



Les symbioses fixatrices d'azote: types et régulateurs transcriptionnels de la nodulation

Issa DIEDHIOU^{1,2,3,4*}, Abdala G. DIEDHIOU^{1,2,3,4} and Diaga DIOUF^{1,3,4}

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

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

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

⁴Centre d'Excellence Africain en Agriculture pour la Sécurité Alimentaire et Nutritionnelle, Université Cheikh Anta Diop, Dakar, Fann, Sénégal.

*Auteur correspondant ; E-mail: diedhiouissa@yahoo.fr ; Tel : +221 77 418 07 15

Received: 17-11-2021

Accepted: 15-04-2022

Published: 30-04-2022

RESUME

Les symbioses fixatrices d'azote sont des interactions à bénéfice réciproque entre certaines espèces végétales (légumineuses et plantes actinorhiziennes principalement) et des microorganismes du sol (rhizobium ou *Frankia*). Ces symbioses contribuent de façon considérable à la nutrition azotée de ces plantes et donc à leur développement particulièrement sur les sols pauvres en azote. L'établissement de ces symbioses démarre par un dialogue moléculaire, puis par la formation de structures appelées nodules ou nodosités, siège des échanges entre les deux partenaires (plante et bactérie). La formation et le développement de nodules requièrent la médiation de gènes spécifiques parmi lesquels figurent les régulateurs transcriptionnels (facteurs de transcription et microARN). Des facteurs de transcription dont CYCLOPS, NSP1 et NSP2, communs entre les symbioses rhizobium/légumineuse et *Frankia*/plante actinorhizienne ont été caractérisés à différents stades du développement du nodule. Ils interagissent avec les protéines DELLA pour induire l'expression du gène NIN, nécessaire à l'initiation de l'infection. Ces facteurs de transcription sont régulés par divers microARN. Cette revue résume les types de symbioses fixatrices d'azote et les récentes avancées sur les régulateurs transcriptionnels impliqués dans les étapes de pré-infection, d'infection et d'organogenèse du nodule. Pour ce faire, nous avons collecté et analysé des données pertinentes de la littérature sur des études moléculaires et cellulaires des symbioses fixatrices d'azote.

© 2022 International Formulae Group. All rights reserved.

Mots clés: Facteurs de transcription, microARNs, Rhizobium, *Frankia*, Légumineuses, Plantes actinorhiziennes

Nitrogen-fixing symbioses: types and transcriptional regulators of nodulation

ABSTRACT

Nitrogen-fixing symbioses are mutualistic interactions between plant (mainly leguminous and actinorhizal plants) and soil microorganisms (Rhizobium and *Frankia*). These interactions can potentially reduce the use of chemical fertilizers in agriculture because they enable many plant species to survive in different marginal lands and overcome the nitrogen deficiency. The establishment of those nitrogen-fixing symbioses results in the formation of structures called nodular roots. The formation and development of the nodules require the mediation of specific genes, including transcriptional regulators (transcription factors and

microRNA). Transcription factors (TF) including CYCLOPS, NSP1 and NSP2 which are common between actinorhizal and leguminous symbioses have been characterized at different stages of nodule development. They interact with DELLA proteins to induce NIN transcription factor. These TF are regulated by several microRNA. This review summarizes the types of nitrogen-fixing symbioses and recent advances in the biological function of transcriptional regulators during the pre-infection, infection and organogenesis stages of the nodule. To do so, we collected and analysed relevant literature data on molecular and cellular studies of nitrogen fixing symbioses.

© 2022 International Formulae Group. All rights reserved.

Keywords: Transcription factors, microRNA, Rhizobium, *Frankia*, legumes, Actinorhizal plants.

INTRODUCTION

Les légumineuses et les plantes actinorhiziennes établissent des symbioses fixatrices d'azote avec respectivement des bactéries du sol communément appelées rhizobiums et des actinobactéries du genre *Frankia*. L'établissement de la symbiose aboutit à la formation d'un organe appelé nodule ou nodosité, qui est le site de fixation de l'azote atmosphérique par la bactérie symbiote. Ces interactions permettent à ces espèces végétales de se développer sur des sols pauvres en azote minéral.

A ce jour, il est établi que les nodosités racinaires fixatrices d'azote sont limitées au clade FaFaCuRo (*Fabales*, *Fagales*, *Cucurbitales* et *Rosales*) (Werner et al., 2014 ; Granqvist et al., 2015). Ces interactions symbiotiques ont le potentiel de réduire l'utilisation des engrais chimiques en agriculture, et par conséquent présentent un intérêt économique, social et environnemental. C'est ainsi que de nombreuses études ont été réalisées pour améliorer la compréhension des bases moléculaires qui contrôlent les symbioses fixatrices d'azote (Genre et Russo, 2016 ; Hocher et al., 2019). Ces études ont permis la découverte de signaux symbiotiques clés appelés facteurs NOD (FN), produits par les bactéries du genre rhizobium en réponse à la sécrétion de flavonoïdes par les légumineuses (Tohge et al., 2018). Ces facteurs NOD sont de nature Lipo-ChitoooligoSaccharide (LCO) (Sergeevich et al., 2015). Il a également été noté par Persson et al. (2015) que les LCO sont aussi produits par les bactéries *Frankia*. Récemment, Cissoko et al. (2018) ont caractérisé deux facteurs de signalisation responsables de la reconnaissance spécifique entre *Casuarina glauca* et *Frankia*. Il s'agit du facteur de déformation des poils radiculaires (CgRHDF) et du facteur d'activation du gène *NIN* (CgNINA). Le

premier facteur est impliqué dans la déformation caractéristique des poils absorbants des plantes de *C. glauca* infectées par *Frankia*. Le second est capable d'induire l'expression de *CgNIN*, un gène symbiotique exprimé au cours des étapes de pré-infection. Cependant, ces facteurs présentent des différences structurelles par rapport aux facteurs NOD rhizobiens et aux myc-LCO mycorrhiziens (Cissoko et al., 2018 ; Hocher et al., 2019).

Le LCO est perçu par un récepteur codant une lysine (LysM) puis active une voie de signalisation appelée Voie de Signalisation Symbiotique Commune (VSSC). Cette voie est conservée chez les symbioses actinorhiziennes, légumineuses, non légumineuses et mycorrhiziennes (Oldroyd, 2013 ; Barker et al., 2017 ; Hocher et al., 2019). C'est en aval de VSSC que les facteurs de transcription (FT) contrôlent le signal de nodulation (Cerri et al., 2017).

Chez les légumineuses, de nombreux mutants ont été identifiés avec des phénotypes correspondant à l'infection rhizobienne et à l'organogenèse nodulaire (Gaudio-Pedraza et al., 2016). L'analyse de ces mutants a permis d'identifier de nombreux FT parmi lesquels *NIN*, *NSP1/2*, *NF-YA1/2* et *ERN1/2* (Jin et al., 2016 ; Fonouni-Farde et al., 2016). Ces FT agissent en aval ou en parallèle avec la protéine kinase calmoduline-calcium (CCaMK). Ils régulent l'expression de gènes marqueurs de la symbiose racinaire nodulaire tel que *ENOD11* (Early Nodulin 11) (Maillet et al., 2011). Cependant, aucune étude n'a encore démontré le rôle de ces FT pour la symbiose non-légumineuse (Oldroyd, 2013).

