	28
Références bibliographiques	31

Liste des Figures

Figure 1 : Modèle simplifié de la fixation symbiotique de l'azote dans les légumineuses par les <i>Rhizobium</i>	3
Figure 2 : Arbre phylogénétique simplifié des Rhizobactéries basé sur ADN _r 16S	5
Figure 3 : Diagramme de développement d'un nodule indéterminé	8
Figure 4 : Mécanisme de surveillance moléculaire en plusieurs étapes dans la symbiose <i>Rhizobium</i> -légumineuse	13
Figure 5 : Infection bactérienne et formation du primordium nodositaire	16
Figure 6 : Activation du NoD par les flavonoïdes végétaux, participe à la suppression de la réponse de défense de la plante	19
Figure 7 : Des cascades contrastées pour les mécanismes Nod et T3SS	21

Liste des Tableaux

Tableau 1. Préférence d'hôtes de légumineuses pour des espèces spécifiques de <i>Rhizobium</i>	9-10
Tableau 2 : Une liste des gènes nod, nif et fix Rhizobiens les plus courants	14
Tableau 3 : Réponses de type ISR induites par inoculation de rhizobium sur légumineuse	29-30

Liste d'abréviation

ARNt : d'ARN de transfert

SNF : Fixation symbiotique de l'azote

NOD : Facteurs de nodulation

NF : Facteurs de nodulation

NFR: récepteur du factor Nod

CSSP : symbiose commune voie de signalisation

ITs : Infection Thread

M+DMI1 : Does not make infection 1

CCaMK : la protéine kinase calcium et calmoduline-dépendante (CCaMK)

NCR : Nodule riche en cystéine

CEP : Le peptide codé en -C-terminal

NCR : Nodule riche en cystéine **CLE** : Embryo-surrounding région

CLE : Embryo-surrounding région

EPS : Exopolysaccharides

KPS : Le polysaccharide de l'antigène K

PTI : Immunité déclenchée par PTI MAMP/PAMP

ETI : Immunité déclenchée par les effecteurs

PAMP : Modèle moléculaire associé aux microbes et aux pathogènes

T3SS : système de sécrétion de type 3

MAPK : kinases activées par les mitogènes végétaux

R : Protéines de résistance des plantes

PR : Pathogenesis-Related

NSP : Nodulation SignalingPathway

NIN : la protéine Nodule Inception.

GRAS : Peressor of Gal, et Scarecrow

ERN : l'éthylène requis pour la nodulation1

NPL : Non-performing loans

RPG : Role playing Game

NAD : Abréviation de nicotinamide adénine dinucléotides

ROS : d'espèces réactives de l'oxygène

NF- γ : facteur nucléaire γ

AHL : N-acylhomosérine lactone

CK : cytokinines

CKX3 : oxydase/déshydrogénase

ACC : désaminase :1-aminocyclopropane-1-carboxylate désaminase

IAA : Acide indole acétique

QS : Le quorum sensing

SL : Les strigolactones

TA : toxine-antitoxine

PGPR : Promotion indirecte de la croissance des

HCN : Le cyanure d'hydrogène

ISR : Résistance systémique induite

Introduction

Les plantes ont développé diverses stratégies pour acquérir de l'azote afin de s'adapter à un environnement nutritif (Oldroyd and Leyser, 2020)

En produisant des composés facilitant l'absorption des nutriments les *Rhizobiums* améliorant la fertilité des sols et augmentant la biomasse des cultures, (Tzec-Gamboa et al., 2020) . La symbiose racine-nodule est spécifique à l'espèce et de nombreuses plantes ne forment une symbiose efficace qu'avec une gamme étroite de *Rhizobiums* (Remigi et al., 2016). Les *Rhizobium* pénètrent dans les systèmes racinaires par les fissures naturelles entre les cellules épidermiques (Rae et al., 2021). La formation et le fonctionnement de la symbiose légumineuse-*Rhizobium* est un processus complexe (Stambulska et al., 2018) . La rhizodéposition de composés flavonoïdes à partir de téguments de légumineuses ou d'exsudats racinaires induit la synthèse de protéines NodD qui activent la transcription de gènes nécessaires à la production de facteurs Nodlipochitooligosaccharidiques (Chen et al., 2017).

Les facteurs de transcription symbiotiques déclenchent l'infection par les *Rhizobiums* à travers l'épiderme des racines et coordonnent la formation des nodules à travers les cellules corticales des racines. Ces facteurs tels que la protéine Nodule Inception (NIN), régule à son tour l'expression de gènes qui favorisent la nodulation et l'organogénèse (Quilbé and Arrighi., 2021)

Des souches de *Rhizobium* améliorent l'absorption de minéraux et réduisent les effets toxiques des métaux, favorisant la croissance et le développement des plantes (Karthik et al., 2017)

La compréhension des mécanismes moléculaires qui régissent les interactions légumineuses-*Rhizobiums* est l'objectif de ce review .

Classification de légumineuse

Les plantes dépendent de nutriments biodisponibles tels que le phosphore, l'azote et le soufre, qui limitent la croissance des plantes (Bundrett., 2002) , elles restent immobiles et doivent attendre que des bactéries symbiotiques entrent en contact avec les racines de leur rhizosphère (Ferguson et al ., 2010). Nombreuses légumineuses sont une source de protéines et d'huiles végétales: le haricot (*Phaseolus vulgaris*), le soja (*Glycine max*), le pois (*Pisumsativum*), le pois chiche (*Cicer arietinum*), la fève (*Vicia faba*), et autres (Selami ., 2015) , elles sont classées au deuxième rang des groupes de cultures après les céréales(Stagnari et al ., 2017) . avec plus de 19 500 espèces réparties sur plus de 770 genres (LPWG ., 2017).

Les légumineuse sont divisées en : Caesalpinioideae, Cercidoideae, Detarioideae, Dialioideae, Duparquetioideae et Papilioideae (Azani et al ., 2017) .proposées sur la base de la séquence du gène .matK (Qiao et al ., 2016) .

Fixation biologique de l'azote (SNF) :

La fixation biologique de l'azote représente environ 50 % de l'azote biodisponible sur terre (Herridge et al ., 2008) , importante pour l'agriculture durable et pour la protection des écosystèmes sensibles contre le lessivage des engrais (Fowler et al ., 2013) . La fixation biologique de l'azote conserve un niveau de fertilité d'azote adéquat pour assurer la productivité de l'agrosystème (Dwivedi et al ., 2015) (Voir fig 1).

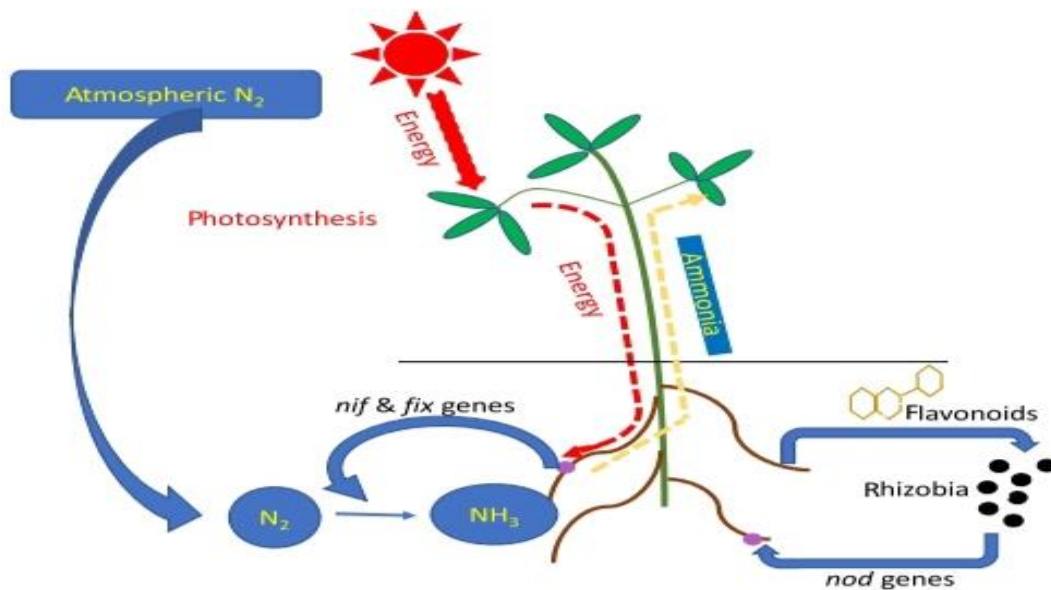


Figure 1 : Modèle simplifié de la fixation symbiotique de l'azote dans les légumineuses par les *Rhizobiums*. (Lindstrom and Mousavi., 2020)

Généralités et Taxonomie de *Rhizobium*

Les *Rhizobiums* fixent l'azote atmosphérique et le réduisent en ammonium (NH₄⁺), qui est converti en acides aminés, protéines et autres composés essentiels à la croissance des plantes (L'Taief et al., 2007). 88 % des légumineuses forment des relations symbiotiques avec des bactéries induisant la formation des nodules sur les racines ou occasionnellement sur les tiges des légumineuses hôtes, où elles fixent l'azote atmosphérique (N₂) (Lajudie and Yang., 2016). Les *Rhizobiums* peuvent agir comme biofertilisants, améliorant la fertilité des sols et augmentant la biomasse des cultures tout en produisant des composés qui facilitent une meilleure absorption des nutriments (Oufdou et al., 2016). Les espèces de *Rhizobium* vivant dans les régions arides et semi-arides sont capables de résister aux différentes conditions de stress qui existent dans ces régions (Sakrouhi., 2017). L'efficacité symbiotique se manifeste sur la croissance de la plante, le nombre de nodules et la fixation de l'azote (Abdi et al., 2017).

La première classification des *Rhizobiums* était basée sur des expériences d'inoculation croisée entre les *Rhizobiums* et leurs plantes hôtes (Vincent ., 1970). Des méthodes comparatives ont été introduites pour améliorer la classification à savoir l'hybridation ARN/ADN, les méthodes sérologiques, et l'analyse des plasmides (Zakhia et al., 2004).

La plupart des *Rhizobiums* décrits appartiennent aux genres Alpha-Proteobacteria, *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium* et *Ensifer*, mais appartiennent également aux genres Beta - Proteobacteria, *Burkholderia* et *Cupriavidus* (Berrada and Fikri-Benbrahim .,2014) . L'ARNr16S est utilisé pour la phylogénie et les études taxonomiques (Vetrovsky and Baldrain., 2013). l'électrophorèse et la (PCR), et les séquençages des gènes peuvent distinguer les membres apparentés des espèces au niveau de la souche sur la base de différents modèles de caractères génétiques(Baginsky et al ., 2015 ; Boakye et al ., 2016), Les espèces des *Rhizobiums* se divisent en deux groupes :*Rhizobiums* classique appartenant aux genres *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, et *Ensifer*(*Sinorhizobium*). nouveaux *Aminobacter*, *Devosia*, *Methylobacterium*, *Microvirga*, *Ochrobactrum*, *Phylobacterium*, *Shinella* (Alpha-Proteobacteria), *Burkholderia* et *Cupriavidus* (Beta-Proteobacteria) (Peix et al ., 2015). (Voir Fig. 2)

l'identité nucléotidique moyenne du génome entier (ANI) entre les séquences génomiques des souches est une approche primaire dans la taxonomie des *Rhizobium* (Lajudie et al. 2019) .

*Bradyrhizobium*DOA9 les mutants dépourvus de sécrétion de protéines ont montré une capacité accrue à former des nodules avec certains hôtes mais une capacité réduite à former des nodules avec d'autres. Au même moment, le *Bradyrhizobium*spa a été assommé. L'effecteur ORS3257 provoque une nodulation accrue ou des défauts symbiotiques chez *Aeschynomene indica*, selon l'effecteur spécifique (Songwattana et al ., 2017 ; Teulet et al ., 2019)

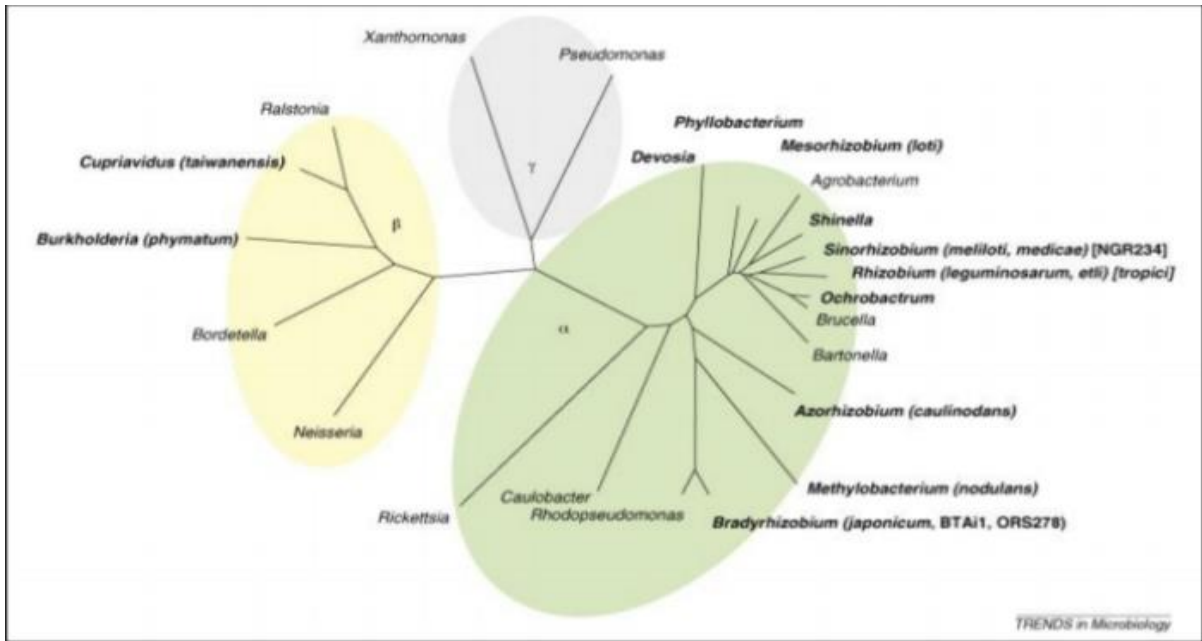


Figure 2 : Arbres phylogéniques simplifiés des Rhizobactéries basés sur l'ADNr 16S. (Masson-Boivin *et al.*, 2009).

Caractères *Rhizobium*

Caractères morphologiques

Les *Rhizobiums* infectent la racine ou parfois la tige des légumineuses pour y former des nodules (test piégeage) (Emile and Michel., 2004).

Les *Rhizobiums* à croissance rapide comprennent les souches de *Rhizobium*, de *Sinorhizobium* forme des colonies sur des milieux de gélose au mannitol et à la levure en 2 à 3 jours, ceux à croissance lente, *Mésorhizobium* et *Bradyrhizobium*, font 4 à 7 jours pour former des colonies visibles, *Burkholderiaphymatum* fait 3-4 jours à 28°C (Moulin *et al.*, 2014). Après 72h les colonies, de *Rhizobium* sont de couleur blanches ; translucides, circulaires, convexes et en relief (Masson-Boivin *et al.*, 2006).

Les *Rhizobium* sont de bâtonnets de 0,6 à 0,9 microns de large et de 1,2 à 3 microns de long Gram-négatives, ne produisant pas de spores un flagelle polaire ou deux à six flagelles péritriches, sont à nutrition chimio- organotrophes (Meyer *et al.*, 2011).

Caractérisation biochimique

Ce groupe de bactéries est dispersées dans 18 genres . Le genre *Rhizobium*, qui compte 112 espèces, est le plus grand espèces, est le plus grand genre de *Rhizobium* (Mousavi ., 2016).