Par ailleurs, malgré de nombreuses études chez les plantes actinorhiziennes et *Parasponia*, les voies de signalisation transcriptionnelle dans ces symbioses ne sont pas encore bien connues (Chabaud et al., 2016 ; Hocher et al., 2019). Pourtant, la

plupart des FT impliqués dans la symbiose rhizobium/légumineuse sont présents chez les espèces actinorhiziennes (Diédhiou et al., 2014 ; Hocher et al., 2019). A ce jour, seul le gène *NIN* est fonctionnellement caractérisé chez *C. glauca* (Clavijo et al., 2015).

Le développement des nodules implique une dynamique coordonnée entre l'infection rhizobienne et l'organogenèse des nodules. Cette dynamique est étroitement régulée par un mécanisme complexe et coordonné dans lequel divers FT sont ciblés par de petits ARN ou micro ARN (miARN ou miR) (Hoang et al., 2020 ; Roy et al., 2020 ; Zanetti et al., 2020). Plusieurs études ont utilisé des technologies de séquençage de nouvelle génération (NGS, New Generation Sequencing) chez des légumineuses, notamment des légumineuses modèles, pour obtenir des informations sur la régulation spatio-temporelle des miARN et prédire leurs ARNm cibles. Des validations fonctionnelles de couples cibles miARN-ARNm ont été effectuées en utilisant une surexpression ectopique de miARN conduisant à la diminution antagoniste de l'expression des FT cibles (Hossain et al., 2019). La plupart des FT agissant en aval de l'oscillation calcique comme *NIN*, *NSP* et *NF-Y* sont ciblés par des miARN (Hossain et al., 2019). Etant un des principaux régulateurs, les miARN et les FT déterminent le nombre de nodules, la morphologie et les aspects fonctionnels. Cette revue présente les types et intérêts des symbioses fixatrices d'azote et les mécanismes de régulation transcriptionnelle qui modulent la formation du nodule au cours des différents stades de l'établissement de ces symbioses.

SYMBIOSES FIXATRICES D'AZOTE : TYPES ET INTERETS

L'azote constitue le deuxième élément après l'eau, limitant la croissance et le développement des plantes. Ce qui est en apparence contradiction avec les quantités importantes d'azote présentes dans l'atmosphère, les sédiments, les roches et sous terre (Tremblin & Marouf, 2021). Les processus de nitrification et de dénitrification réalisés par les bactéries du sol consomment continuellement une partie de cet azote disponible et le transforment en diazote gazeux (Recous et al., 2017). Pour la majorité des végétaux, l'azote atmosphérique (diazote

gazeux) est inaccessible sous sa forme moléculaire. L'acquisition de l'azote par les végétaux se fait principalement selon deux voies d'entrée : le sol à travers l'assimilation des formes minérales ou l'atmosphère à travers la fixation biologique de l'azote moléculaire (Tremblin & Marouf, 2021). La fixation biologique de l'azote est la capacité à réduire le diazote (N_2) en forme utilisable (majoritairement du NH_4^+) par les organismes vivants. Elle représente 50 % de la source d'azote des systèmes terrestres (Schimann, 2005). La capacité à fixer l'azote atmosphérique est seulement limitée à quelques espèces de procaryotes (*Eubacteria* et *Archaea*). La réduction de l'azote est catalysée par un complexe enzymatique appelé nitrogénase (Nouwen et al., 2017). Cette réduction à l'état libre est peu efficace alors que l'association symbiotique entre les bactéries et certaines espèces végétales permet d'améliorer considérablement l'efficacité des plantes symbiotiques. On distingue plusieurs types de symbioses fixatrices d'azote dont les principales sont les symbioses nodulaires (actinorhiziennes et Légumineuses) et les symbioses avec les cyanobactéries.

Les symbioses avec les cyanobactéries ne conduisent pas à la formation de nouveaux organes spécialisés mais plutôt au détournement d'organes existants : présence d'une cavité chez *Azolla* abritant la bactérie *Anabaena*, infection de glandes symbiotiques par *Nostoc* chez *Gunnera* et racines coralloïdes infectées par *Nostoc* chez le Cycas (Gutiérrez-García et al., 2019 ; Nelson et al., 2019). Les symbioses nodulaires sont des associations très étroites puisqu'elles hébergent les bactéries à l'intérieur des cellules racinaires et aboutissent à la formation d'un nouvel organe végétal : le nodule, au sein duquel ont lieu les échanges entre les deux symbiontes.

La symbiose rhizobium/légumineuse est une association entre les plantes de la famille des légumineuses et des bactéries de type rhizobium. Elle est de loin la plus étudiée du fait de l'importance des légumineuses du point de vue environnemental, nutritionnel et économique. Effet, les légumineuses sont des composantes importantes des forêts, notamment les forêts tropicales où elles contribuent de façon significative à l'équilibre à l'azote, et par conséquent jouent un rôle majeur dans la fonction et l'écologie de ces

forêts (de Faria et al., 2010). Certaines légumineuses sont utilisées ou ont des utilisations potentielles pour la production de bois de construction, de bois de chauffage, de produits pharmacologiques, d'ornements et d'autres usages bénéfiques (de Faria et al., 2010). D'autres légumineuses (soja, lentilles, pois, fèves, haricots, niébé, arachides, voandzou...) sont cultivées parce qu'elles constituent une source de protéines essentielle pour l'alimentation humaine et animale qui peut corriger le déficit en protéines animales difficilement accessibles pour une large couche de populations. Elles contiennent entre 20 et 25 % de protéines soit deux et trois fois plus que le blé et le riz respectivement (FAO, 2016). En plus des protéines, les légumineuses ont une forte teneur en fibres, en minéraux (fer, magnésium, potassium, phosphore, zinc), en vitamines et une faible teneur en matières grasses et en sodium (Hama-Ba et al., 2017 ; Soumaré et al., 2020). La consommation des légumineuses contribue à réduire les risques à certaines maladies dont l'anémie, le cancer, le diabète et les maladies cardiaques car elles sont digestes et font baisser le taux de cholestérol (Rémond et Walrand, 2017).

Depuis 2016, la FAO promeut la consommation de légumineuses dans un régime alimentaire équilibré. Ce qui a contribué à l'augmentation de la production mondiale de légumineuses et favorisé l'accroissement des volumes d'exportations et importations. Ces flux commerciaux ont permis de générer des revenus considérables (FAO, 2016). Par ailleurs, l'exploitation du potentiel de la fixation biologique de l'azote par les légumineuses peut réduire considérablement l'utilisation d'engrais azotés dans les systèmes de production agricole et les émissions des gaz à effet de serre surtout à travers le piégeage du carbone et la réduction du protoxyde d'azote (N_2O) en azote atmosphérique (Schneider et al., 2015 ; Soumaré et al., 2021). Grâce à la fixation biologique de l'azote, l'intégration des légumineuses dans les systèmes d'association et de rotation de cultures permet également un transfert d'azote (rhizodéposition, engrais vert). Le transfert d'azote vers le sol améliore significativement sa fertilité azotée, par conséquent la croissance, le développement et la productivité des plantes.

Les symbioses actinorhiziennes, par contre, sont moins étudiées. Pourtant, elles

présentent aussi une grande importance agro-écologique. Les symbioses actinorhiziennes sont des associations durables à bénéfice réciproque entre 260 espèces d'angiospermes (plantes actinorhiziennes) et les bactéries du sol du genre *Frankia*. Elles s'établissent en situation de carence azotée et de photosynthèse active. Grâce à leurs propriétés remarquables, les plantes actinorhiziennes en particulier les *Casuarinaceae* sont largement utilisées en agroforesterie, dans des programmes de reforestation et de réhabilitation de sites dégradés ou pauvres (Djighaly et al., 2020 ; Ngom et al., 2020). Elles servent de brise-vents dans certaines régions d'Afrique du Nord et du moyen orient et en Chine (Diagne et al., 2013). Au Sénégal, une muraille verte d'arbres de Casuarinacées a été érigée entre Dakar et Saint-Louis pour protéger la zone maraîchère des Niayes de l'avancée des dunes. Les plantes actinorhiziennes favorisent également les processus pédogénétiques conduisant à la formation d'un sol fertile (Djighaly et al., 2018).

Une meilleure compréhension des mécanismes moléculaires de mise en place de ces symbioses permettrait une meilleure exploitation de leur potentiel, notamment le transfert de cette capacité à des microorganismes non symbiotiques et plantes incapables d'établir une relation symbiotique avec une bactérie du sol (Soumaré et al., 2020).

ETABLISSEMENT DES SYMBIOSES FIXATRICES D'AZOTE

Sur la base d'analyses cytogénétiques, la formation de nodules racinaires est principalement divisée en trois étapes : la pré-infection, l'infection et l'organogenèse (Roy et al., 2020).

Pré-infection

La première étape vers l'établissement de la symbiose est la reconnaissance entre les partenaires.

Pour la symbiose rhizobium/légumineuse, les flavonoïdes induisent l'expression des gènes NOD bactériens. Ces gènes codent des protéines impliquées dans la biosynthèse des molécules LCO. Ces dernières agissent comme des signaux symbiotiques bactériens. De nombreux aspects du dialogue moléculaire

entre rhizobiums et légumineuses ont été élucidés à partir de la synthèse jusqu'à la perception et la transduction des signaux symbiotiques (Zipfel et Oldroyd, 2017 ; Kudla et al., 2018). Les molécules LCO induisent de nombreux événements cellulaires y compris l'oscillation calcique dans le cytoplasme qui est une caractéristique commune des espèces nodulantes (légumineuses, plantes actinorhiziennes, *Parasponia*) (Zipfel et Oldroyd, 2017). Une protéine kinase dépendante calmoduline-calcium (CCaMK/DMI3) décode ces oscillations calciques et phosphoryle *CYCLOPS* (Figure 1) (Jin et al., 2016 ; Fonouni-Farde et al., 2016). Ces événements moléculaires favorisent l'expression de gènes symbiotiques et l'activation de la nodulation (Singh et al., 2014 ; Gaudioso-Pedraza et al., 2016). Parmi ceux-ci, figure le gène *NIN*, nécessaire pour initier l'infection bactérienne (Clavijo et al., 2015 ; Gaudioso-Pedraza et al., 2016). L'expression de *NIN* nécessite le complexe SymRK/SIP1. Ce dernier se lie à la région promotrice de *NIN* riche en AT. Il est également impliqué dans la communication initiale entre les rhizobiums et la racine végétale (Gaudioso-Pedraza et al., 2016). Cependant, le profil d'interaction entre SymRK et SIP1 n'est pas bien connu même si SIP1 se lie au promoteur du gène *NIN*. La suppression de l'expression de *NIN* par l'approche ARN interférent (ARNi) empêche la nodulation chez *Lotus japonicus* (Wang et al., 2012). Chez cette dernière, *NIN* active l'expression de *NF-YA1* et *NF-YB1* au cours des étapes précoces de la symbiose (Soyano et al., 2013). Chez *Medicago truncatula*, *NF-YA1* est induit six (06) heures après inoculation par *Sinorhizobium meliloti* (Laporte et al., 2014). De plus, les complexes *NF-YA1/NF-YA2* et *NSP1/NSP2* semblent agir ensemble pour contrôler l'expression de la noduline précoce *ENOD11* par l'activation transcriptionnelle directe du gène *ERN1* (Laloum et al., 2014). En effet, *ERN1* est nécessaire pour activer l'expression de *ENOD11* en présence de FN, exclusivement au cours des étapes précoces de la pré-infection (Cerri et al., 2017). Le gène *NSP1* interagit directement avec le promoteur de *ENOD11* alors que *NSP2* est lié à CCaMK/DMI3 (Vernié et al., 2015). L'interaction entre le promoteur de *ENOD11* et *NSP1* est favorisée par l'application de FN

et nécessite la présence de *NSP2* (Hirsch et al., 2009). L'expression dépendante de la perception des FN a été décrite pour le miR167 chez le mutant *nfr1* du soja, incapable de percevoir les FN. L'étude a montré que la régulation dirigée par le miR167 dépend du récepteur des facteurs NOD (NFR1). Il agit en amont des facteurs de transcription *NIN* et *NF-YA1/2* et forme un complexe avec des facteurs de réponse à l'auxine *ARF8a* et *ARF8b* pour réguler la nodulation chez le soja (Wang et al., 2015a). Il a été rapporté par plusieurs auteurs que miR171 cible les FT de la famille GRAS, dont *NSP2* ; ce qui suggère qu'il joue un rôle dans la nodulation (De Luis et al., 2012). De plus, des nodulines précoces comme *NIN* et *ENOD40* sont réprimées dans les lignées sur-exprimant miR171 (Hossain et al., 2019). Par ailleurs, *NIN* agit comme un activateur transcriptionnel de miR172c alors que *NNC1* fonctionne comme un répresseur transcriptionnel de miR172c formant ainsi un circuit de rétroaction fermé entre *NIN*-miR172c-*NNC1* pour réguler la nodulation chez le soja (Wang et al., 2019a, 2019b). Ce microARN cible le facteur de transcription *AP2-2* répressif de *NNC1* pour activer *ENOD40* (Wang et al., 2014 ; Tiwari et al., 2021).