Caractéristique physiologique

Les *Rhizobiums* possèdent deux membranes une interne et une externe, séparées par un espace périplasmique qui contient une couche de peptidoglycane due à la présence du polymère β -hydroxybutyrate (PHB), montrant une zone incolore (Prescott et al ., 2007) .

La nodulation d'une légumineuse avec des *Rhizobium* peut être soit efficace, soit inefficace (Terpolilli et al ., 2008) . L'incompatibilité entre la souche *Jemalong* de l'écotype *Medicago truncatula* et les souches de *S. meliloti* Rm41 et A145, qui forment une relation symbiotique efficace avec les autres partenaires de *Medicago* (Wang et al ., 2017) .

Données moléculaires

Les gènes bactériens responsables de la nodulation et de la fixation de l'azote sont localisés dans les macroplastés (*pSym*) de *Rhizobium* et *Sinorhizobium*, ou sur les chromosomes des îlots symbiotiques chez *Mesorhizobium*, *Bradyrhizobium* et *Azorhizobium* (Jones et al ., 2007 ; MacLean et al ., 2007) . De nombreux génomes des α -*Rhizobium* et de tous les β -*Rhizobium* ont le génome est divisé entre deux ou plusieurs grands fragments autorépliatifs (réplicons) (Dicenzo and Finan ., 2017).

Les espèces de *Rhizobium* contiennent un *pSym* différent, qui peut être déplacé et remplacé par un autre *pSym* compatible (Martinez Romero ., 2009) ,

pSymA (1340 kb) de *S. meliloti* (Barnett et al., 2001), *pSymNGR234* (536 kb) *S. fredii* NGR234 (Schmeisser et al., 2009).

Ces gènes peuvent être transférés entre différentes espèces au sein d'un même genre et rarement entre genres (Andrews., 2018). Le transfert horizontal de gènes symbiotiques entre des espèces de *Rhizobium* apparentées dans leurs microsymbiontes, ce qui garantit que les plantes hôtes acquièrent des microsymbiontes et conviennent à une variété d'habitats (Greenlon et al., 2019).

Les nodules et zones de nodule

Selon le genre d'hôte, les nodules induits par les *Rhizobiums* peuvent être « indéterminés », à croissance méristématique persistante ou « déterminée » caractérisée par un arrêt précoce de l'activité méristématique et croissance par l'expansion des cellules infectées dans la partie centrale des nodules (Maróti and Kondorosi., 2014). Les nodules déterminés sont trouvés dans les légumineuses tropicales et subtropicales telles que *Lotus japonicus*, *Glycine max*, *Phaseolus vulgaris*. Les légumineuses tempérées comme *Medicago truncatula* se nodulent de manière indéterminée, par *S. meliloti* (Dicenzo et al., 2019).

Dans les nodules indéterminés, seule une petite fraction *Rhizobiales* dans la zone saprophyte des nodules reste une forme viable augmentant la population bactérienne dans le sol (Mergaert et al., 2006 ; Montiel et al., 2017).

La sénescence du tissu nodulaire est la dernière étape de la symbiose. Il y a autolyse des cellules infectées, et les nutriments stockés dans les nodules sont recyclés par la plante hôte (Serova and Tsyganov., 2014). La sénescence nodulaire comprend une diminution de la teneur en hémoglobine, des modifications des cellules nodulaires, du pouvoir de croissance bactérienne et une réduction de l'activité de la nitrogénase (Zhou et al., 2021).

La région centrale est constituée de fixation d'azote et des zones de sénescence développement des tissus et zones de nodules résultent de divisions anticlinales et périclinales du péricycle, de l'endoderme (Xiao et al ., 2014) .

Zone I, qui donne naissance aux cellules du tissu central du nodule ; Zone II, la zone de différenciation cellulaire symbiotique et de pénétration de l'IT (Infection Thread) ; Zone IV, la zone de fixation de l'azote, la ramification sans paroi des IT dans les cellules végétales et différenciées en Bactéroïdes pour établir des symbiosomes fonctionnels ; la quatrième zone ,les bactéries sont libérées des symbiosomes (Yang et al ., 2022) (Voire Fig. 3)

Les nodules symbiotiques et les racines latérales partagent des régulateurs communs et les acteurs du programme de développement des racines ont été recrutés pour contrôler l'organogenèse des nodules (Soyano et al ., 2019)

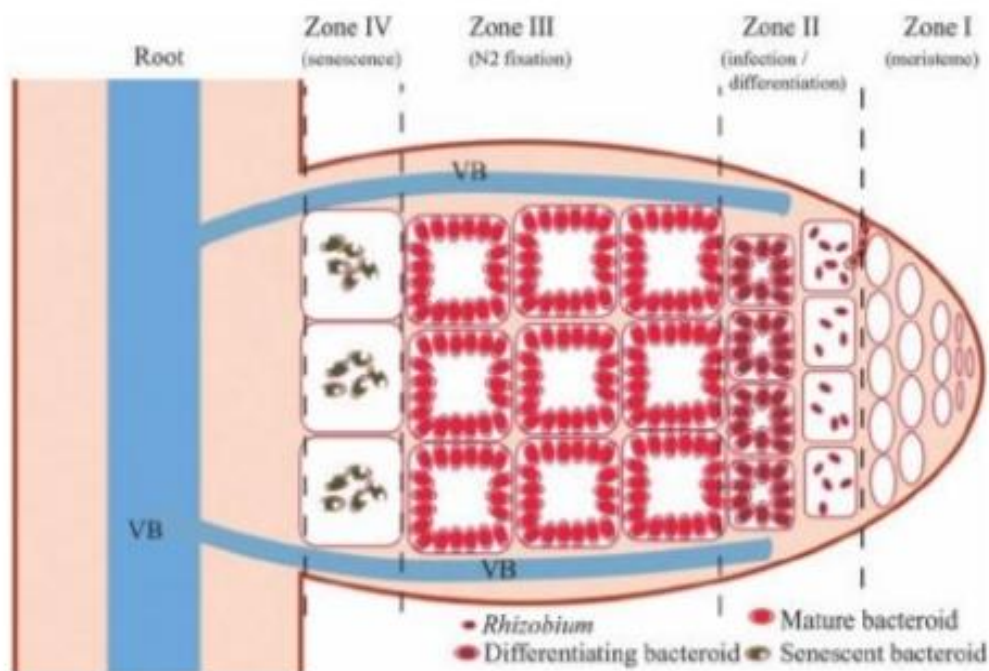


Fig. 3 : Diagramme de développement d'un nodule indéterminé. (Rodriguez-Haas et al ., 2013).

La spécificité

Le nombre de symbiovars dans les *Rhizobiums* classiques augmente dans différents genres et espèces de *Rhizobium* (Bouhnik et al., 2019 ; Tampakaki et al., 2017).

Les espèces des légumineuses interagissent différemment avec des symbiotes spécifiques de *Rhizobium* (Abdi et al., 2021). Les molécules liées à la spécificité d'hôte, des molécules inductrices conservées, telles que la chitine et les chitooligosaccharides, peptidoglycane, épitope de la flagelline et lipopolysaccharide (Boller and Felix 2009).

Les *Rhizobiums* associées aux trois genres *Trigonella*, *Melilotus* et *Medicago* sont spécifiques et connues sous le nom d'*Ensifer*(*Sinorhizobium*) *meliloti* ou *Ensifermedicae* (Reeve., 2010). Plusieurs souches de *Rhizobium* peuvent habiter les nodules racinaires d'une même plante hôte, dans le même nodule (Mendoza-Suárez et al. 2020).

Tableau 1. Préférence d'hôtes de légumineuses pour des espèces spécifiques de *Rhizobium* (Zakhia et Lajudie, 2001 ; Andrews et al., 2017).

Rhizobia genera	Species	Host preferences	Legume cross-inoculation groups
	<i>M. amorphae</i>	<i>Amorpha fruticosa</i>	Chickpea (<i>Cicer arietinum</i>)
	<i>M. septentrionale</i>	<i>Astragalus adsurgens</i>	Wild legumes
	<i>M. temperatum</i>	<i>Astragalus adsurgens</i>	Galegeae tribe
	<i>M. gobiense</i>	Desert soil	-----
	<i>M. tarimense</i>	genus <i>Lotus</i>	Lotus group
	<i>M. chacoense</i>	<i>Prosopis alba</i>	Prospis group
	<i>M. ciceri</i>	<i>Cicer arietinum</i>	Chickpea (<i>Cicer arietinum</i>)
	<i>M. multihospitium</i>	<i>Halimodendron halodendron</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Pisum sativum</i> , <i>Medicago sativa</i>
Mesorhizobium	<i>M. huakui</i>	<i>Astragalus sinicus</i> , <i>Acacia</i>	Chickpea (<i>Cicer arietinum</i>)
	<i>M. loti</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	Lotus group
	<i>M. mediterraneum</i>	<i>Cicer arietinum</i>	Chickpea (<i>Cicer arietinum</i>)
	<i>M. plurifarium</i>	<i>Acacia</i> , <i>Prosopis</i>	<i>Prosopis spp.</i>
	<i>M. tianshanense</i>	<i>Glycyrrhizapalli diflora</i> & other	licorice plants

	<i>M. muleiense</i> <i>M.Sphora</i>	tropical plants, <i>Psoralea pinnata</i> <i>Cicer arietinum</i> <i>Sophora microphylla</i>	<i>Sophora spp.</i>
	<i>R. etli</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Mimosa affinis</i> , <i>Leucaena leucocephala</i> , <i>Phaseolus vulgaris</i> L.	beans (<i>Phaseolus vulgaris</i>); <i>Phaseolus lunatus</i> , scarit runner bean (<i>P. coccineus</i>)
	<i>R. leguminosarum</i> sv. <i>Trifolii</i>	<i>Trifolium ambiguum</i>	<i>Lens culinaris</i> Medik
	<i>R. fabae</i> <i>R. galegae</i>	<i>Vicia fabae</i> <i>Galega orientalis</i> , <i>Galega officinalis</i>	fabo bean (<i>Vicia faba</i>) <i>Galega</i> genus
	<i>R. gallicum</i> <i>R. giardinii</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i> <i>Phaseolus vulgaris</i> <i>Pisum sativum</i> , <i>Vicia</i> , <i>Lathyrus</i> , <i>Lens</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Sophora</i>	beans (<i>Phaseolus vulgaris</i>); scarit runner bean (<i>P. coccineus</i>) peas (<i>Pisum spp.</i>); vetches (<i>Vicia spp.</i>); lentils (<i>Lens culinaris</i>); faba bean (<i>Vicia faba</i>), <i>Glycine spp.</i> , <i>Arachis hypogaea</i>
Rhizobium	<i>R. leguminosarum</i>	<i>alopecuroides</i> and <i>Sophora flavescens</i>	
	<i>R. mongolense</i> <i>R. sullae</i> <i>R. tropici</i> type A <i>R. tropici</i> type B <i>R. daejeonense</i>	<i>Medicago ruthenica</i> <i>Hedysarum coronarium</i> <i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Medicago truncatula</i> , <i>Medicago sativa</i> ,	<i>Phaseolus vulgaris</i> Non-legumes beans (<i>Phaseolus vulgaris</i>); scarit runner bean (<i>P. coccineus</i>) Non-legume plants
	<i>R. yanglingense</i>	<i>Coronilla</i> , <i>Amphicarpaea</i> , <i>Gueldenstaedtia</i>	<i>Coronilla varia</i> , <i>Guldeustaedtia multiflora</i> , <i>Amphicarpaea trisperma</i>
	<i>R. miluonense</i> <i>R. huautlense</i> <i>R. multihospitium</i>	<i>Lespedeza chinensis</i> <i>Sesbania herbacea</i> Multiple legumes	<i>Lespedeza spp</i> <i>Sesbania spp</i> <i>Lotus frondosus</i> , <i>Vicia hirsuta</i> , <i>Astragalus aksuensis</i> non-legume plants
	<i>R. oryzae</i>	<i>Oryza</i>	
	<i>S. arboris</i> <i>S. fredii</i>	<i>Acacia</i> , <i>Prosopis</i> <i>Glycine max</i>	<i>Acacia</i> and <i>Prosopis</i> spp only <i>Glycyrrhiza uralensis</i> (Chinese licorice)
Sinorhizobium	<i>S. kostiense</i> <i>S. medicae</i>	<i>Acacia</i> , <i>Prosopis</i> <i>Medicago laciniata</i> , <i>Medicago rigiduloides</i>	<i>Acacia farnesiana</i> , <i>Prosopis</i> spp. Alfaalfa group
	<i>S. meliloti</i>	<i>Medicago</i> , <i>Melilotus</i> , <i>Trigonella</i>	Alfaalfa (<i>Medicago spp.</i>); sweet clover (<i>Melilotus spp.</i>); fenugreek (<i>Trigonella spp.</i>)
	<i>S. morelense</i> <i>S. terangae</i> <i>S. xinjiangnese</i>	<i>Leucaena leucocephala</i> <i>Acacia</i> spp, <i>Sesbania</i> spp <i>Glycine max</i>	<i>Leucaena</i> group Cowpea group Soybean group
	<i>B. elkanii</i> <i>B. japonicum</i> <i>B. liaoningense</i> <i>B. yuanmingense</i>	<i>Glycine max</i> <i>Glycine max</i> , <i>Glycine soja</i> <i>Glycine max</i> , <i>Glycine soja</i> <i>Lespedeza spp.</i>	Soybean group Peanut (<i>Arachis hypogaea</i>) Mungbean (<i>Vigna</i> spp.), <i>Leucaena</i> (<i>Leucaena leucocephala</i>) Soybean group sericea lespedeza , cowpea, mung bean, adzuki bean Peanut (<i>Arachis hypogaea</i>) Mungbean (<i>Vigna</i> spp.), <i>Leucaena</i> (<i>Leucaena leucocephala</i>), <i>Aeschynomene</i> spp. <i>Psoraleae</i> (<i>Psoralea pinnata</i>) Soybean group
Bradyrhizobium	<i>Bradyrhizobium</i> sp	<i>Vigna</i> , <i>Lupinus</i> spp, <i>Mimosa</i> , <i>Acacia</i> , <i>Aeschynomene</i> , <i>Phaseolus lunatus</i>	
	<i>B.diazoefficiens</i>	<i>Glycine max</i>	
Azorhizobium	<i>Az. Caulinodans</i> <i>Azorhizobium</i> sp.	<i>Sesbania rostrata</i> <i>Sesbania rostrata</i>	<i>Sesbania</i> group
Ochrobactrum		<i>Lupinus honoratus</i>	
Microvirga		<i>Lupinus texensis</i>	
Burkholderia	<i>Paraburkholderia</i> , <i>Cupriavidus</i>	<i>Hypocalyptus coluteoides</i> , <i>H. oxalidifolius</i> , <i>H. sophoroides</i> , <i>Indigofera angustifolia</i> , <i>Mimosa pudica</i>	<i>Psoraleae</i> (<i>Psoralea pinnata</i>)

Les genes nif

Le principal gène symbiotique est le gène "nif", qui code pour une sous-unité de la nitrogénase ([Roche et al ., 1996](#)). Ces gènes symbiotiques ne sont induits que lorsque les Bactéroïdes peuvent fixer l'azote, ([Sebihi ., 2008](#)). Le *nifB*, le *nifX*, le *nifE* et le *nifN* codent pour les protéines nécessaires à la biosynthèse du fer molybdène cofacteur (FeMo-co) situé au site actif de la nitrogénase ([Rudio and Ludden ., 2008](#)).

La dinitrogénase synthase dépendante du molybdène est formée à partir du produit du gène *nifD nifK* et la dinitrogénase réductase sont des homodimères du produit du gène *nifH*. ([Burén and Rubio, 2017](#)).