Concernant les symbioses actinorhiziennes, le signal bactérien n'est pas encore identifié. Ce qui rend encore difficile la compréhension des événements moléculaires favorisant l'expression de gènes symbiotiques et l'activation de la nodulation. Récemment, le séquençage de plusieurs génomes de souches de *Frankia* a révélé l'absence de gènes nod canoniques essentiels pour la biosynthèse des FN. De plus, les gènes symbiotiques tels que *nif*, *hup1*, *hup2* et *shc* ne sont pas organisés en îlot symbiotique. Ils ne sont pas non plus induits dans des conditions symbiotiques (Nouioui et al., 2013 ; Wall et al., 2013 ; Ghodhbane-Gtari et al., 2013 ; Tisa et al., 2013, 2015). Ce qui suggère que *Frankia* pourrait synthétiser des molécules de signalisation chimiquement distinctes des FN et des gènes canoniques *NodA*, lesquels sont indispensables pour la production de FN. Récemment, des essais biologiques ont montré que les facteurs de déformation des poils radiculaires (CgRHDF) et d'activation de *NIN* (CgNINA) sont impliqués dans la reconnaissance spécifique entre *C. glauca* et son endosymbiote *Frankia*

(Cissoko et al., 2018 ; Hocher et al., 2019). Contrairement aux FN rhizobiens et LCO mycorrhiziens, ces molécules de signalisation sont thermorésistantes, hydrophiles et résistantes à la digestion par la chitinase (Cissoko et al., 2018).

Bien que des travaux aient été réalisés grâce aux systèmes de transformation génétiques et d'analyse de transcriptomes mis au point chez quelques espèces actinorhiziennes « modèles », les mécanismes mis en jeu au cours de l'interaction plante-*Frankia* demeurent très peu connus. A ce jour, seul le facteur de transcription *NIN* est fonctionnellement caractérisé chez *C. glauca*. Comme susmentionné dans la symbiose rhizobium/légumineuse, la réduction de son expression par ARNi chez *C. glauca* a également inhibé la nodulation (Clavijo et al., 2015).

Infection

L'infection commence par la pénétration des bactéries dans les poils racinaires déformés. Ce stade est suivi par l'initiation et l'élongation des cordons d'infection, lesquels sont des structures tubulaires dérivées de la plante (Gourion et al., 2014). Ces cordons guident le microsymbionte vers le primordium nodulaire à travers les cellules épidermales et corticales. Les bactéries sont logées dans des organes similaires aux symbiosomes où elles se différencient en bactéroïdes capables de fixer l'azote atmosphérique. Les bactéries symbiotiques (rhizobiums ou *Frankia*) peuvent entrer dans les cellules racinaires soit par voie intracellulaire *via* les poils racinaires ou par voie intercellulaire *via* les lamelles moyennes des cellules épidermales (Fournier et al., 2015).

Chez les plantes actinorhiziennes, la formation des cordons d'infection conduit à des divisions cellulaires dans les cellules corticales adjacentes aux poils racinaires infectés. Elles induisent la formation d'une petite protubérance appelée le pré-nodule observé uniquement pour le type d'infection intracellulaire. Les divisions cellulaires s'effectuent dans le péricycle à un pôle opposé du protoxylème. Ces divisions entraînent la formation du primordium nodulaire. Ce dernier se développe pour donner un lobe nodulaire qui est infecté par les hyphes de *Frankia* en provenance du pré-nodule. Comme

Frankia, la bactérie rhizobium induit des divisions cellulaires dans le cortex conduisant à la formation d'un primordium nodulaire final. Ces événements sont présidés par des mécanismes moléculaires dont le niveau de compréhension varie en fonction du type de symbiose nodulaire fixatrice d'azote. Le processus d'infection est mieux connu pour la symbiose rhizobium/légumineuse. L'orthologue de CYCLOPS, IPD3 chez *M. truncatula* régule la formation des cordons d'infection dans les poils racinaires déformés et la différenciation des bactéries à des formes fixatrices d'azote (symbiosomes) dans le nodule (Ovchinnikova et al., 2011). De plus, CYCLOPS induit l'expression du gène *NIN* en se fixant sur la boîte *CYC-box* du promoteur de celui-ci (Oldroyd, 2013 ; Singh et al., 2014). Chez *L. japonicus*, *NIN* joue un rôle crucial dans la formation du cordon d'infection par induction du gène de la *pectate lyase* laquelle est impliquée dans la dégradation de la paroi cellulaire essentielle pour le processus d'infection (Xie et al., 2012). Il active plusieurs gènes tels que *NF-YA1* et *NF-YA2*. Ces derniers sont associés aux divisions des cellules corticales (Soyano et al., 2013). Chez *C. glauca*, l'expression de *NIN* est corrélée avec l'infection par *Frankia* (Clavijo et al., 2015). Par ailleurs, un FT appartenant à la famille MYB appelé IPN2 (Interacting Protein of NSP2) régule *in vitro* l'expression de *NIN*. L'inhibition de *IPN2* par approche ARNi réduit la formation des cordons d'infection et des primordia nodulaires ainsi que le niveau de transcrits de *NIN* et de la noduline précoce ENOD40 (Kang et al., 2014). Ces résultats suggèrent qu'un complexe de plusieurs FT est nécessaire pour induire l'expression du facteur de transcription *NIN*.

Chez les légumineuses, le complexe hétérodimérique *NSP1* et *NSP2* agit sur les facteurs de transcription *NF-YA1*, *NF-YA2* et *NF-YCI* pour réguler l'expression de *ERN1*. Ce dernier régule l'expression d'une noduline précoce ENOD11 au cours de la formation de la paroi des cordons d'infection (Laporte et al., 2014 ; Vernié et al., 2015 ; Cerri et al., 2017). La présence de tous ces FT chez les légumineuses et les plantes actinorhiziennes a été rapportée par Diédhiou et al. (2014). Ce qui suggère que les voies de signalisation sont partagées au cours de l'établissement de la symbiose.

Des études récentes chez des légumineuses ont révélé l'induction de plusieurs gènes en réponse aux phytohormones (auxine, cytokinine, gibbérellines et éthylène) à des sites d'infection et dans les primordia nodulaires (Breakspear et al., 2014 ; Larrainzar et al., 2015 ; Boivin et al., 2016 ; Jin et al., 2016 ; Gamas et al., 2017). La mutation de *ARF16a* conduit à un échec du processus d'infection dans les stades précoces de la symbiose légumineuse indiquant que la régulation de la signalisation auxine est nécessaire pour l'initiation des cordons d'infection des rhizobiums (Laplaze et al., 2015). Cette initiation est également régulée par des microARN nécessaires à l'activation de l'infection bactérienne. Ainsi, une surexpression de miR390 dans les racines de *M. truncatula* entraîne une réduction des transcrits des facteurs de réponse à l'auxine comme ARF2, 3, 4a/b, nécessaires à l'induction complète de NSP2 (Hobecker et al., 2017). L'expression constitutive de miR390 entraîne une réduction des sites d'infection bactérienne et une répression de NSP1 et NSP2 (Hobecker et al., 2017). Le niveau d'expression de NSP2 augmente chez *M. truncatula* et diminue chez *L. japonicus* après sept (07) jours d'infection bactérienne, suggérant ainsi une régulation différentielle de miR171 dans deux (02) types de nodules (Heckmann et al., 2006).