L'expression de la nitrogénase contrôlée par plusieurs inducteurs et inhibiteurs et de suppresseurs ([Mesa et al ., 2008](#) ; [Torres-Quesada et al., 2010](#)), des mutations de *PhaR* chez *B. diazoefficiens* pourraient avoir un effet positif sur la fixation de l'azote, car il a été décrit comme un régulateur négatif du facteur de transcription *FixK2* ([Quelas et al., 2016](#)).

La régulation de l'expression de la nitrogénase implique d'autres gènes nif de l'opéron (*nifA* et *nifL*) au niveau transcriptionnel et le système d'ADPribosylation au niveau post-traductionnel. ([Saoudi ., 2008](#)). L'activation symbiotique des gènes nif dépend de la concentration en oxygène, elle-même régulée par une série de gènes fix. D'autres gènes (*rnfABCDGEF*) sont impliqués dans l'activité de la nitrogénase ([Newton and Dilworth ., 2011](#)).

Les gènes de fixation (*fix*) qui ne sont pas nécessaires à la formation de nodules. Les plus importants d'entre eux sont les gènes *fixA*, *fixB*, *fixC* et *fixX* qui forment des opérons dans *S. meliloti* ([Ledbetter et al., 2017](#)).

L'induction du groupe de gènes fixateur de N₂ chez *S. meliloti* est régulée par un système composé de l'histidine kinase de détection d'O₂ *FixL* et du régulateur transcriptionnel de réponse *FixJ* ([Bobik et al ., 2006](#)).

Les régulateurs *FxkR*, de *R. etli* CE3 et *S. meliloti* SM11, régulent l'activité de la nitrogénase et l'expression des gènes *nif* et *fix* nécessaires à la respiration microaérobie dans les nodules racinaires du haricot commun et de la luzerne ([Reyes-González et al ., 2016](#) ; [Zamorano-Sánchez et al ., 2012](#))

Les gènes *nifA* et *fixK*, codent pour deux régulateurs intermédiaires majeurs, induisent l'expression de *nif* et *fix* réparent les gènes structuraux impliqués dans la respiration et la fixation de N₂ ([Defez et al ., 2016](#)) .

Deux principales cascades de régulation trouvées chez *Rhizobium* : le système RpoN-NifA et le système à deux composants sensibles à l'oxygène *FixL-FixJ* et *FixK*. *NifA* ([Lindstrom and Mousavi ., 2019](#)) .

Trois copies du gène *fixNOQP* sont présentes sur pSymA. Chez *Rhizobium meliloti*, ([Torres et al ., 2013](#)) . Les gènes de l'opéron *fixNOQP*_{1,2} codant pour les oxydases de type hème-cuivre *cbb3* a haute affinité pour l'oxygène, ([Defez et al., 2019](#)) .

Les interactions moléculaires

Les flavonoïdes agissent comme des phytoalexines, renforçant la spécificité de la symbiose ([Liu and Murray ., 2016](#)) . Chaque étape de l'établissement de la symbiose est contrôlée par un réseau de cascades de signalisation moléculaires. ([Senthil et al ., 2017](#)) .

Le complexe NodD-flavonoïde se lie à sa cible, une séquence d'ADN régulatrice conservée appelée la boîte nod, située en amont des gènes de nodulation bactérienne ([Khokhan iet al ., 2021](#) ; [Wang et al ., 2011](#)) .

Des sous-types isoformes de NodD impliqués dans différentes étapes du processus d'infection symbiotique pour améliorer la compétitivité de la nodulation ou élargir la gamme d'hôtes symbiotiques en détectant différentes molécules de signalisation végétales ([Acosta-Jurado et al ., 2019](#)).

Alors que *nodD1* agit sur la fil d'infection des poils absorbants, *NodD2* sont impliqués dans induction du gène *nod* à l'intérieur de la racine et du nodule dans la Symbiose *Mesorhizobium loti-Lotus japonicus* (Kelly et al., 2018). *NodD1* est le principal inducteur du gène *hcnT*, du gène *hcnT*, de *nodF* et de *nodE* chez *Rhizobium tropicalis* CIAT 899 (Gomes et al., 2019).

Facteur nod

NodD régulent à leur tour l'expression d'autres gènes de nodulation (*nod*, *nol* et *noe*) chez *Rhizobium* (Rogel et al., 2011).

La reconnaissance de Nod facteur par les légumineuses est médiée par le récepteur du facteur Nod (NFR), un récepteur sérine/thréonine kinase situé dans la membrane plasmique. Les récepteurs NFR1 et NFR5, NFP et LYK3 sont des NFR rapportés dans le cadre des légumineuses modèles *Lotus japonicus* et *Medicago truncatula* (Madsen et al., 2003 ; Lebdeva et al., 2021).

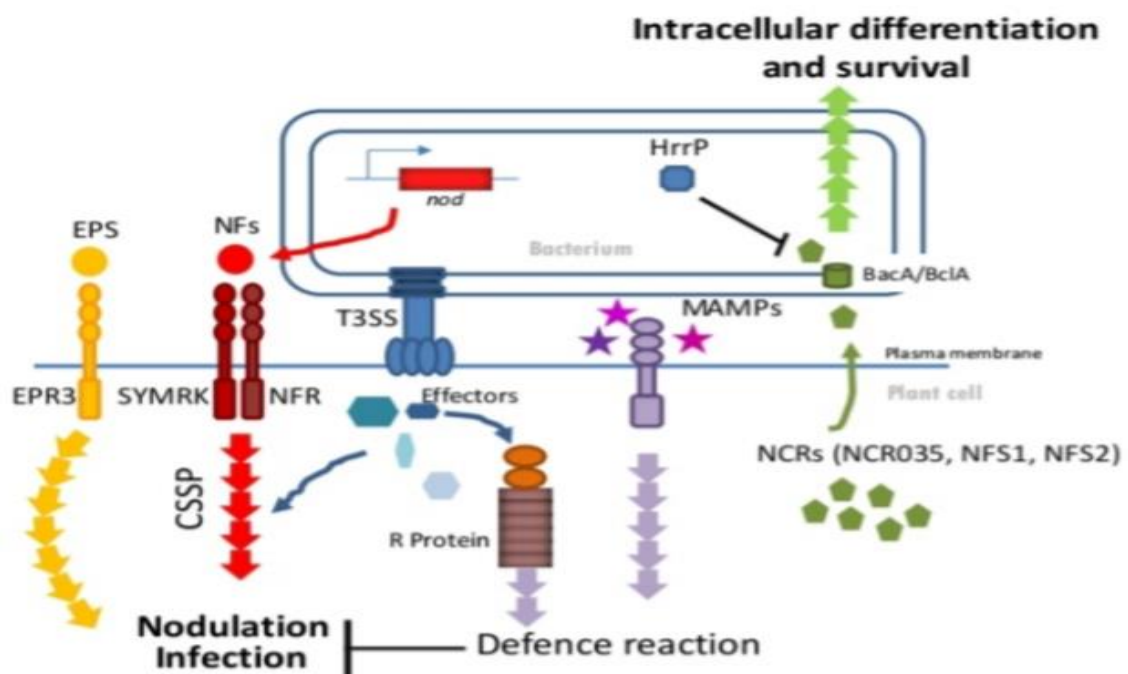


Figure 4 : Mécanisme de surveillance moléculaire en plusieurs étapes dans la symbiose rhizobium-légumineuse (Masson-Boivin., 2017).

La synthèse des oligomères de chitine N-acylée du facteur Nod est contrôlée par les gènes communs *nodA*, *nodB* et *nodC*, qui sont présents chez tous les *Rhizobiums* (Miché et al ., 2010), *nodA* code pour la N-acyltransférase (Mus et al ., 2016), *NodC* code pour un N-acétylglucosamine transférase qui polymérise l'UDP-N-acétyl-D-glucosamine en chaînes oligosaccharidiques (Bonaldi et al ., 2010). Le gène est un déterminant l'identification des espèces (Wang and Young ., 2019) .(Voir le Tableau 2)

Pour *Bradyrhizobium diazoefficiens*, le régulateur à deux composants *nodVW* contrôle l'induction des gènes *nod* en parallèle avec le contrôle de *nodD1* (Calatrava-Morales et al ., 2018).

Tableau 2 : Une liste des gènes *nod* , *nif* et *fix* les plus courants (Laranjo et al ., 2014).

Genes	Function of gene product
Nodulation genes	
<i>nodA</i>	Acyltransferase
<i>nodB</i>	Chitooligosaccharide deacetylase
<i>nodC</i>	N-acetylglucosaminyltransferase
<i>nodD</i>	Transcriptional regulator of common <i>nod</i> genes
<i>nodIJ</i>	Nod factor transport
<i>nodPQ</i>	Synthesis of Nod factor substituents
<i>nodX</i>	Synthesis of Nod factor substituents
<i>nofEF</i>	Synthesis of Nod factor substituents
Other <i>nod</i> genes	Several functions in synthesis of Nod factors
<i>nol</i> genes	Several functions in synthesis of Nod factor substituents and secretion
<i>noe</i> genes	Synthesis of Nod factos substituents
Nitrogen fixation genes	
<i>nifH</i>	Dinitrogenase reductase (Fe protein)
<i>nifD</i>	α subunits of dinitrogenase (MoFe protein)
<i>nifK</i>	β subunits of dinitrogenase (MoFe protein)
<i>nifA</i>	Transcriptional regulator of the other <i>nif</i> genes
<i>nifBEN</i>	Biosynthesis of the Fe-Mo cofactor
<i>fixABCX</i>	Electron transport chain to nitrogenase
<i>fixNOPQ</i>	Cytochrome oxidase
<i>fixLJ</i>	Transcriptional regulators
<i>fixK</i>	Transcriptional regulator
<i>fixGHIS</i>	Copper uptake and metabolism
<i>fdxN</i>	Ferredoxin

La CSSP (symbiose commune voie de signalisation) est activée lors de la détection de la signalisation NF au niveau de la membrane plasmique . transmet des signaux au noyau pour induire des oscillations de calcium associées au

noyau, Motif central de CSSP, débutant réponses transcriptionnelles (Martin et al., 2017), lors de l'invasion des *Rhizobiums* la perception des facteurs nod neutralise les réponses de défense de l'hôte déclenchées retrouvées (Roy et al., 2020). (Voir figure 4).

La perception des facteurs Nod entraîne des changements dans les membranes cellulaires comprenant des oscillations calciques et les flux d'ions. (Charpentier and Oldroyd., 2013). Trois familles MtCNGC15 (canal cyclique dépendant des nucléotides) forment des complexes avec le canal ionique dépendant du potassium MtDMI1 (Dose not make infection 1) dans l'enveloppe nucléaire pour réguler la libération de calcium nucléaire (Charpentier and Oldroyd., 2016).

Perception des oscillations nucléaires du calcium par la protéine kinase calcium et calmoduline-dépendante (CCaMK) permet l'activation de l'expression de facteurs de transcription qui régulent l'expression des gènes appelée noduline (Zipfel and Oldroyd., 2017).

Les *Rhizobiums* par l'intermédiaire de fils d'infection (ITs) entrent dans les racines dans les cellules ciliées épidermiques des racines et qui progressent vers les tissus internes (Oldroyd et al., 2011). Ce qui régule les déformations des poils absorbants induites par les *Rhizobiums*, nécessaires pour les piéger dans une chambre d'infection et pour initier l'infection des cellules corticales (Rodríguez et al., 2020). Les composants végétaux impliqués dans l'initiation de la fil d'infection ont été trouvés dans différentes légumineuses : la vapiatine (Guan et al., 2013) la protéine de transfert lipidique N5 (MtN5) (Pii et al., 2013).

Les *Rhizobiums* pénètrent dans les cellules corticales et sont libérés dans l'ébauche du nodule logé dans des cellules dérivées de l'hôte appelées symbiosomes (Okubo *et al.* , 2012) . L'initiation de la division cellulaire dans le cortex racinaire interne, conduisant à la formation de primordium de nodules en organisant les cellules infectées (Kelener *et al.* , 2018) . (Voire figure 5)

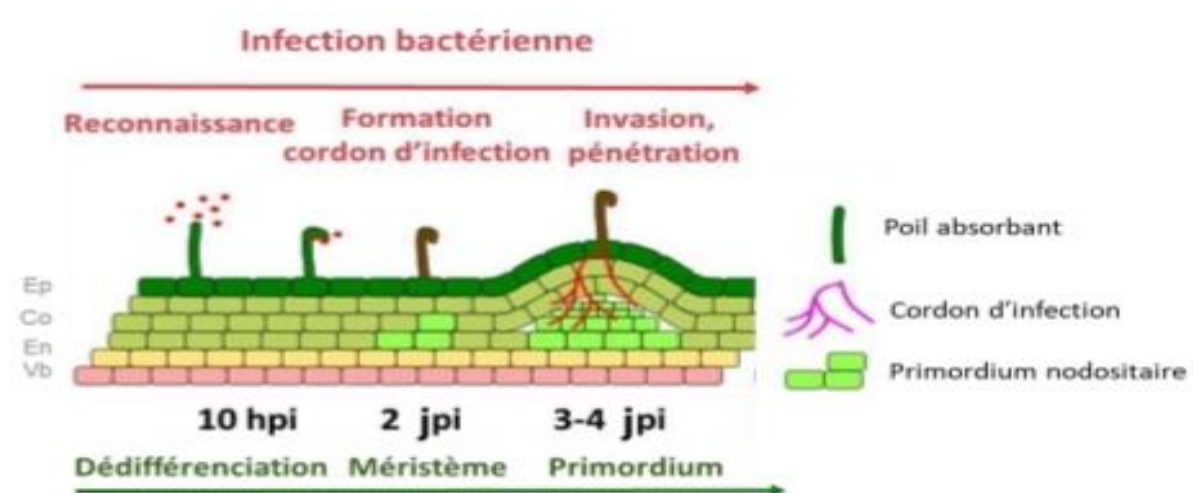


Figure 5 : Infection bactérien et formation du primordium nodosaire (Susaki *et al.* , 2015)

Différenciation en bacteroïdes

Les *Rhizobiums* dans les cellules racinaires sont endocytosés et entourés de membranes dérivées de plantes (membranes symbiosomes). Les structures qui en résultent ressemblent à des organites, connus les symbiosomes ,dans lesquels ils se différencient en bacteroïdes et libèrent de l'ammoniac dans les cellules hôtes (Udvardi and Poole ., 2013).

Les bacteroïdes arrondis, les membranes cytoplasmiques s'invaginant parfois et sont clairement distinguées (Gnat *et al.* , 2015) Cette différenciation conduit à une étape de développement appelée différenciation terminale (Horváth *et al.*, 2015).

Peptides NCR et Peptides CEP

Il existe 600 gènes qui codent pour des peptides riches en cystéine (NCR) spécifiques aux nodules induit la différenciation des Bactéroïdes. Les peptides NCR agissent comme des peptides antimicrobiens (AMP) ou des phytodéfensines, provoquant la mort cellulaire (Van de Velde et al., 2010).

Les plasmides des souches de *S. meliloti* codent pour des métalloprotéases qui dégradent la NCR favorise la viabilité bactérienne (Price et al., 2015).

Certains *Rhizobiums* ne sont pas attaqués par les peptides NCR pendant la symbiose, car les peptides NCR ne sont pas présents dans leurs légumineuses hôtes respectives, comme le soja et *Lotus spp.* (Downie and Kondorosi., 2021)

Chez *M. truncatula*, les NCR codés par les gènes NSF1 et NSF2 (Nodulation Signaling Pathway) dégradent les bactéroïdes de *Sinorhizobium meliloti*, donnant le phénotype Fix (formation de nodules non fixants) et avançant la sénescence.. NFS1 contrôle les mécanismes de discrimination contre les microsymbiontes incompatibles, provoquant la mort des bactéries et la sénescence des nodules d'une manière spécifique, tandis que NCR211 est requis pour la persistance des bactéroïdes à l'intérieur du symbiotique cellules (Yang et al., 2017).