Par ailleurs, une analyse spatio-temporelle a révélé l'expression de miR167c dans le péricycle et les tissus vasculaires des cellules non infectées, alors que son expression est induite dans les cellules corticales du soja lors d'une infection rhizobienne (Wang et al., 2019a, 2019b). Chez *L. japonicus*, les mutants NFR ou des éléments de signalisation en aval comme SYMRK, CCaMK et CYCLOPS qui sont associés au processus d'infection épidermique, ne sont pas régulés par le miR172a (Holt et al., 2015). De même, miR172a n'est pas induit chez les mutants *cyclops*, incapables de former un cordon d'infection, ce qui indique son implication dans l'infection. De plus, l'expression de miR172a est indépendante de *Lotus histidine kinase1* (LHK1) mais dépendante de NIN. Ce qui suggère que

miR172a agit en aval de NIN, et est considéré comme un des marqueurs de l'infection rhizobienne (Holt et al., 2015). Les plantes transgéniques de *L. japonicus* sur-exprimant miR156 présentent des cordons d'infection et des primordia défectueux puisque ce microARN réduit l'expression des nodulines précoces NIN et ENOD40 (Wang et al., 2015b).

Formation et développement des structures symbiotiques

Les symbioses actinorhiziennes et légumineuses se différencient particulièrement au niveau de l'organogenèse nodulaire. Les divisions cellulaires sont induites dans le cortex racinaire chez les légumineuses et dans le péricycle chez les plantes actinorhiziennes (Svistoonoff et al., 2014; Xiao et al., 2014). Elles entraînent la formation du primordium nodulaire. Pour les symbioses actinorhiziennes, ce processus est similaire à la formation du primordium de la racine latérale. Comme pour les rhizobiums, les bactéries *Frankia* demeurent dans des structures similaires aux cordons d'infection avant d'être libérées dans le cytoplasme de la cellule hôte (Santi et al., 2013). De plus, *Frankia* induit des divisions cellulaires dans le cortex racinaire. Cependant, seules les divisions cellulaires induites dans le péricycle entraînent la formation du primordium nodulaire. Les nodules matures actinorhiziens sont des organes ayant une forme coralloïde. Ils sont composés de multiples lobes. Chaque lobe représente une racine latérale modifiée sans coiffe (Perrine-Walker et al., 2011). Il est entouré d'un périoderme superficiel contenant des cellules infectées dans le cortex. Ces dernières forment un tissu vasculaire central.

Par contre, les primordia nodulaires de légumineuses sont formés dans le cortex racinaire. Ces primordia développent des organes similaires à des tiges avec un système vasculaire périphérique et des cellules infectées dans le tissu central (Xiao et al., 2014).

De nombreuses études ont été réalisées pour améliorer la compréhension du rôle des FT dans l'organogenèse et le développement des structures symbiotiques. Des études réalisées chez *M. truncatula* ont montré que

NF-YA1 et *NF-YA2* sont exprimés dans les cellules épidermales en réponse aux FN. Ces études ont également montré le rôle partiellement redondant de ces deux FT. La mutation de *NF-YA1* inhibe l'organogenèse nodulaire mais également sa fonction méristématique (Soyano et al., 2013 ; Laloum et al., 2014).

Chez *Phaseolus vulgaris*, l'inhibition de *PvNF-YC1* par ARNi a montré que ce dernier régule positivement le développement nodulaire probablement à cause de l'induction des gènes de la phase G2 du cycle cellulaire (Zanetti et al., 2010). Par ailleurs, l'inhibition de *SINI* (Scarecrow-like13 Involved in Nodulation) a réduit l'expression de *NF-YA1* et les gènes du cycle cellulaire *CYCLIN B* et *Cell Division Cycle2* (Battaglia et al., 2014). Ces résultats suggèrent que les facteurs de transcription NF-Y sont impliqués dans l'organogenèse et le développement nodulaire en favorisant la division des cellules corticales (Laloum et al., 2014 ; Baudin et al., 2015 ; Vernié et al., 2015). Ils soulèvent également deux hypothèses : le recrutement probable de ces FT à partir du développement de la racine latérale et la néo-fonctionnalisation de FT comme CBF-A22 un paralogue de *NF-YA1* (Asamizu et al., 2008).

Chez *M. sativa*, le FT *Mszpt2-1* est exprimé dans les tissus vasculaires des racines et des nodules (Frugier et al., 2000 ; Basu et Kumar, 2020). Ce gène code pour une protéine à doigt de zinc Krüppel-like. La formation d'une zone centrale fixatrice d'azote est nécessaire pour l'expression de *Mszpt2-1* (Frugier et al., 2000), un potentiel orthologue des facteurs de transcription *CgZF1* et *AgZF1* (Diédhiou et al., 2014). Cependant, les fonctions biologiques de *CgZF1* et *AgZF1* demeurent inconnus (Diédhiou et al., 2014).

Chez *M. truncatula*, la fonction biologique du facteur de transcription EFD (Ethylene Response Factor required for nodule Differentiation) a été analysée à l'aide d'un mutant *edf-1* (Vernié et al., 2008). Les résultats ont montré une altération du cytoplasme de la cellule nodulaire et une sénescence précoce des bactéroïdes. Ce qui suggère que *EFD* est nécessaire pour le développement du nodule et la différenciation

du symbiosome. Par contre, la mutation du FT nommé RSD (Regulator of Symbiosome Differentiation) appartenant à la famille des protéines à doigt de zinc (C₂H₂) et nécessaire pour la différenciation normale des symbiosomes et des bactéroïdes pendant l'organogenèse, entraîne la diminution de la taille et du diamètre des nodules, de la population bactérienne dans le nodule ainsi que le retard de leur élongation et un arrêt précoce de l'activité méristématique du nodule (Sinharoy et al., 2013). De plus, les résultats obtenus à l'aide de la technique EMSA (Electrophoretic Mobility Shift Assay) ont montré que RSD à travers son domaine EAR (Ethylene responsive element binding factor-Associated Amphiphilic Repression) réprime l'expression de *VAMP721a*, qui code pour la protéine de membrane de 721a associée aux vésicules (Sinharoy et al., 2013). Ces données suggèrent que les facteurs de transcription EFD et RSD peuvent influencer les échanges de vésicules dans les cellules nodulaires. Cela suggère également l'implication du RSD dans la régulation transcriptionnelle des gènes des voies de sécrétion des plantes.