Le peptide codé en -C-terminal (CEP) régule le développement des racines en réponse à la privation d'azote chez *Arabidopsis* et *M. truncatula*, la privation d'azote peut induire l'expression de CEP (Imin et al., 2013). D'autres peptides de la famille CEP affectent positivement la nodulation en réponse à la privation de l'azote. En revanche, CLE est un régulateur négatif du nombre de nodules (Kereszt et al., 2018).

Exopolysaccharides

Les principaux polysaccharides de surface de *Rhizobium* agissant comme des signaux nécessaires à la progression de l'interaction et/ou empêcher la progression des mécanismes de défense des plantes (Wanke et al ., 2021)

La plupart des gènes impliqués dans la production d'EPS chez *R.leguminosarum* sont situés dans une région chromosomique appelée *Pss-I* (Rachwal et al ., 2015) , cette région contient le gène *exo5* responsable de la synthèse de l'acide glucuronique, Les gènes impliqués dans l'assemblage et la sécrétion d'EPS (*pssTNOP*, *pssL*) (Janczarek et al ., 2015) . La reconnaissance de l'EPS par les légumineuses sur la protéine réceptrice EPR3, Récepteurs contenant des domaines de type kinase. L'expression du gène *Epr3* dépend de la signalisation du facteur Nod, suggérant que l'entrée bactérienne dans l'hôte est contrôlée par deux étapes de reconnaissance séquentielle médiées par les récepteurs du facteur Nod et la signalisation EPS (Kawaharada et al ., 2017) , une deuxième étape, en fonction de la reconnaissance des EPS, aide à distinguer les bactéries compatibles et incompatibles (Clúa et al ., 2018).

Les EPS de *Rhizobium* reconnus par les récepteurs immunitaires de l'hôte peuvent induire des réponses de défense qui régulent négativement le développement symbiotique (Wang et al ., 2018). Chez *S. meliloti* et *R. leguminosarum* *bv. trifolii* les flavonoïdes stimulent la biosynthèse des EPS , tandis que chez *S. fredii* *HH103*, ont inhibent la biosynthèse des EPS. La fonction symbiotique des EPS *Rhizobiums* peut chevaucher à celle d'autrespolsaccharide de surface, comme le KPS dans le cas de l'interaction *S. meliloti* et *Medicago* (Acosta-Jurado et al ., 2021).

Signalisation immunitaire

Il y a au moins deux branches de signalisation immunitaire chez les plantes : l'immunité déclenchée par le modèle moléculaire associé à l'agent pathogène (PTI) et l'immunité déclenchée par l'effecteur (ETI) (Jones and Dangl., 2006). Les PTI sont basés sur des récepteurs de reconnaissance de formes moléculaires (PRR) associés aux microbes (MAMP). L'une des paires MAMP/PRR les mieux caractérisées est la flagelline/FLS2 chez *Arabidopsis thaliana* qui conduit à un apport rapide de calcium, accumulation espèces réactives (ROS), altérations de la paroi cellulaire et expression des gènes de défense (Nishad et al., 2020; Zipfel et al., 2004) (Voire figure 6)

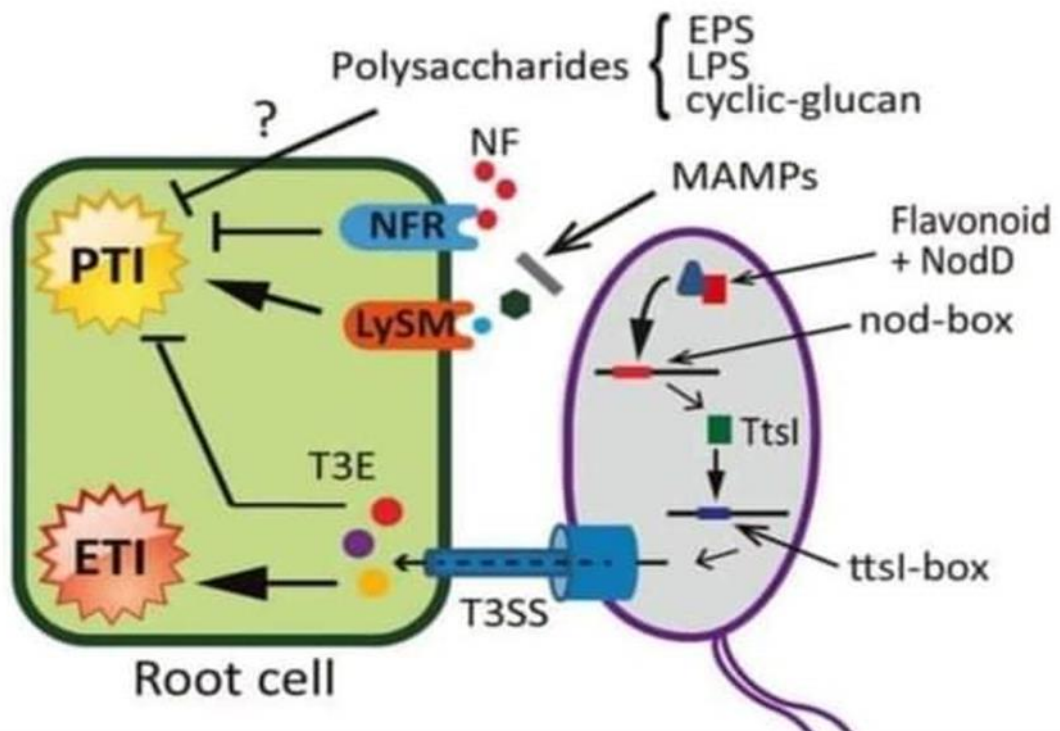


Figure 6 : Activation du NoD par les flavonoïdes végétaux, participe à la suppression de la réponse de défense de la plante. (Basile and Lepek., 2021).

Systèmes de sécrétion

Différents systèmes de sécrétion de *Rhizobium* (types III, IV et VI) influencent la spécificité de l'hôte *Rhizobium* et le nombre de nodules ([Nelson and Sadowsky ., 2015](#)). Les effecteurs peuvent être sécrétés par le système de sécrétion de type III (les espèces *Bradyrhizobium*) ou le système de sécrétion de type IV (chez *M. loti*) ([Staelin and Krishnan ., 2015](#)) .

Les *Rhizobiums* utilisent le système de sécrétion de type 3 (T3SS) pour supprimer le ETI en sécrétant des effecteurs de type III ; système est utilisé par les bactéries pathogènes en termes de virulence ([Zamioudis and Pieterse ., 2012](#)). La boîte nod est située en amont du cluster du. Système de sécrétion de type III (T3SS) contenant le gène *ttsI* ([Okazaki et al ., 2010](#)) .

L'interaction entre le flavonoïde et NodD active expression *ttsI*, ce qui entraîne la production de protéines du récepteur de la nociception (Nop)) qui suppriment l'immunité de l'hôte ([Gourion et al ., 2015](#)). Le récepteur intracellulaire du NLR reconnaît le effecteur et active ETI ([Nishad et al., 2021](#)) .

Ces effecteurs affectent positivement ou négativement les processus symbiotiques et contribuent à la spécificité de la gamme ([Miwa and Okazaki., 2017](#)).

Les effecteurs γ sont phosphorylés par les kinases activées par les mitogènes végétaux et interfèrent avec la signalisation MAPK altérant la réponse immunitaire de la plante. ([Ge et al., 2016](#) ; [Xin et al ., 2012](#)) .

Les effecteurs sont détectés par les protéines de résistance des plantes [R] ([Yasuda et al ., 2016](#)), des récepteurs responsables de la reconnaissant des effecteurs pathogènes pour détecter les changements protéiques endogènes causés par l'activité effectrice pathogène ([Cui et al ., 2015](#)). Protéine qui active

une immunité déclenchée par des effecteurs (ETI), bloquant l'infection et rend l'interaction incompatible (Sugawara et al ., 2018).(Voir figure 7)

Les ETI connus les dans plantes , sous le nom de gènes de résistance, accompagnent les réponses d'hypersensibilité (HR) et empêchent l'invasion des pathogènes (Kazan and Lyons ., 2014).

L'immunité déclenchée par l'effecteur microbien (EIT) qui comprend la mort cellulaire programmée , implique une signalisation à longue distance via l'acide salicylique pour réguler à la hausse les gènes Pathogenesis-Related (PR) codant pour les protéines antimicrobiennes (Fu and Dong., 2013).

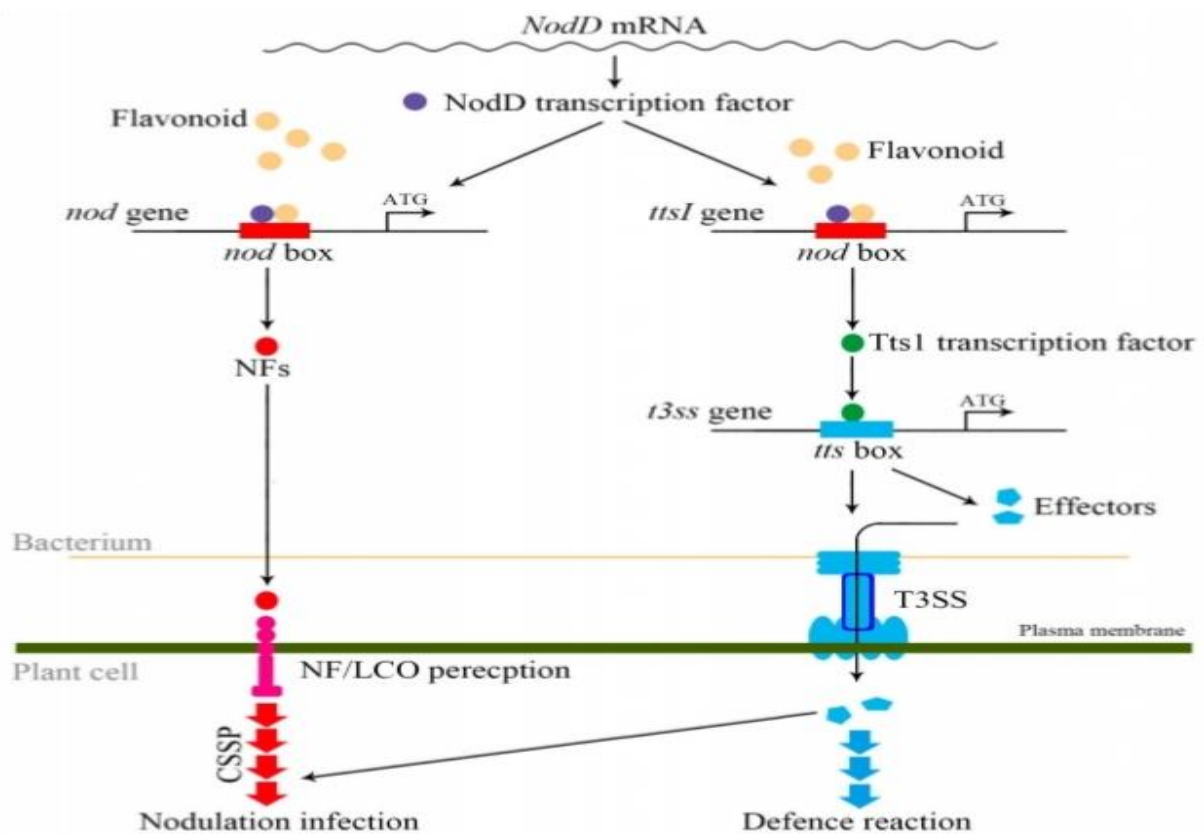


Figure 7 : Cascades contrastées pour les mécanismes Nod et T3SS (Dong and Song ., 2020)

Facteurs de transcription et Autorégulation de la nodulation

La symbiose légumineuses-*Rhizobium* est régulée au niveau transcriptionnel et post-traductionnel. Il code un facteur de transcription qui active divers modules de régulation pendant la nodulation (Liu *et al.* , 2020) . En aval de la signalisation Ca^{2+} , la cascade de signalisation commune diverge fortement, avec NIN(la protéine nodule inception) médiant l'expression d'une grande proportion de gènes structuraux spécifiques à la nodulation, y compris les gènes codant pour le Hétérocomplexe CCAAT-box, RPG1 et NPL, qui jouent un rôle dans l'infection. (Shi *et al.*, 2021).

Plusieurs facteurs de transcription appartenant à GRAS(Repressor of Gai , and Scarecrow) (par exemple, Nodulation Signaling Pathway 1/2 [NSP1/2] ; facteur nucléaire Y (par exemple, NF-YA1) ; facteur de réponse à l'éthylène ERF/APETALA2 (ERF/AP2) ; et NAM, ATAF1 /2 et famille de protéines à domaine CUC2. Les familles de protéines à domaine NAM, ATAF1/2 et CUC2 sont impliquées dans la nodulation (Smit *et al.* , 2005 ; Cerri *et al.* , 2012).

L'expression de *MtNF-YA1* est fortement régulée positivement au cours des premiers stades de l'interaction symbiotique, en particulier dans les poils absorbants de la zone d'infection (Laporte *et al.* , 2014).

Le complexe formé par NSP1 et NSP2 peut renforcer l'action d'ERN (l'éthylène requis pour la nodulation) sur l'activité transcriptionnelle de la noduline précoce 11 (*ENOD11*) au cours de la progression de l'infection à *Rhizobium* (Rípodas *et al.* , 2014) . ERN1 et ERN2 conduisent à la transcription activation des gènes liés à la symbiose participant au *Rhizobium* d'infection (Genre and Russo ., 2016).

Identification de petits fragments d'ARN dérivés d'ARN de transfert (ARNt) trouvé dans la régulation de la symbiose de fixation de l'azote. (Sobala and Hut Wagner ., 2011)

Pendant l'établissement de nodules les légumineuses contrôlent la nodulation symbiotique grâce à une autorégulation (Puppo et al., 2013), en contrôlant le nombre de nodules en empêchant la formation de nouveaux nodules (Mortier et al., 2012). De petits peptides sont produits dans les racines appartenant à la région de la famille CLAVATA (CLV) 3/région de surface embryonnaire, régulent la maintenance du méristème végétal, de la différenciation cellulaire, de l'embryogenèse précoce et d'autres mécanismes de développement (Yamaguchi et al., 2016) et sont distribués dans le génome de la légumineuse (Hastwell et al., 2017) et détectés par kinase de type récepteur de répétition riche en leucine LRR-RLK (Sasaki et al., 2014), une cytokinine ou un microARN est généré dans la pousse et transmis à la racine via le phloème pour limiter la formation de nodules et la susceptibilité des racines à l'infection à *Rhizobium* (Miri et al. 2019).

Phytohormones

Les phytohormones et les AHL produites par les *Rhizobiums* sont des signaux qui influencent l'établissement de relations symbiotiques avec la signalisation interphase des légumineuses (Ferguson and Mathesuis., 2014) L'auxine régule l'infection à *Rhizobium*, la progression de la fil d'infection et la formation des primordium au début de la nodulation (Laplaze et al., 2015). Les mutations dans MtARF16 (auxinresponse factor) réduisent le nombre d'événements d'infection, (Breakspear et al., 2014)

Les *Rhizobiums* augmentent la teneur locale en acide indole acétique (IAA) stimulant la formation de racine latéral chez les légumineuses (Herrbach et al., 2017).