Par ailleurs, la surexpression de l'ARN non codant, miR166 chez *M. truncatula* a réduit l'expression des gènes *CNA1*, 2 et 3 appartenant à la famille HD-ZIPIII (Homeodomain-leucine zipper). Cette surexpression a entraîné la modification du développement des tissus vasculaires dans la racine, la réduction du nombre de nodules et de racines latérales (Boualem et al., 2008). Par contre, le contrôle du profil de vascularisation du nodule a été examiné par une analyse de la fonction biologique du facteur de transcription bHLH1 (basic helix-loop-helix 1). Les protéines bHLH sont une des familles de FT largement distribuées chez toutes les plantes. Ces protéines contrôlent de nombreux processus de signalisation et de développement (Carretero-Paulet et al., 2010). Chez *M. truncatula*, *MtbHLH1* est exprimé dans les primordia nodulaires, le tissu vasculaire nodulaire, les cellules non infectées de la zone fixatrice d'azote. Ce qui suggère que *MtbHLH1* contrôle la mise en place du tissu vasculaire du nodule (Godiard et al., 2011). Son expression est aussi localisée dans les apex racinaires, les cellules des primordia

de racine latérale et dans le tissu vasculaire de la racine. Chez *Glycine max*, des analyses ont permis l'identification de *GmbHLHm1* (*Glycine max* basic helix-loop-helix membrane 1). L'expression de *GmbHLH1* est induite la nuit dans les cellules du parenchyme nodulaire et inhibée la journée (Chiasson et al., 2014). De plus, l'élimination de la fonction de *GmbHLHm1* par ARNi a montré une réduction du nombre de nodules et de leur poids frais. Comme l'approche ARNi, les miARN contrôlent également le nombre, l'organogenèse et la fonctionnalité des nodules. Ainsi, miR167c-ARF8 constitue l'un des modules clés pour vérifier l'efficacité de la fixation de l'azote chez *Glycine max* (Wang et al., 2015a). Plusieurs études indiquent que les changements d'expression de miR167c en réponse à des teneurs variables d'azote peuvent ainsi réguler la fixation de l'azote. La surexpression de ce microARN entraîne une augmentation du nombre de nodules (Wang et al., 2015a). De même, la surexpression de miR156 chez *Medicago* a montré une répression de miR172 tout en favorisant l'induction de ces gènes cibles dont AP2-2 et des nodulines précoces NIN et ENOD40 conduisant ainsi à une nodulation (Aung et al., 2015), et les tests d'acétylène ont confirmé la fonctionnalité des nodules formés (Aung et al., 2015). Par contre, l'expression constitutive de miR156 chez *L. japonicus* entraîne une réduction significative (environ 50 %) du nombre de nodules (Wang et al., 2015b). Les effets contradictoires de la régulation par miR156 indiquent que l'organogenèse nodulaire peut impliquer différentes voies ou circuits de régulation chez des légumineuses ayant des types de nodules différents. Contrairement à miR156, la régulation transcriptionnelle par miR164 et miR393 n'est effective que dans les nodules indéterminés. En effet, la surexpression de ces microARNs entraîne une diminution du nombre de nodules chez *M. truncatula* (nodule indéterminé) et n'a aucun effet significatif sur le nombre de nodules chez le soja (nodule déterminé) (Cai et al., 2017; D'haeseleer et al., 2011; Mao et al., 2013). Le miR164 cible les FT NAC, associés à la zone de fixation d'azote (D'haeseleer et al., 2011). Chez *M. truncatula*, miR169 régule

l'expression spatio-temporelle du facteur de transcription *HAP2-1*, impliqué dans l'activité méristématique du développement des nodules indéterminés (Combiere et al., 2006). Par ailleurs, des facteurs de réponse à l'auxine comme ARF10, ARF16 et ARF17 sont ciblés chez *M. truncatula* par miR160 activé par les facteurs de transcription NF-YA/B (Bustos-Sanmamed et al., 2013). Une surexpression de ce miARN a révélé une nodulation réduite (Bustos-Sanmamed et al., 2013; Nizampatnam et al., 2015). Bien que la surexpression de miR160 ait montré une nodulation globalement réduite, les nodules formés étaient fonctionnels. Par contre, une inhibition de miR160 a entraîné une réduction modérée des primordiums nodulaires et l'arrêt du développement de nodules chez le soja (Turner et al., 2013).

La Figure 2 résume l'implication de quelques régulateurs transcriptionnels clés dans les différentes phases de la formation du nodule.

SYNTHESE SUR LES REGULATEURS DU DEVELOPPEMENT DES NODOSITES

Les FT régulent la formation des nodosités au cours des symbioses fixatrices d'azote. La fonction de ces protéines a été déterminée grâce à des approches de génétique directe ou inverse. Il s'agit essentiellement d'analyses ciblées ou de type RNA-Seq comparant les transcriptomes de lignées mutantes, surexpresses et sauvages. Ces approches ont également permis d'identifier les gènes ciblés par ces régulateurs au cours des symbioses fixatrices d'azote. La majorité des FT présentés dans le Tableau 1, ont soit des homologues avec des gènes de développement racinaire ou sont spécifiques aux symbioses fixatrices d'azote. Ces homologues ont été identifiés suite à la caractérisation de mutants de phénotypes nod- ou fix- ou par l'étude de microARNs (miARNs) qui les régulent. La plupart des FT sont induits par des FNs (stades de préinfection et d'infection) ou hormonale. A ce jour, très peu de FT sont connus pour être impliqués dans les étapes tardives du développement des nodosités.

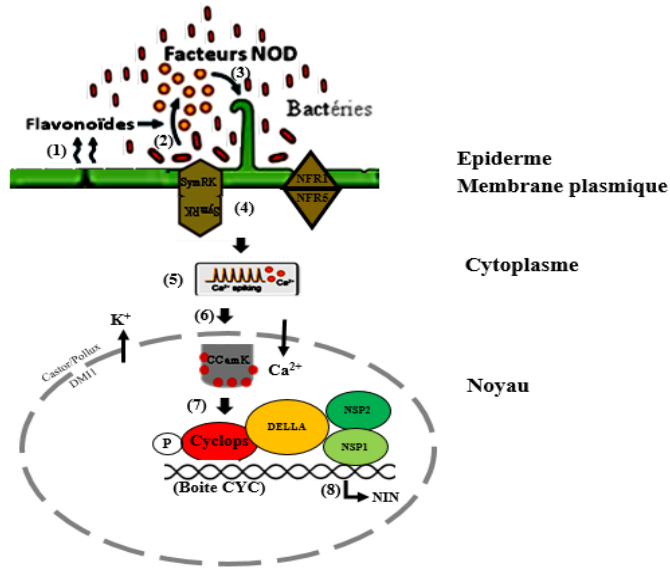


Figure 1 : Cascade d'évènements de signalisation des facteurs de transcription agissant sur le facteur de transcription NIN.