L'activation des événements moléculaires conduisant à l'infection, les légumineuses activer un deuxième programme génétique requis pour développement nodule, L'activation commence par l'inhibition du transport de l'auxine polaire, ce qui conduit à l'accumulation de cytokinines dans les cellules

corticales des racines ([Nadzieja et al., 2018](#) ; [Plet et al., 2011](#)). La formation primordiale de nodules chez *Medicago truncatula* nécessite une accumulation locale d'auxine au niveau des sites d'initiation des nodules dans la couche endothéliale, de même la cytokinine régulateur positif de la division cellulaire corticale conduisant au développement des primordium nodulaires, et régule négativement l'infection à *Rhizobium* ([Gamas et al., 2017](#)).

Les cytokinines (CK) interagissent avec les gibbérellines, qui régulent la signalisation de la nodulation ([Maekawa et al., 2009](#)). Chez *Mesorhizobium loti* les NFs induisent une cytokinine oxydase/déshydrogénase CKX3 au cours du stade précoce de l'initiation des nodules. ([Reid et al., 2016](#)). L'application exogène de faibles niveaux de cytokinines s'est avérée stimulante, tandis qu'une concentration élevée réduit la nodulation des racines dans le soja. ([Mens et al., 2018](#))

Chez *M. truncatula*, les CK favorisent l'accumulation d'auxine dans le cortex en augmentant l'expression de NIN (la protéine Nodule Inception) via cytokinin response 1 et des effets antagonistes sur le développement de racine latérale ([Schiessl et al., 2019](#)).

Rhizobium dégrade les substrats pour la biosynthèse de l'éthylène grâce à l'activité de l'ACC désaminase. ,diminution des niveaux locaux d'éthylène et augmentation du nombre des nodules([Nascimento et al., 2018](#)) .

La résistance au stress, la sénescence et la dormance des bourgeons sont régulées par l'acide abscissique ([Culter et al., 2010](#)) .L'acide jasmonique l'induit la résistance systémique, les défenses des plantes contre les insectes et les réponses aux blessures ([Robert Seilaniantz et al., 2011](#)) .

L'acide jasmonique (JA) et les brassinostéroïdes (BR) régulent les réponses au stress des plantes et la croissance des plantes ([Buhian and Bensmihen ; 2018](#))

Le quorum sensing

Les signaux QS de type N-acylhomosérine lactone (AHL) pour la communication intraspécifique et interspécifique sont détectés par les légumineuses, conduisant à des changements dans la teneur en protéines des racines et la sécrétion de composés imitant la signalisation, qui affectent le résultat de la symbiose (Veliz-Vallejos *et al.*, 2020). Les strigolactones (SL) est un molécules de signal QS qui exsudés par les racines de l'hôte dans la rhizosphère ; agissent de manière extracellulair eavec haute spécificité de réponse (Wang and Bouwmeester ., 2018)

Les espèces réactives de l'oxygène

Les ROS joue un rôle dans la formation et le fonctionnement de la symbiose légumineuse-Rhizobium (Glyan'ko and Vasil'eva ., 2010). Une diminution des ROS empêche la formation de fil d'infection bactérienne et retarde la formation de nodules(Damiani *et al.* ., 2016) .

La Kinase de type récepteur SymCRK, la phospholipase DNF2 et la petite protéine NAD1 localisée dans le réticulum endoplasmique pourraient inhiber les sursauts de ROS induits par protéine homologue de l'oxydase respiratoire (RBOH) qui conduisent à la réponse de défense (Ling *et al.*, 2013). La léghémoglobine, présente dans les nodules de haut niveau. qui en présence d'O₂, s'auto-oxyde , se disproportionnant ainsi davantage en H₂O₂ pour favorise la production de ROS (Gourion *et al.* ., 2016)

Le système toxine-antitoxine (TA)

L'expression du système toxine-antitoxine (TA) est régulée pour arrêter de la croissance et l'adaptation bactérienne (Hayes and Kędzierska, 2014). Les toxines affectent la synthèse des protéines, la réplication de l'ADN, la synthèse

de la paroi cellulaire et l'intégrité de l'ADN ou de l'ARN (Lobato-Marquez *et al.*, 2016) , les antitoxines inhibent ce processus. Différents types de systèmes TA existent selon la nature de l'antitoxine (ARN ou protéine) et son mode d'action (Page and Peti, 2016).

Inhibition des agent pathogenes par *Rhizbium*

Les *Rhizobiums* agissent comme agents de biocontrôle, en devançant les pathogènes ou en induisant des défenses végéta les en utilisant les mécanismes de promotion indirecte de la croissance(PGPB) libres (Chandra *et al.* , 2018).

Sidophores et antibiotiques

Les sidérophores produits par *Sinorhizobium meliloti* inhibent *Macrophomina phaseolina*, l'agent causal du charbon de l'arachide (Arora *et al.* , 2001)

Les souches de *Rhizobium* produisant des sidérophores inhibent les pathogènes qui s'échappent à la fois in vitro et in vivo . M.loti MP6, un producteur de sidérophores de type acide hydroxamique, réduit l'incidence de la pourriture blanche. chez *Brassica campestris* (Deshwal *et al.* , 2003) , mais les bactéries productrices de sidérophores améliorant l'acquisition du fer par les plantes (Grobelač and Hiller ., 2017)

Bradyrhizobium japonicum produit une de rhizobitoxines qui peut prévenir l'infection du soja par *Macrophominaphaseolina* (Jamet *et al.*, 2003) , des souches de *R. trifolii* , *R. leguminosarum* bv. *viciae*, *R. meliloti*, *S. meliloti* et *B. japonicum* sécrètent des antibiotiques qui inhibent une variété d'agents pathogènes des plantes (Gopalakrishnan *et al.* , 2015).

La bactériocine de *Rhizobium leguminosarum* lutte biologique contre *Fusariumoxysporum f. sp. Phaseoli* (Patil *et al.* , 2017) . Les souches de *Rhizobium* L'ORN 24 et l'ORN 83 isolées du sol algérien se produisent des bactériocines

contre *Pseudomonas savastanoi* l'agent causal de la nœud de l'olivier (Vargas et al ., 2017).

Les métabolites

Le HCN, la phénazine, pyrrolnitrine, la viscoïnamide et la tensine produits par les *Rhizobiums* signalés comme mécanisme de contrôle biologique (Bhattacharyya and jha., 2012) . Les métabolites de *Rhizobium* tels que la riboflavine et les luminochromes, la thiamine, la biotine, la niacine et l'acide ascorbique impliqués dans la défense des légumineuses contre les pathogènes (Palacios et al ., 2014) .

Le cyanure d'hydrogène métabolite secondaire volatil qui inhibe diverses métalloenzymes, en particulier la cytochrome oxydas C contenant du cuivre. Par conséquent, il inhibe la croissance et le développement de nombreux micro-organismes phytopathogènes (Martínez-Viveros et al ., 2010) . *Mesorhizobium loti* MP6, isolée des nodules de *Mimosa pudica*, produit du HCN qui inhibe la croissance de *Sclerotinia sclerotiorum*, responsable de la pourriture blanche chez *Brassica campestris* (Chandra et al., 2007).

Les *Rhizobiums* produisent des chitinases connues pour hydrolyser la chitine, un composant majeur des parois cellulaires fongiques. (Das et al ., 2017)

Effet inhibiteur des souches de *Rhizobium* sur la croissance de *Fusarium oxysporum*, *Mycobacterium phaseolina* et *Sclerotinia sclerotiorum*. RS12 qui produit la chitinase (Smitha and Singh ., 2014) , effet attribué à la production de *Rhizobium* Chitinase, β -1,3- et β -1,4-glucanases (kumar et al ., 2016).

La production d'enzymes lytiques comme la protéases et les lipases, lysaient les parois cellulaires des bactéries et champignons pathogènes chez *Rhizobium* les enzymes mycolytiques d'*Ensifer meliloti* inhibent *Fusarium oxysporum* (kumar et al ., 2011 ; Ramadan et al ., 2016)

Le lipopolysaccharide sécrété par la souche G12 de *R. etli* (souche G12) induit une résistance des racines de pomme de terre à l'infection par le nématode à kyste de la pomme de terre *Globoderapallida* (Reitz et al ., 2000)

Chez *R. solanacearum* et *Erwinia chrysanthemi*, la synthèse d'IAA se produit avec l'expression du système de sécrétion de type III. et *A. tumefaciens* transfèrent des gènes codant pour l'ADN-T pour l'expression constitutive de l'AIA de générer tumeurs dans les plantes. (Volpiano et al ., 2019) (voire tableau 3)

Résistance systémique induite

R. etli, *R. leguminosarum* bv. *Phaseoli* et *R. leguminosarum* bv. *Trifolii* induisent une résistance chez les plantes en produisant des biostimulants, (Singh et al ., 2006). L'inoculation de haricots avec *R. etli* augmente la résistance à l'infection à *Pseudomonas syringae* *Phaseolicola* par l'accumulation ROS (Díaz-Valle and Alvarez-Venegas ., 2019).

Résistance systémique induite L'ISR permet à la plante d'activer défenses aériennes contre les agents pathogènes, appelée «priming» (Concha et al. 2006) , avec un signal mobile de la racine à la pousse (Pieterse et al ., 2014). L'ISR au virus de la mosaïque jaune du haricot chez la fève inoculés avec *R. leguminosarum* bv. *viceae* FBG05. ont montré une réduction de l'incidence de la maladie et une réduction de la concentration du virus (Elbadry et al ., 2006). *Rhizobium* produit des flavonoïdes inhibiteurs, tels que les phytoalexines médicarpine et glycérol contre les *Rhizobiums* ou d'autres organismes. (Mapope and Dokora., 2013).

Tableau 3 : Réponses de type ISR induites par inoculation de rhizobium sur légumineuse (Tonelli et al ., 2020)

Legume host	Rhizobial strain	Pathogen	Effects	Spatial separation between rhizobia and pathogen	Additional comments
<i>Pisum sativum</i> L.	<i>Rhizobium leguminosarum</i>	<i>Fusarium solani</i> f. sp. <i>pisi</i>	-Rot index per plant was diminished. -Phytoalexin production was increased.	No	-In vitro tests with <i>F. solani</i> f. sp. <i>pisi</i> and <i>R. leguminosarum</i> showed no direct antagonistic effects on solid medium.
<i>Vicia faba</i>	<i>Rhizobium leguminosarum</i>	<i>Botrytis fabae</i>	-Percentage of infection was reduced. -Phenolic compounds content was increased.	No	
<i>Cicer arietinum</i> L.	<i>Rhizobium</i> sp.	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>ciceris</i>	-Wilt incidence was reduced. -Peroxidase and polyphenol oxidase activity, expression of phenylalanine ammonia-lyase, chalcone synthase and isoflavone reductase genes, and accumulation of phenolic compounds were increased.	No	-In vitro tests with <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>ciceris</i> and <i>Rhizobium</i> sp. showed direct antagonistic effects on solid medium.
<i>Pisum sativum</i> L.	<i>Rhizobium leguminosarum</i>	<i>Orobanche crenata</i>	-Root infection by <i>O. crenata</i> was reduced. -Peroxidase and phenylalanine ammonia lyase activity were increased.	No	
<i>Cajanus cajan</i> L.	<i>Rhizobium</i> sp.	<i>Fusarium udum</i>	-Appearance of wilting symptoms was delayed. -Severity of disease was reduced. -Peroxidase, phenylalanine ammonia lyase and polyphenol oxidase activity was induced, and phenolic compounds content was increased.	Yes	-Production of lytic enzymes and fusaric acid by the pathogen were not affected by <i>Rhizobium</i> sp.
<i>Phaseolus vulgaris</i>	<i>Rhizobium leguminosarum</i>	<i>Xanthomonas axonopodis</i> pv <i>Phaseoli</i>	-Common bacterial blight was suppressed.	No	
<i>Arachis hypogaea</i> L.	<i>Bradyrhizobium</i> sp.	<i>Sclerotium rolfsii</i>	-Wilting incidence and severity were diminished. -Phenolic compounds content was increased.	Yes	- <i>Bradyrhizobium</i> sp. Nod factors participate in the systemic resistance against <i>S. rolfsii</i> .
<i>Phaseolus vulgaris</i>	<i>Rhizobium leguminosarum</i>	<i>Fusarium solani</i> f. sp. <i>phaseoli</i>	- <i>R. leguminosarum</i> suppressed Fusarium root rot and increased plant and root weight.	No	

<i>Medicago truncatula</i>	<i>Sinorhizobium meliloti</i>	<i>Erysiphe pisi</i>	-Less penetration of the fungus was observed.	No	-Elevated levels of free SA and SA-dependent marker gene expression upon pathogen infection.
<i>Pisum sativum</i>	<i>Rhizobium leguminosarum</i>		-Asexual spore formation was reduced.	No	
<i>Phaseolus vulgaris</i>	<i>Rhizobium etli</i>	<i>Pseudomonas syringae pv. phaseolicola</i>	-Disease symptomatology and pathogen colonization were diminished. -Accumulation of the superoxide anion (O ₂ ⁻) and a faster and stronger callose deposition were observed.	Yes	-Expression of defense related genes in plants treated with <i>R. etli</i> exhibited a pattern that is typical of the priming response. -Plants treated with <i>R. etli</i> developed a transgenerational defense memory.

Les références

- Abdi, N., Bargaz, A., Faghire, M., Bouraoui, M., Hemissi, I., L'taief, B., Sifi, B., (2017) . Rhizobial efficiency increases in Common bean supplied with sparingly soluble calcium-phosphorus. *Journal of Plant Nutrition* . 40(13): 1829-1841.
- Abdi . N , Labuschagne . M., Ullah . A, hemissi . I , Van Biljon . A, Hachana,A., Sifi.. B (2021) .Legume-rhizobia symbiosis under abiotic constraints: performance system .*Agrociencia*.55(2).
- Acosta-Jurado, S., et al. (2019).Sinorhizobium fredii HH103 nolR andnodD2 mutants gain capacity for infection thread invasion of Lotus japonicus Gifu and Lotus burttii. *Environ Microbiol* 21: 1718-1739.
- Acosta-Jurado .S , Fuentes-Romero .F , Ruiz-Sainz .J.-E , Janczarek . M ,Vinardell. J.-M. (2021) . Rhizobial Exopolysaccharides: Genetic Regulation of Their Synthesis and Relevance in Symbiosis with Legumes. *Molecular Sciences* . , 22,6233.
- Andrews, M., and Andrews, M.E. (2017).. Specificity inlegume-rhizobia symbioses. *Int J Mol Sci* 18: 705.
- Andrews, M., et al. (2018). Horizontal transfer of symbiosis genes with in and between *Rhizobial* genera: occurrence and importance. *Genes* 9:E321.
- Arora N, Kang S, Maheshwari D (2001). Isolation of siderophore producing strains of *Rhizobium meliloti* and their biocontrol potential against *Macrophomina phaseolina* that causes charcoal rot of groundnut. *Curr Sci* 81:673-677.
- Azani . N et al ., (2017) .New subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny *TAXON* 66 (1) • February 2017: 44-77.
- Baginsky, C et al (2015) .Genetic diversity of *Rhizobium* from nodulating beans grown in avariety of Mediterranean climate soils of Chile. *Arch. Microbiol.* 197, 419-429.

Barnett, M. J., et al. (2001). Nucleotide sequence and predicted functions of the entire *Sinorhizobium meliloti* pSymA megaplasmid. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 98, 9883e9888.

Basile L.A and Lepek. Y .C (2021). Legume-rhizobium dance: an agricultural tool that could be improved. , Microbial Biotechnology, 14(5) , 1897-1917.

Berrada .H and Fikri-Benbrahim . K (2014) . Taxonomy of the Rhizobia: Current Perspectives . British Microbiology Research Journal, 4(6): 616-639,

Bhattacharyya PN, Jha DK (2012). Plant growth-promoting Rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. World J Microbiol Biotechnol 28:1327-1350.

Boakye, E. Y., Lawson, I. Y. D., Danso, S. K. A., and Offei, S. K. (2016). Characterization and diversity of *Rhizobia* nodulating selected tree legumes in Ghana. Symbiosis 69, 89-99..

Bobik, C., Meilhoc, E., and Batut, J. (2006). FixJ: a major regulator of the oxygen limitation response and late symbiotic functions of *Sinorhizobium meliloti*. J. Bacteriol. 188, 4890-4902.

Boller, T., and Felix, G. (2009). A renaissance of elicitors: perception of microbe associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. Annu. Rev. Plant Biol. 64, 379-406.

Bonaldi, K., Gourion, B., Fardoux, J., Hannibal, L., Cartieaux, F., Boursot, M., et al.(2010) .Large-scale transposon mutagenesis of photosynthetic *Bradyrhizobium* sp. strain ORS278 reveals new genetic loci putatively important for nod-independent symbiosis with *Aeschynomene indica*. Mol Plant Microbe Interact 23: 760-770.

Bouhnik O ., et al (2019). *Ensifer fredii* symbiovar *vachelliae* nodulates endemic *Vachellia gummifera* in semiarid Moroccan areas. Syst Appl Microbiol 42(5):125999.

Breakspear, A ,et al (2014) . The roothair "infectome" of *Medicago truncatula* uncovers changes in cell cycle genes and reveals a requirement for auxin signaling in *Rhizobial* infection. *Plant Cell* 2014, 26, 4680-4701.

Brundrett MC. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol* 154:275-304.

Buhian WP and Bensmihen S (2018) . Mini-Review: Nod Factor Regulation of Phytohormone Signaling and Homeostasis During *Rhizobia*-Legume Symbiosis. *Front. Plant Sci.* 9:1247

Burén, S.; Rubio, L.M. (2017) . State of the art in eukaryotic nitrogenase engineering. *FEMS Microbiol. Lett.* 2017, 365.

Calatrava-Morales, N., McIntosh, M., & Soto, M. (2018) . Regulation mediated by N-Acyl Homoserine Lactone quorum sensing signals in the *Rhizobium*-Legume symbiosis. *Genes*, 9, 263.

Cerri, M. R., et al.(2012). *Medicago truncatula* ERN transcription factors: regulatory interplay with NSP1/NSP2 GRAS factors and expression dynamics throughout *Rhizobial* infection. *Plant Physiol.* 160, 2155-2172.

Chandra S, Choure K, Dubey RC, Maheshwari DK (2007) . *Rhizosphere* competent *Mesorhizobium loti* MP6 induces root hair curling, inhibits *Sclerotinia sclerotiorum* and enhances growth of India nmustard (*Brassicacampestris*). *Braz J Microbiol* 38:124-130 .

Chandra N, Jack, Katherine J, Wozniak, Stephanie S, Porter and Maren L, Friesen (2018) . *Rhizobia* Protect Their Legume Hosts Against Soil-Borne Microbial Antagonists in a Host-Genotype-Dependent Manner, *Rhizosphere*.

Charpentier, M., and Oldroyd, G.E. (2013). Nuclear calcium signaling in plants. *Plant Physiol.* 163: 496-503.

Charpentier, M.; et al(2016) Nuclear-Localized Cyclic Nucleotide-Gated Channels Mediate Symbiotic Calcium Oscillations. *Science* ,352, 1102-1105.

Chen T, Duan L, Zhou B, Yu H, Zhu H, Cao Y and Zhang Z (2017) . Interplay of Pathogen-Induced Defense Responses and Symbiotic Establishment in *Medicago truncatula*. *Frontier in Microbiology* 8:973.

Clúa .J , Roda . C , Zanetti. M . E and Blanco .F.A (2018) . Compatibility between Legumes and *Rhizobia* for the Establishment of a Successful Nitrogen-Fixing Symbiosis. *Journal genes* , 9, 125.

Concha. C and Doerner .P (2020) . The impact of the *Rhizobia*-legumesymbiosis on host root system architecture. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 71, No. 13 pp. 3902-3921, 2020.

Cui, H., Tsuda, K., and Parker, J. E. (2015). Effector-triggered immunity: from pathogen perception to robust defense. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66, 487-511.

Cutler SR, Rodriguez PL, Finkelstein RR, Abrams SR (2010) .Abscisicacid: Emergence of a core signaling network. *Annu Rev Plant Biol* 61: 651-679.

Damiani. I, Pauly .N, Puppo . A, Brouquisse . R and Boscari. A (2016) . Reactive Oxygen Species and Nitric Oxide Control Early Steps of the Legume - *Rhizobium* Symbiotic Interaction. *Frontier in Plant Science* . 7:454.

Das. K, Prasanna. R , Saxena .A.K (2017). *Rhizobia*: a potential biocontrol agent for soilborne fungal pathogens . *Folia Microbiol* 424.

Defez, R., Esposito, R., Angelini, C. and Bianco, C. (2016). Over production of indole-3-acetic acid in free-living *Rhizobia* induces transcriptional changes resembling those occurring in nodule bacteroids. *Mol Plant Microbe Interact* 29, 484-495.

Defez, R., Andreozzi, A., Romano, S., Pocsfalvi, G., Fiume, I., Esposito, R., Angelini, C. and Bianco, C. (2019) .Bacterial IAA-delivery into *medicago* root nodules triggers abalanced stimulation of C and N metabolism leading to abiomass increase. *Microorganisms* 7, 403.

Deshwal, V. K., Pandey, P., Kang, S. C., & Maheshwari, D. K. (2003). *Rhizobia* as a biological control agent against soil borne plant pathogenic fungi. *Indian Journal of Experimental Biology*, 41, 1160-1164 .

Díaz-Valle, A., and Alvarez-Venegas, R. (2019). Enhancement of pathogen resistance in common bean plants by inoculation with *Rhizobium etli*. *Front. Plant Sci.* 10:1317.

diCenzo, G. C., & Finan, T. M. (2017). The divided bacterial genome: Structure, function, and evolution. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 81(3). e00019-17 .

Dicenzo, G.C.; Zamani, M.; Checcucci, A.; Fondi, M.; Griffitts, J.S.; Finan, T.M.; Mengoni, A. (2019). Multidisciplinary approaches for studying *Rhizobium*-legume symbioses. *Can. J. Microbiol.* 65, 1-33.

Deshwal, V. K., Pandey, P., Kang, S. C., and Maheshwari, D. K. (2003). *Rhizobia* as a biological control agent against soil borne plant pathogenic fungi. *Indian J. Exp. Biol.* 41, 1160-1164.

Dong .W and Song .Y (2020). The Significance of Flavonoids in the Process of Biological Nitrogen Fixation. *Molecular Sciences* , 21, 5926.

Downie, J.A.; Kondorosi, E.(2021) .Why Should Nodule Cysteine-Rich (NCR) Peptides Be Absent From Nodules of Some Groups of Legumes but Essential for Symbiotic N-Fixation in Others? *Front. Agron.* 3, 654576.

Dwivedi S.L., et al (2015) .Chapter one advances in host plant and *Rhizobium* genomics to enhance symbiotic nitrogen fixation in grain legumes. *Advances in Agronomy* 129: 1-116.

Elbadry M, Taha R, EldougDoug K, Gamal-Eldin H (2006) . Induction of systemic resistance in faba bean (*Vicia faba* L.) to bean yellow mosaic potyvirus (BYMV) via seed bacterization with plant growth promoting Rhizobacteria. *J Plant Dis Protect* 113:247-251.

Emile .D., Michel . N., (2004) . Biologie végétale : association et interactions chez les plantes. Atlas.p4-6.

Ferguson, B. Jet al. (2010). Molecular analysis of legume nodule development and autoregulation. J. Integr. Plant Biol. 52, 61-76.

Ferguson, B. J., and Mathesius, U. (2014). Phytohormone regulation of legume *Rhizobia* interactions. J. Chem. Ecol. 40, 770-790.

Fowler D, et al (2013) .The global nitrogen cycle in the twenty-first century. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 368:20130164.

Fu .Q Z and Dong .X.(2013) .Systemic Acquired Resistance: Turning Local Infection into Global Defense .plant Biol. 2013.64:839-863 .

Gamas, P.; Brault, M.; Jardinaud, M.-F.; Frugier, F.(2017) .Cytokinins in Symbiotic Nodulation: When, Where, What For? Trends Plant Sci.2017, 22, 792-802.

Ge, Y. Y. et al. (2016) . Te type 3 efector NopL of *Sinorhizobium* sp. strain NGR234 is a mitogen-activated protein kinase substrate. J. Exp. Bot. 67, 2483-2494.

Genre, A., and Russo, G. (2016). Does a common pathway transduce symbiotic signals in plant microbe-interactions? Front. Plant Sci. 7, 9 .

Glyan'ko .A . K and Vasil'eva. G.G,(2010) . "Reactive oxygen and nitrogen species in legume-*Rhizobial* symbiosis: a review," Applied Biochemistry and Microbiology, vol. 46, no. 1, pp. 15-22 .

Gnat S, et al (2015) .Insight into the genomic diversity and relation ship of *Astragalus glycyphyllos* symbionts by RAPD, ERIC-PCR, and AFLP fingerprinting. J ApplGenetics.

Gomes .D.F (2019) . Regulation of hsnT, nodF and nodE genes in *Rhizobium tropici* CIAT 899 and theirroles in the synthesis of Nod factors and in the symbiosis . Microbiology ;165:990-1000.

Gopalakrishnan S, Sathya A, Vijayabharathi R, Varshney RK, Gowda CLL, Krishnamurthy L (2015) . Plant growth promoting *Rhizobia*: challenges and opportunities. 3. Biotech 5:355-377.

Gourion .B , Berrabah . F , Ratet. P , and Stacey. G , (2015) . "Rhizobium legume symbioses: The crucial role of plant immunity," Trends in Plant Science, vol. 20, no. 3, pp. 186-194 .Gourion et al (2016). How legumes recognize Rhizobia, Plant Signaling and Behavior, 11:2, e112039623.

Greenlon, A., et al. (2019) ..Global-level population genomics reveals differential effects of geography and phylogeny on horizontal gene transfer in soil bacteria. Proc Nat Acad Sci USA 116, 15200-15209.

Grobelak A, Hiller J (2017). Bacterial siderophore promote plant growth: screening of catechol and hydroxamate siderophores. Int J Phytoremediation 19:825-833.

Guan, D.; et al. (2013) .Rhizobial infection is associated with the development of peripheral vasculature in nodules of Medicago truncatula. Plant Physiol. 162, 107-115.

Hastwell AH, de Bang TC, Gresshoff PM, Ferguson BJ (2017) . CLE peptide-encoding gene families in Medicago truncatula and Lotus japonicus, compared with those of soybean, common bean and Arabidopsis. Sci Rep 7: 9384.

Hayes, F., and Kędzierska, B. (2014) . Regulating toxin-antitoxin expression: Controlled detonation of intracellular molecular timebombs. Toxins (Basel). 6, 337-358.

Herrbach, V., Chirinos, X., Rengel, D., Agbevenou, K., Vincent, R., Pateyron, S., et al. (2017). Nod factors potentiate auxin signaling for transcriptional regulation and lateral root formation in Medicago truncatula. Journal of experimental botany, 68, 569-583.

Herridge DF, Peoples MB, Boddey RM. (2008) . Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems. Plant Soil 311:1-18

Horváth, B.; et al (2015) .Loss of the nodule-specific cysteine rich peptide, NCR169, abolishes symbiotic nitrogen fixation in the Medicago truncatula dnf7 mutant. Proc. Natl. Acad. Sci. USA , 112, 15232-15237.

Imin .N, et al .,(2013). The peptide-encoding CEP1 gene modulates lateral root and nodule numbers in *Medicago truncatula* Journal of Experimental Botany, Vol. 64, No. 17, pp. 5395-5409, 2013.

Jamet A, et al (2003) Expression of the bacterial catalase genes during *Sinorhizobium meliloti*-*Medicago sativa* symbiosis and their crucial role during the infection process. Mol Plant Microbe Interact 16:217-225.

Janczarek, M.; Rachwał, K.; Marzec, A.; Grzadziel, J.; Palusińska-Szyszk, M.(2015) . Signal molecules and cell-surface components involved in early stages of the legume-Rhizobium interactions. Appl. Soil Ecol. , 85, 94-113.

Jones, J. D., and Dangl, J. L. (2006). The plant immune system. Nature 444, 323-329.

Jones, K. M., Kobayashi, H., Davies, B. W., Taga, M. E., & Walker, G. C. (2007). How Rhizobial symbionts invade plants: the *Sinorhizobium*-*Medicago* model. Nature Reviews Microbiology, 5(8), 619-633.

Karthik, C., Oves, M., Sathya, K., Sri Ramkumar, V., and Arulselvi, P. I. (2017). Isolation and characterization of multi-potential *Rhizobium* strain ND2 and its plant growth-promoting activities under Cr (VI) stress. Arch. Agron. Soil Sci. 63, 1058-1069.

Kawaharada, Y., et al. (2017). Differential regulation of the Epr3 receptor coordinates membrane-restricted *Rhizobial* colonization of root nodule primordia. Nat. Commun. 8:14534.

Kazan, K., and Lyons, R. (2014). Intervention of phytohormone pathways by pathogen effectors. Plant Cell, 26, 2285-2309..

Kelly, S., Sullivan, J. T., Kawaharada, Y., Radutoiu, S., Ronson, C. W., and Stougaard, J. (2018). Regulation of Nod factor biosynthesis by alternative NodD proteins at distinct stages of symbiosis provides additional compatibility scrutiny. Environmental microbiology, 20, 97-110.

Kelner, A., Leitão, N., Chabaud, M., Charpentier, M., & de Carvalho-Niebel, F. (2018). Dual color sensors for simultaneous analysis of calcium signal dynamics in the nuclear and cytoplasmic compartments of plant cells. *Frontiers in plant science*, 9, 245.

Kereszt, A., Mergaert, P., Montiel, J., Endre, G., and Kondorosi, E. (2018). Impact of plant peptides on symbiotic nodule development and functioning. *Front Plant Sci* 9: 1026.

Khokhani, D.; Carrera Carriel, C.; Vayla, S.; Irving, T.B.; Stonoha-Arther, C.; Keller, N.P.; Ané, J.M.(2021) .Deciphering the chitin code in plant symbiosis, defense, and microbial networks. *Annu. Rev. Microbiol.* 2021, 75, 583-607.

Kumar, H., Dubey, R. C., and Maheshwari, D. K. (2011). Effect of plant growth promoting *Rhizobia* on seed germination, growth promotion and suppression of *Fusarium* wilt of fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.). *Crop Protection*, 30(11), 1396-1403

.Kumar, P., Pandey, P., Dubey, R. C., & Maheshwari, D. K. (2016). Bacteria consortium optimization improves nutrient uptake, nodulation, disease suppression and growth of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) in both pot and field studies. *Rhizosphere*, 2, 13-23.

Lajudie PM, Young JPW (2016) .International Committee on Systematics of Prokaryotes, Subcommittee on the taxonomy of *Rhizobium* and *Agrobacterium*. Minutes of the meeting, Budapest, 25 August 2016. *Int J Syst Evol Microbiol* 2017;67:2485-2494.

Lajudie, P.M., et al (2019) . Minimal standards for the description of new genera and species of *Rhizobia* and agrobacteria. *Int J Syst Evol Microbiol* 69, 1852-1863.

Laplaze, L.; Lucas, M.; Champion, A. (2015) . *Rhizobia* root hair infection requires auxin signaling. *Trends Plant Sci.* 20, 332-334

Laporte P, et al (2014) . The CCAAT box binding transcription factor NF-YA1 controls *rhizobial* infection. J Exp Bot 2014; 65:481-94.