(1) sécrétion des flavonoïdes dans la rhizosphère, (2) production de facteurs Nod par les bactéries, (3) déformation du poils absorbant, (4) perception du signal par les récepteurs SymRK ou NFR1/NFR5, (5) oscillations calciques autour du noyau, (6) interprétation des oscillations calciques nucléaires et autophosphorylation de CCaMK, (7) phosphorylation de CYCLOPS et activation du complexe transcriptionnel formé de DELLA, NSP1 et NSP2, (8) activation de l'expression de NIN. (Adapté de Oldroyd, 2013).

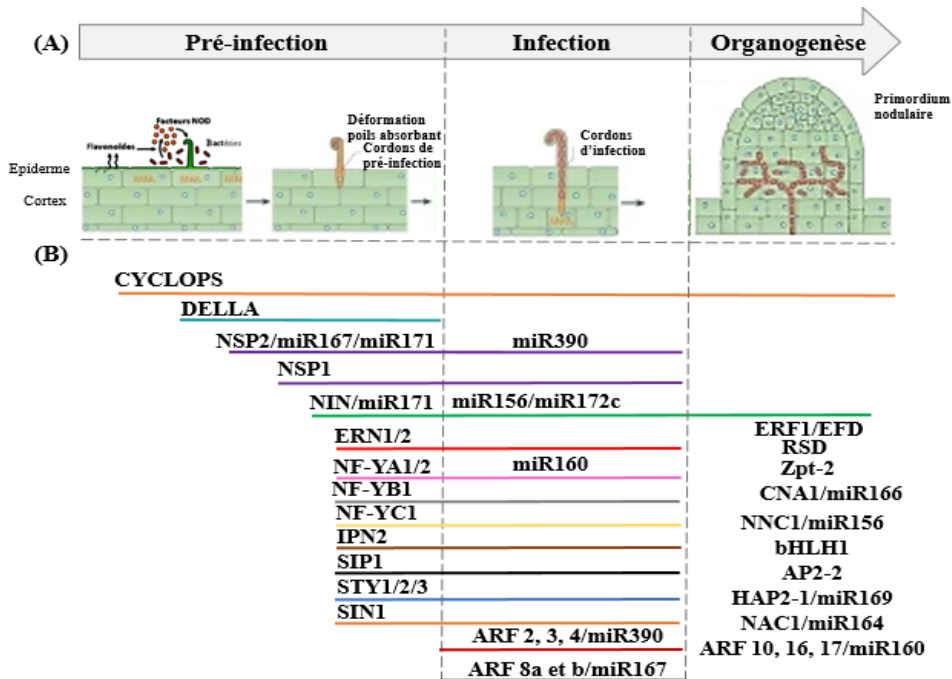


Figure 2. Stades d'expression de quelques régulateurs transcriptionnels au cours des symbioses fixatrices d'azote.

(A) représentation schématique des stades de formation du nodule ;

(B) stade d'induction de quelques régulateurs transcriptionnels clés au cours de la nodulation (Adapté de Oldroyd, 2013).

Tableau 1. Régulateurs transcriptionnels impliqués dans les mécanismes moléculaires de mise en place des symbioses fixatrices d'azote.

Facteur de transcription	Famille	miARN	Espèces	Références
PRE-INFECTION/INFECTION				
NSP1/NSP2	GRAS	miR167, miR171, miR390	<i>Medicago truncatula</i>	Oldroyd and Long, 2003 ; Smit et al., 2005 ; Wang et al., 2015a ; Hobecker et al., 2017 ; Hossain et al., 2019
ERN1/ERN2	AP2-ERF		<i>Medicago truncatula</i>	Cerri et al., 2017
NF-YA1 et 2, NF-YB1 et NF-YC1	CCAAT binding Nuclear Factor Y	miR160	<i>Medicago truncatula</i> , <i>Lotus japonicus</i>	Combiér et al., 2006 ; Soyano et al., 2013 ; Bustos-Sanmamed et al., 2013 ; Laloum et al., 2014 ; Baudin et al., 2015
NIN	RWP-RK	miR156, miR171, miR172c	<i>Medicago truncatula</i> , <i>Casuarina glauca</i>	Marsh et al., 2007 ; Clavijo et al., 2015 ; Hossain et al., 2019 ; Wang et al., 2019a, 2019b
IPN2	MYB coiled-coil		<i>Lotus japonicus</i>	Kang et al., 2014
SIP1	AT-rich interaction domain (ARID)		<i>Lotus japonicus</i>	Zhu et al., 2008
SIN1	GRAS		<i>Phaseolus vulgaris</i>	Battaglia et al., 2014
ARF2, 3 et 4	ARF	miR390	<i>Medicago truncatula</i>	Hobecker et al., 2017
ARF8a et b	ARF	miR167	<i>Glycine max</i>	Wang et al., 2015a
ORGANOGENESE				
ARF10, 16 et 17	ARF	miR160	<i>Medicago truncatula</i>	Breakspear et al., 2014 ; Bustos-Sanmamed et al., 2013
EFD	AP2/ERF		<i>Medicago truncatula</i>	Vernié et al., 2008
RSD	Cysteine-2/Histidine-2 (C2H2)		<i>Medicago truncatula</i>	Sinharoy et al., 2013
Zpt2-1	Krüppel-like C2H2 zinc finger		<i>Medicago sativa</i>	Frugier et al., 2000
bHLH1	bHLH		<i>Medicago truncatula</i>	Godiard et al., 2011
CNA1, 2 et 3	Class III HD-ZIP	miR166	<i>Medicago truncatula</i>	Boualem et al., 2008
NNC1	AP2	miR172c	<i>Glycine max</i>	Wang et al., 2019b
AP2-2	AP2	miR156	<i>Medicago truncatula</i>	Wang et al., 2015b
HAP2-1	Hapless	miR169	<i>Medicago truncatula</i>	Combiér et al., 2006
NAC	NAM/ATAF/CUC	miR164	<i>Medicago truncatula</i>	D'haeseleer et al., 2011

CONCLUSION

Le développement des outils de génomique a permis l'identification et la caractérisation fonctionnelle de plusieurs régulateurs transcriptionnels des symbioses nodulaires fixatrices d'azote. Les analyses fonctionnelles indiquent que certains FT ont soit acquis des fonctions spécifiques ou ont conservé celles-ci au cours de l'évolution. Elles montrent clairement que la régulation par les microARNs implique un circuit complexe de phytohormones et de facteurs de transcription. Notre compréhension des fonctions des régulateurs transcriptionnels reste encore limitée du fait de la complexité du système de régulation et la faiblesse des données fonctionnelles disponibles actuellement. Le séquençage de génome d'autres espèces symbiotiques et non symbiotiques et la caractérisation de gènes (surexpression, ARN interférent, STTM et

MIM) jouant des rôles clés dans les voies de signalisation contribueraient à une meilleure compréhension des bases moléculaires des symbioses fixatrices d'azote. Cette compréhension fournirait des gènes candidats pour la sélection de cultivars de légumineuses supérieures ou faciliterait l'ingénierie des traits de la symbiose rhizobienne dans les cultures non légumineuses avec potentiellement une meilleure fixation de l'azote.