Laranjo, M., Alexandre, A., and Oliveira, S. (2014). Legume growth-promoting *Rhizobia*: an overview on the *Mesorhizobium* genus. Microbiol Res 169: 2-17.

Lebedeva M, Azarakhsh . M , Sadikova . D, Lutova . L. (2021) At the Root of Nodule Organogenesis: Conserved Regulatory Pathways Recruited by *Rhizobia*. Plants .Vol 10, 2654.

Ledbetter. R .N et al ., (2017) .The Electron Bifurcating FixABCX Protein Complex from *Azotobacter vinelandii*: Generation of Low-Potential Reducing Equivalentents for Nitrogenase Catalysis. Biochemistry. 2017 August 15; 56(32): 4177-4190 .

Lindström .K and Mousavi .S .A . (2019) Effectiveness of nitrogen fixation in *Rhizobia* , Microbial Biotechnology, 13, 1314-1335.

Lindström .K and Mousavi .S .A . (2020) noeM, a New Nodulation Gene Involved in the Biosynthesis of NodF actorswith an Open-Chain Oxidized Terminal Residue and in the Symbiosiswith *Mimosa pudica*. J Molecular Plant-Microbe Interactions Vol. 32, No. 12.

Ling . J (2013) .Plant nodulation inducers enhance horizontal gene transfer of *Azorhizobium caulinodans* symbiosis island . PNAS vol. 113 , no. 48 , 13875-13880.

Liu, C. W., and Murray, J. D. (2016). The role of flavonoids in nodulation host-range specificity: an update. Plants 5:E33.

Liu, J.; Bisseling, T. (2020) . Evolution of NIN and NIN-likeGenes in Relation to Nodule Symbiosis. Genes 11, 777.

Lobato-Marquez .D ,Diaz-Orejasand Francisco Garcia-delPortillo (2016) .Toxin-antitoxins and bacterial virulence . FEMS Microbiology Reviews, fuw022, 40, 2016, 592-609.

LPWG.(2017). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* , 66, 44-77 .

L'Taief, B., Sifi, B., Zamman-Allah, M., Drevon, J.J., Lachaal, M., (2007) . Effect of salinity on root-nodule conductance to the oxygen diffusion in the *Cicer arietinum*-*Mesorhizobium ciceri* symbiosis. *Plant Physiology* 164:1028-1036.

MacLean, A. M., Finan, T. M., and Sadowsky, M. J. (2007). Genomes of the symbiotic nitrogen- fixing bacteria of legumes. *Plant Physiol.* 144, 615-622.

Madsen, E.B., Madsen, L.H., Radutoiu, S., Olbryt, M., Rakwalska, M., Szczyglowski, K., et al. (2003) A receptor kinase gene of the LysM type is involved in legume perception of rhizobial signals. *Nature* 425: 637.

Maekawa T, Maekawa-Yoshikawa M, Takeda N, Imaizumi-Anraku H, Murooka Y, Hayashi M (2009) .Gibberellin controls the nodulation signaling pathway in *Lotus japonicus*. *The Plant Journal* 58, 183-194.

Mapope, N., and Dakora, F. D.(2013). Role of flavonoid and isoflavonoid molecules in symbiotic functioning and host-plant defense in the Leguminosae. Pages 33-48 in: *The Chemistry for Sustainable Development in Africa*. Gurib-Fakim, A., and Eloff, J., eds. Springer, Berlin .

Maróti G, Kondorosi É. (2014). Nitrogen-fixing *Rhizobium*-legume symbiosis: are polyploidy and host peptidegoverned symbiont differentiation general principles of endosymbiosis? *Front Microbiol.* 5: 326.

Martin, F.M., Uroz, S., and Barker, D.G. (2017). Ancestral alliances:Plant mutualistic symbioses with fungi and bacteria. *Science* 356: eaad4501.

Martínez-Romero, E. (2009). Coevolution in *Rhizobium*-legume symbiosis ? *DNA Cell Biol.* 28, 361-370.

Martínez-Viveros O, Jorquera MA, Crowley DE, Gajardo G, Mora ML (2010) . Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by Rhizobacteria. *J Soil Sci Plant Nutr* 10:293-319.

Masson-Boivin *et al.*, (2006). Microarray-Based detection and typing of the *Rhizobium* nodulation gene *nodC*: Potential of DNA arrays to diagnose biological functions of interest. *Applied Environmental Microbiology*. Vol 71.

Masson-Boivin, C.; Giraud, E.; Perret, X.; Batut, J. (2009). Establishing nitrogen-fixing symbiosis with legumes: How many *Rhizobium* recipes? *Trends Microbiol.*, 17, 10.

Masson-Boivin, C., Sachs, J. L. (2017). Symbiotic nitrogen fixation by *Rhizobia* - the roots of a success story.

Mendoza-Suárez, M. A., *et al.* (2020). Optimizing *Rhizobium*- legume symbioses by simultaneous measurement of *Rhizobial* competitiveness and N₂ fixation in nodules. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 117, 9822-9831.

Mens, C.; Li, D.; Haaima, L.E.; Gresshoff, P.M.; Ferguson, B.J. (2018). Local and systemic effect of cytokinins on soybean nodulation and regulation of their isopentenyl transferase (IPT) biosynthesis genes following *Rhizobia* inoculation. *Front. Plant Sci.* 2018, 9, 1150.

Mergaert, P., *et al.* (2006). Eukaryotic control on bacterial cell cycle and differentiation in the *Rhizobium*-legume symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 5230-5235

Mesa, S., Hauser, F., Friberg, M., Malaguti, E., Fischer, H.-M., and Hennecke, H. (2008). Comprehensive assessment of the regulons controlled by the FixLJ-FixK2-FixK1 cascade in *Bradyrhizobium japonicum*. *J Bacteriol* 190:6568-6579.

Meyer, S.E., Hoorde, K.V., Vekeman, B., Braeckman, T., Willems, A. (2011). Genetic diversity of *Rhizobia* associated with indigenous legumes in different regions of Flanders (Belgium). *Soil Biology and Biochemistry* 43, 2384-2396.

Miché, L., *et al.* (2010). Diversity analyses of *Aeschynomene* symbionts in tropical Africa and central America reveal that nod-independent stem nodulation is not restricted to photosynthetic *bradyrhizobia*. *Symbiosis*, 12, 2152-2164.

Miri M, Janakirama P, Huebert T, Ross L, McDowell T, Orosz K, Markmann K, Szczyglowski K (2019). Inside out: root cortex-localized LHK1 cytokinin receptor limits epidermal infection of *Lotus japonicus* roots by *Mesorhizobium loti*. *New Phytol* 222(3):1523-1537.

Miwa, H. and Okazaki, S (2017) . How effector promote beneficial interactions. *Curr. Opin. Plant Biol.* 38, 148-154 .

Montiel, J., et al. (2017). Morphotype of bacteroids in different legumes correlates with the number and type of symbiotic NCR peptides. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 114, 5041-5046.

Mortier, V., Holsters, M., and Goormachtig, S. (2012). Never too many? How legumes control nodule numbers. *Plant Cell Environ.* 35, 245-258.

Moulin, L., et al. (2014). Complete Genome sequence of *Burkholderia phymatum* STM815(T), a broad host range and efficient nitrogen-fixing symbiont of *Mimosa* species. *Standards in Genomic Sciences*, 9(3), 763e774.

Mousavi, S.A. (2016) . Revised taxonomy of the family Rhizobiaceae, and phylogeny of mesorhizobia nodulating *Glycyrrhiza* spp. *Dissertationes Schola Doctoralis Scientiae Circumiectalis, Alimentariae, Biologicae.*

Mus . F et al., (2016). "Symbiotic nitrogen fixation and the challenges to its extension to non legumes," *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 82, no. 13, pp.3698-3710 .

Nadzieja, M., Kelly, S., Stougard, J., and Reid, D. (2018). Epidermal auxin biosynthesis facilitates *Rhizobial* infection thread elongation in root hairs of *Medicago truncatula*. *Plant J.* 95, 101-111.

Nascimento FX, Rossi MJ and Glick BR (2018) . Ethylene and 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) in Plant-Bacterial Interactions. *Frontier in Plant Science* . 9:114.

Nelson . M . S and Sadowsky. M .J (2015) . Secretion systems and signal exchange between nitrogen-fixing *Rhizobia* and legumes. *Frontier in Plant Science* 6:491.

Newton and Dilworth(2011).Assays of Nitrogenase ReactionProducts. Springprotocol .105-127.

Nishad . R, Ahmed .T, Rahman . V .J and Kareem . A (2020). Modulation of Plant Defense System in Response to Microbial Interactions. Frontier in Microbiology . 11:1298.

Nishida . H ., et al (2021).Different DNA-binding specificities of NLP and NIN transcription factors underlie nitrate-induced control of root nodulation. THE PLANT CELL 2340-2359.

Oldroyd, G.E., Murray, J.D., Poole, P.S., and Downie, J.A. (2011). The rules of engagement in the legume-*Rhizobial* symbiosis. Annu. Rev. Genet. 45: 119-144.

Oldroyd GED, Leyser O (2020). A plant's diet, surviving in a variable nutrient environment. Science 368: eaba0196 .

Okazaki, S., et al. (2010). Identification and functional analysis of type 3 effector proteins in *Mesorhizobium loti*. Mol Plant-Microbe Interact23: 223-234.

Okubo, T.; Fukushima, S.; Minamisawa, K. (2012) .Evolution of *Bradyrhizobium-Aeschynomene* mutualism: Living testimony of the ancient world or highly evolved state? Plant Cell Physiol. 2012, 53, 2000-2007.

Oufdou. K .,et al. (2016) .Symbiotic Rhizobacteria for Improving of the Agronomic Effectiveness of Phosphate Fertilizers .Procedia Engineering 138 (2016) 325 - 331

Page, R., and Peti, W. (2016) .Toxin-antitoxin systems in bacterial growth arrest and persistence. Nature Chem Biol12: 2018-2214.

Palacios, O. A., Bashan, Y., and de-Bashan, L. E. (2014). Proven and potential involvement of vitamins in interactions of plants with plant growth-promoting bacteria—an overview. Biol. Fertil. Soils 50, 415-432.

Patil .A , Kale .A , Ajane .G , Sheikh .R , and Patil. S (2017). Plant Growth-Promoting *Rhizobium*: Mechanisms and Biotechnological Prospective . Springer International Publishing.

Peix A, Ramírez-Bahena MH, Velázquez E, Eulogio & Bedmar J, Bedmar EJ. (2015) Bacterial associations with legumes. *CRC Crit Rev Plant Sci.* 34: 1-3.

Pieterse CMJ, Zamioudis C, Berendsen RL, Weller DM, VanWees SCM, Bakker PAHM (2014) .Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annu Rev Phytopathol* 52:347-375.

Pii, Y.; Molesini, B.; Pandolfini, T (2013) . The involvement of *Medicago truncatula* non-specific lipid transfer protein N5 in the control of *Rhizobial* infection. *Plant Signal. Behav.* 8, e24836.

Plet, J., et al. (2011). MtCRE1-dependent cytokinin signaling integrates bacterial and plant cues to coordinate symbiotic nodule organogenesis in *Medicago truncatula*. *Plant J.* 65, 622-633.

Prescott LM, Harley JP, Klein DA, Claire-Michèle BC, Dusart J (2007). *Microbiologie*, chapitre 22. Les bactéries. Les protéobactéries. Ed. De Boeck Université. ;492.

Price, P.A., Tanner, H.R., Dillon, B.A., Shabab, M., Walker, G.C., and Griffitts, J.S. (2015). *Rhizobial* peptidase HrrP cleaves host-encoded signaling peptides and mediates symbiotic compatibility. *Proc Natl Acad Sci USA* 112: 15244-15249.

Puppo .A , Pauly. N, Boscardi . A, Mandon. K, and Brouquisse .R (2013). Hydrogen Peroxide and Nitric Oxide: Key Regulators of the Legume–*Rhizobium* and Mycorrhizal Symbioses . *ANTIOXIDANTS AND REDOX SIGNALING* Volume 18, Number 16, 2013 .

Qiao .Z, Pingault L, Nourbakhsh-Rey. M and Libault .M (2016). Comprehensive Comparative Genomic and Transcriptomic Analyses of the Legume Genes Controlling the Nodulation Process. *Frontier in Plant Science*, 7:34.

Quelas, J.I., Mesa, S., Mongiardini, E.J., Jendrossek, D., and Lodeiro, A.R. (2016) . Regulation of polyhydroxybutyrate synthesis in the soil bacterium *Bradyrhizobium diazoefficiens*. *Appl Environ Microbiol* 82: 4299-4308.

Quilbé .J and Arrighi .J (2021) . NSP2, a key symbiotic regulator in the spotlight . Journal of Experimental Botany, Vol. 72, No. 4 pp. 959-963.

Rachwał, K.; Matczyńska, E.; Janczarek, M. (2015) . Transcriptome profiling of a *Rhizobium leguminosarum* bv. *Trifolii* rosR mutant reveals the role of the transcriptional regulator RosR in motility, synthesis of cell-surface components, and other cellular processes. BMC Genom. 16, 1111.

Rae, A. E., Rolland, V., White, R. G., and Mathesius, U. (2021). New methods for confocal imaging of infection threads in crop and model legumes. Plant Methods 17:24 .

Ramadan. E.M , AbdelHafez .A.A , Hassan.E.A and Saber.F.M (2016) . Plant growth promoting rhizobacteria and their potential for biocontrol of phytopathogens. African Journal of Microbiology Research. . 10(15), pp. 486-504.

Reeve W, et al ., (2010). Complete genome sequence of the Medicago microsymbiont Ensifer (*Sinorhizobium*) medicae strain WSM419. Stand Genomic Sci. 28, 2(1):77-86.

Reid DE, Heckmann AB, Novak O, Kelly S, Stougaard J (2016) .Cytokinin oxidase/Dehydrogenase3 maintains cytokinin homeostasis during root and nodule development in *Lotus japonicus*. Plant Physiol 170: 1060-1074.

Reitz. M, Rudolph . K, Schröder . I, Hoffmann-Hergarten . S, Hallmann . J, Sikora . R (2000). Lipopolysaccharides of *Rhizobium etli* strain G12 act in potato roots as an inducing agent of systemic resistance to infection by the cyst nematode *Globodera pallida*. Appl Environ Microbiol 66:3515-3518.

Remigi P, Zhu J, Young JPW, Masson-Boivin C(2016) . Symbiosis with in symbiosis: evolving nitrogen-fixing legume symbionts. Trends in Microbiology24: 63-75.

Reyes-González, A., Talbi, C., Rodríguez, S., Rivera, P., Zamorano-Sánchez, D., and Girard, L. (2016). Expanding the regulatory network that controls nitrogen fixation in *Sinorhizobium meliloti*: elucidating the role of the two-component system hFixL-FxkR. Microbiology 162, 979-988.

Rípodas C, Clua J, Battaglia M, Baudin M, Niebel A, Zanetti ME, Blanco F.(2014). Transcriptional regulators of legume-Rhizobia symbiosis: Nuclear Factors Ys and GRAS are two for tango. *Plant Signaling and Behavior* 9: e28847.

Robert-Seilaniantz. A, Grant . M, Jones . JD (2011). Hormone crosstalk in plant disease and defense: More than just jasmonate-salicylate antagonism. *Annu Rev Phytopathol* 49: 317-343.

Roche, P.; Maillet, F.; Plazanet, C.; Debelle, F.; Ferro, M.; Truchet, G.; Promé, J.-C.; Dénarié, J.(1996) .The common nod ABC genes of *Rhizobium meliloti* are host-range determinants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 93, 15305-15310.

Rodríguez-Haas, et al .,(2013) . Iron distribution through the developmental stages of *Medicago truncatula* nodules. The Royal Society of Chemistry.

Rodríguez S, et al (2020) A Novel OmpR-Type Response Regulator Controls Multiple Stages of the *Rhizobium etli* - *Phaseolus vulgaris* N₂-Fixing Symbiosis. *Front. Microbiol.* 11:615775.

Rogel, M.A., Ormeno-Orrillo, E., and Romero, E.M. (2011). Symbiovars in *Rhizobia* reflect bacterial adaptation to legumes. *Syst Appl Microbiol* 34: 96-104.

Roy .S ., et al (2020) . Celebrating 20 Years of Genetic Discoveries in Legume Nodulation and Symbiotic Nitrogen Fixation . *The Plant Cell*, Vol. 32: 15-41

Rubio, L. M., & Ludden, P. W. (2008). Biosynthesis of the iron-molybdenum cofactor of nitrogenase. *Annual Review of Microbiology*, 62, 93-111 .

Sakrouhi .I (2017). Caractérisation physiologique et taxonomique des *Rhizobiums* nodulant *Acacia* isolés des dunes de Merzouga et étude transcriptomique d'une souche modèle de la collection.

Saoudi M., (2008). Les bactéries nodulant les légumineuses (B.N.LP)- caractérisation des bactéries associées aux nodules de la légumineuse *Astragalus armatus*. Mémoire de magister en génomique et techniques avancées des végétaux. Université Mentouri. Constantine.

Sasaki, T., Suzaki, T., Soyano, T., Kojima, M., Sakakibara, H., and Kawaguchi, M. (2014). Shoot-derived cytokinins systemically regulate root nodulation. *Nat.*

Commun. 5, 1-9.

[Schiessl K, et al. \(2019\)](#) . NODULE INCEPTION recruits the lateral root developmental program for symbiotic nodule organogenesis in *Medicago truncatula*. *Current Biology* 29, 3657-3668.e5 .

[Schmeisser, C., et al. \(2009\)](#). *Rhizobium* sp. strain NGR234 possesses a remarkable number of secretion systems. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(12), 4035e4045.

[Sebihi F \(2008\)](#) . Les Bactéries Nodulant les Légumineuses (B.N.L) : caractérisation des bactéries associées aux nodules de la Légumineuse Fourragère, *Hedysarum perrauderianum*. Thèse pour l'obtention de Magister en Génétique et Amélioration des plantes. Université Mentouri de Constantine, Pp. 6-7-15-16-28.

[Selami N. \(2015\)](#) . Etude des Associations Symbiotiques de *Retamamonosperma* : Approches Morphologique, Anatomique et Ultra-structurale, Caractérisation Moléculaire des Isolats. Thèse de Doctorat, Biotechnologie Végétale. Université d'Oran, Pp. 5-7-8

[Senthil, K., M, Lakshmi, K. S., and Annapurna, K. \(2017\)](#). Exopolysaccharide from *Rhizobia*: Production and Role in Symbiosis . *Rhizobium Biology and Biotechnology*. 50: 257-292.

[Serova, T.A.; Tsyganov, V.E. \(2014\)](#) .Symbiotic nodule senescence in legumes: Molecular-genetic and cellular aspects (review). *Agric. Biol.* 5, 3-15.

[Shi J, et al. \(2021\)](#). A phosphate starvation response-centered network regulates mycorrhizal symbiosis. *Cell* 184: 5527-5540

[Singh RK, Mishra RPN, Jaiswal HK et al \(2006\)](#). Isolation and identification of natural endophytic *Rhizobia* from rice (*Oryzasativa* L.) throughrDNA PCR-RFLP and sequence analysis. *Curr Microbiol* 52:345-349.

[Sobala, A., and Hutwagner, G. \(2011\)](#).Transfer RNA-derived fragments:origins, processing, and functions. *Wiley Interdiscip. Rev. RNA* 2, 853-862.

[Songwattana .P et al \(2017\)](#) . Type 3 Secretion System (T3SS) of *Bradyrhizobium* sp. *DOA9* and Its Roles in Legume Symbiosis and Rice Endophytic Association. *Front. Microbiol*, 8, 1810.

[Smit, P. et al. \(2005\)](#) . NSP1 of the GRAS protein family is essential for *Rhizobial* Nod factor-induced transcription. *Science*. 308(5729), 1789-1791.

[Smitha M, Singh R \(2014\)](#) . Biocontrol of phytopathogenic fungi using mycolytic enzymes produced by rhizospheric bacteria of *Cicerarietinum*. *Indian J Agric Biochem* 27:215-218 .

[Soyano T, Shimoda Y, Kawaguchi M, Hayashi M.\(2019\)](#) . A shared gene drives lateral root development and root nodule symbiosis pathways in *Lotus*. *Science* 366, 1021-1023.

[Staelin .C, Krishnan .H B \(2015\)](#) .Nodulation outer proteins: double-edged swords of symbiotic *Rhizobia* . *Biochem. J.* 470, 263-274.

[Stagnari, F., Maggio, A., Galieni, A. and Pisante, M.\(2017\)](#) . Multiple benefits of legumes for agriculture sustainability: an overview. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture* 4(2):1-13.

[Stambulka , U.Y , Bayliak .M.M, and Lushchak .V.I \(2018\)](#) . Chromium(VI) Toxicity in Legume Plants: Modulation Effects of Rhizobial Symbiosis . *BioMed Research International* Volume 8031213.

[Sugawara M, et al \(2018\)](#) Variation in bradyrhizobial NopP effector determines symbiotic incompatibility with Rj2-soybeans via effector-triggered immunity. *Nat Commun* 2018;9:3139.

[Suzaki, T., Yoro, E., and Kawaguchi, M. \(2015\)](#). Leguminous plants: inventors of root nodules to accommodate symbiotic bacteria. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* 316, 111-158.

[Tampakaki, A.P., Fotiadis, C.T., Ntatsi, G., Savvas, D. \(2017\)](#). Phylogenetic multilocus sequence analysis of indigenous slow-growing *Rhizobia* nodulating cowpea (*Vigna unguiculata* L.) in Greece. *Syst. Appl. Microbiol.* 40(3), 179-89.

Terpolilli J, O'Hara GW, Tiwari RP, Dilworth MJ, Howieson JG (2008) .The model legume *Medicago truncatula* A17 is poorly matched for N₂ fixation with the sequenced microsymbiont *Sinorhizobium meliloti* 1021. *New Phytol* 179:62-66.

Teulet, A., et al. (2019). The Rhizobial type III effector ErnA confers the ability to form nodules in legumes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 116, 21758-21768.

Tonelli T .M , Figueredo M.S ,Rodríguez .J, Fabra . A and Ibañez.F . (2020) Induced systemic resistance -like responses elicited by *Rhizobia* . *Plant Soil*,

Torres-Quesada, O., Oruezabal, R.I., Peregrina, A., Jofre, E., Lloret, J., Rivilla, R., et al. (2010). The *Sinorhizobium meliloti* RNA chaperon Hfq influences central carbon metabolism and the symbiotic interaction with alfalfa. *BMC Microbiol* 10: 71.

Torres, M. J., Hidalgo-García, A., Bedmar, E. J., & Delgado, M. J. (2013). Function analysis of the copy 1 of the fixNOQP operon of *Ensifer melilot* under free-living micro-oxic and symbiotic conditions. *Journal of Applied Microbiology*, 114(6), 1772 .

Tzec-Gamboa .M , Solorio-Sánchez .F , Fiebrig .I , TorresCalzada . C , Peña-Cabriales .J.J and Ortiz-Vázquez .E (2020) . Biochemical and Molecular Characterization of Native *Rhizobia* Nodulating *Leucaena leucocephala* with Potential Use as Bioinoculants in Yucatan, Mexico *Chiang Mai J. Sci.* 47(1) : 1-15.

Udvardi, M., and Poole, P.S. (2013). Transport and metabolism in legume-rhizobia symbioses. *Annu. Rev. Plant Biol.* 64: 781-805.

Van de Velde W, et al.(2010) .Plant peptides govern terminal differentiation of bacteria in symbiosis. *Science* . 327:1122-1126.

Vargas .L .K , Volpiano .C .G , Lisboa .B . B , Giongo .A , Beneduzi .A and Passaglia .L .M . P (2017) .Potential of *Rhizobia* as Plant Growth Promoting Rhizobacteria. *Springer International Publishing* vol 21-14 .

Veliz-Vallejos .D. F , Kawasaki .A and Mathesius.U .(2020) The Presence of Plant-Associated Bacteria Alters Responses to N-acyl Homoserine Lactone

Quorum Sensing Signals that Modulate Nodulation in *Medicago Truncatula*. *Plants*, 9, 777

Vetrovsky´ T, Baldrian P (2013) The variability of the 16S rRNA gene in bacterial genomes and its consequences for bacterial community analyses. *PLoS One* 8(2):e57923.

Vincent JM (1970) .A Manual for the Practical Study of Root Nodule Bacteria. IBP handbook, no. 15. Blackwell Scientific Publications, Ltd., Oxford, England.

Volpiano C.G , et al (2019) . *Rhizobia* for Biological Control of Plant Diseases .Springer Nature Singapore Pte Ltd. 978-981-13-8495-0_14.

Wang .Y.;Chen, S.; Yu,O (2011) .Metabolic engineering of flavonoids in plants and microorganisms. *Appl .Microbio lBiotechnol.* 91, 949-956.

Wang, Q., Liu, J., Li, H., Yang, S., K € orm And oczi, P., Kereszt, A., and Zhu, H. (2017) . Nodule-specific cysteine-rich peptides negatively regulate nitrogen-fixing symbiosis in astrain-specific manner in *Medicago truncatula*. *Mol Plant Microbe Interact* 31: 240-248.

Wang . Y and Bouwmeester .H (2018) .Structural diversity in the strigolactones .*Journal Experimental Botany*.

Wang .Q , Liu . J and Zhu .H (2018) . Genetic and Molecular Mechanisms Underlying Symbiotic Specificity in Legume-*Rhizobium* Interactions . *Frontier in Plant Science* 9:313.

Wang, E.T.; Young, J.P.W.(2019). *Symbiosis Genes: Organisation and Diversity. In Ecology and Evolution of Rhizobia*; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, pp. 123-144.

Wanke, A.; Malisic, M.; Wawra, S.; Zuccaro, A. (2021). Unraveling the sugar code: The role of microbial extracellular glycans in plant-microbe interactions. *J. Exp. Bot.* 2021, 72, 15-35.

Xiao, T.T., et al (2014). Fate map of *Medicago truncatula* root nodules. *Development* 141:3517-3528.

Xin, D.-W.; Liao, S.; Xie, Z.-P.; Hann, D.R.; Steinle, L.; Boller, T.; Staehelin, C. (2012) Functional Analysis of NopM, a Novel E3 Ubiquitin Ligase (NEL) Domain Effector of *Rhizobium* sp. Strain NGR234. *PLoS Pathog.* 8, e1002707 .

Yamaguchi, Y.L.; Ishida, T.; Sawa, S.(2016) . CLE Peptides and Their Signaling Pathways in Plant Development. *J. Exp. Bot.* 67,4813-4826.

Yang, S., Wang, Q., Fedorova, E., Liu, J., Qin, Q., and Zheng, Q. (2017). Microsymbiont discrimination mediated by a host-secreted peptide in *Medicago truncatula*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 6848-6853.

Yang, J., Lan, L., Jin, Y., Yu, N., Wang, D., and Wang E.(2022). Mechanisms underlying legume-*Rhizobium* symbioses. *J. Integr. Plant Biol.* 64: 244-267.

Yasuda, M. et al (2016). Efector-triggered immunity determines host genotype-specific incompatibility in legume-*Rhizobium* symbiosis. *Plant Cell Physiol.* 57, 1791-1800 .

Zakhia, F. & de Lajudie, P.(2001). Taxonomy of *Rhizobia*. *Agronomie* 21: 569-576..

Zakhia, F., Jeder, H., Domergue, O., Willems, A., Cleyet-Marel, J.-C., Gillis, M., de Lajudie, P. (2004). Characterisation of Wild Legume Nodulating Bacteria (LNB) in the infra-arid zone of Tunisia. *Systematic and Applied Microbiology*, 27(3), 380-395.

Zamioudis C, Pieterse CMJ (2012). Modulation of host immunity by beneficial microbes. *Mol Plant Microbe Interact* 25:139-150 .

Zamorano-Sánchez, D., Reyes-González, A., Gómez-Hernández, N., Rivera, P., Georgellis, D., and Girard, L. (2012). FxKR provides the missing link in the fixL-fixK signal transduction cascade in *Rhizobium etli* CFN42. *Mol. Plant Microbe Interact.* 25, 1506-1517.

Zipfel, C., et al. (2004). Bacterial disease resistance in *Arabidopsis* through flagellin perception. *Nature*428, 764-767.

Zipfel, C. and Oldroyd, G.E. (2017). Plant signalling insymbiosis and immunity. *Nature* 543, 328-336.

Zhou . S , Zhang . C , Huang . Y , Chen . Yuan, S.; Zhou, X. (2021) Characteristics and Research Progress of Legume Nodule Senescence. *Plants* , 10, 1103.

Résumé

La symbiose entre légumineuses et *Rhizobium* plantes s'établit grâce à la disponibilité limitée d'azote dans le sol, symbiose est initiée par une signalisation entre les partenaires, qui active des divisions des cellules distales dans le cortex de la racine et aboutit à la formation des nodules. Processus régulé par des molécules qui comprennent des flavonoïdes Au cours de ces étapes de l'interaction, de nouveaux compartiments cellulaires et des programmes de développement sont activés. Les symbiotes utilisent des effecteurs T3SS pour moduler la réponse immunitaire de la plante et supprimer l'immunité déclenchée par le MAMP. Les phytohormones contrôlent la croissance et le développement des plantes. Dans cette revue, nous discutons les interactions moléculaire entre les *Rhizobium* et légumineuse et la production de composés favorisant la croissance des plantes, la dégradation des composés qui ont un impact sur la croissance des plantes.

Les mots clés : Symbiose, *Rhizobium*, Légumineuse, les gènes *nif*, le facteur Nod.

Abstract

Symbiosis between legumes and *Rhizobium* plants is established by the limited availability of nitrogen in the soil, symbiosis is initiated by signaling between the partners, which activates distal cell divisions in the root cortex and results in the formation nodule. Process regulated by molecules that include flavonoids During these stages of the interaction, new cellular compartments and developmental programs are activated. The symbionts use T3SS effectors to modulate the plant's immune response and suppress the immunity triggered by MAMP. Phytohormones control the growth and development of plants.

In this review, we discuss the molecular interactions between *Rhizobia* and legumes and the production of plant growth-promoting compounds, the degradation of compounds that impact plant growth.

Key words: Symbiosis, *Rhizobium*, Leguminosae, Molecular, Nod factor.

ملخص

يتم إنشاء التكافل بين البقوليات ونباتات *Rhizobium* من خلال التوافر المحدود للنيتروجين في التربة ، ويبدأ التكافل عن طريق إرسال إشارات بين الشركاء ، مما ينشط انقسامات الخلايا البعيدة في قشرة الجذر وينتج عن تكوين كتل. عملية تنظمها جزيئات تحتوي على مركبات الفلافونويد أثناء هذه المراحل من التفاعل ، يتم تنشيط الأجزاء الخلوية الجديدة والبرامج التنموية. يستخدم المتعايشون مؤثرات T3SS لتعديل الاستجابة المناعية للنبات وقمع المناعة التي يسببها MAMP. تتحكم الهرمونات النباتية في نمو وتطور النباتات. في هذه المراجعة ، نناقش التفاعلات الجزيئية بين *Rhizobia* والبقوليات وإنتاج المركبات المعززة لنمو النبات ، وتحلل المركبات التي تؤثر على نمو النبات.