CONFLIT D'INTERETS

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

CONTRIBUTIONS DES AUTEURS

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

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient les experts anonymes.

REFERENCES

- Asamizu E, Shimoda Y, Kouchi H, T Satoshi, Sato Shusei. 2008. A positive regulatory role for LjERF1 in the nodulation process is revealed by systematic analysis of nodule-associated transcription factors of *Lotus japonicus*. *Plant Physiol.*, **147**: 2030–2040. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.108.118141>
- Aung B, Gruber MY, Amyot L, Omari K, Bertrand A, Hannoufa A. 2015. MicroRNA156 as a promising tool for alfalfa improvement. *Plant Biotech.*, **13**(6): 779–790. DOI: <https://doi.org/10.1111/pbi.12308>
- Barker DG, Chabaud M, Russo G, Genre A. 2017. Nuclear Ca²⁺ signalling in arbuscular mycorrhizal and actinorhizal endosymbioses: on the trail of novel underground signals. *New Phytol.*, **214**(12): 533–538. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14350>
- Basu S, Kumar G. 2020. Nitrogen Fixation in a Legume-Rhizobium Symbiosis: The Roots of a Success Story. In *Plant Microbe Symbiosis*, Varma A, Tripathi S, Prasad R (eds). Springer International Publishing: Cham; 35–53. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-36248-5_3
- Battaglia M, Ripodas C, Clúa J, Baudin M, Aguilar OM, Niebel A, Zanetti ME, Blanco FA. 2014. A Nuclear Factor Y Interacting Protein of the GRAS Family Is Required for Nodule Organogenesis, Infection Thread Progression, and Lateral Root Growth. *Plant Physiol.*, **164**(3): 1430–42. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.113.230896>
- Baudin M, Laloum T, Lepage A, Ripodas C, Ariel F, Frances L, Crespi M, Gamas P, Blanco FA, Zanetti ME, de Carvalho-Niebel F, Niebel A. 2015. A Phylogenetically Conserved Group of Nuclear Factor-Y Transcription Factors Interact to Control Nodulation in Legumes. *Plant Physiol.*, **169**(4): 2761–73. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.15.01144>
- Boivin S, Fonouni-Farde C, Frugier F. 2016. How Auxin and Cytokinin Phytohormones Modulate Root Microbe Interactions. *Front. Plant Sci.*, **7**: 1–12. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01240>
- Boualem A, Laporte P, Jovanovic M, Laffont C, Plet J, Comber JP, Niebel A, Crespi M, Frugier F. 2008. MicroRNA166 controls root and nodule development in *Medicago truncatula*. *Plant J.*, **54**(5): 876–87. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03448.x>
- Breakspear A, Liu C, Roy S, Stacey N, Rogers C, Trick M, Morieri G, Mysore KS, Wen J, Oldroyd GE, Downie JA, Murray JD. 2014. The root hair "infectome" of *Medicago truncatula* uncovers changes in cell cycle genes and reveals a requirement for auxin signaling in rhizobial infection. *Plant Cell.*, **26**(12): 4680–4701. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.114.133496>
- Bustos-Sanmamed P, Mao G, Deng Y, Elouet M, Khan GA, Bazin J, Turner M, Subramanian S, Yu O, Crespi M. 2013. Overexpression of miR160 affects root growth and nitrogen-fixing nodule number in *Medicago truncatula*. *Funct. Plant Biol.*, **40**(12): 1208–1220. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP13123>
- Cai Z, Wang Y, Zhu L, Tian Y, Chen L, Sun Z, Ullah I, Li X. 2017. GmTIR1/GmAFB3-based auxin perception regulated by miR393 modulates soybean nodulation. *New Phytol.*, **215**(2): 672–686. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14632>
- Carretero-Paulet L, Galstyan A, Roig-Villanova I, Martínez-García JF, Bilbao-Castro JR, Robertson DL. 2010. Genome-wide classification and evolutionary analysis of the bHLH family of transcription factors in Arabidopsis, poplar, rice, moss, and algae. *Plant Physiol.*, **153**(3): 1398–412. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.110.153593>
- Cerri MR, Wang Q, Stolz P, Folgmann J, Frances L, Katzer K, Li X, Heckmann AB, Wang TL, Downie JA, Klingl A, de Carvalho-Niebel F, Xie F, Parniske M. 2017. The ERN1 transcription factor gene is a target of the CCaMK/CYCLOPS complex and controls rhizobial infection in *Lotus japonicus*. *New Phytol.*, **215**: 323–337. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14547>
- Chabaud M, Gherbi H, Piroles E, Vaissayre V, Fournier J, Moukouanga D, Franche C, Bogusz D, Tisa LS, Barker DG, Svistoonoff S. 2016. Chitinase-resistant hydrophilic symbiotic factors secreted by *Frankia* activate both Ca²⁺ spiking and NIN gene expression in the actinorhizal plant *Casuarina glauca*. *New Phytol.*, **209**: 86–93. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13732>
- Chiasson DM, Loughlin PC, Mazurkiewicz D,

- Mohammadidehcheshmeh M, Fedorova EE, Okamoto M, Mclean, Glass ADM, Smith SE, Bisseling T, Tyerman SD, Day D, Kaiser BN. 2014. Soybean SAT1 (Symbiotic Ammonium Transporter 1) encodes a bHLH transcription factor involved in nodule growth and NH⁴⁺ transport. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **111**(13): 4814-4819. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1312801111>
- Cissoko M, Hocher V, Gherbi H, Gully D, Carre-Mlouka A, Sane S, Pignoly S, Champion A, Ngom M, Pujic P, Fournier P, Gtari M, Swanson E, Pesce C, Tisa LS, Sy MO, Svistoonoff S. 2018. Actinorhizal signaling molecules: Frankia root hair deforming factor shares properties with NIN inducing factor. *Front. Plant Sci.* **9**:1494. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01494>
- Clavijo F, Diedhiou I, Vaissayre V, Brottier L, Acolatse J, Moukouanga D, Crabos A, Auguy F, Franche C, Gherbi H, Champion A, Hocher V, Barker D, Bogusz D, Tisa LS, Svistoonoff S. 2015. The Casuarina NIN gene is transcriptionally activated throughout Frankia root infection as well as in response to bacterial diffusible signals. *New Phytol.*, **208**(3):887-903. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01494>
- Combiér JP, Frugier F, de Billy F, Boualem A, El-Yahyaoui F, Moreau S, Vernié T, Ott T, Gamas P, Crespi M, Niebel A. 2006. MtHAP2-1 is a key transcriptional regulator of symbiotic nodule development regulated by microRNA169 in Medicago truncatula. *Genes & Dev.*, **20**(22): 3084- 3088. DOI: <https://doi.org/10.1101/gad.402806>
- de Faria SM, Diédhiou AG, de Lima HC, Ribeiro RD, Galiana A, Castilho AF, Henriques JC 2010. New report of the nodulation status of leguminous species from the Amazonian forest of Brazil. *J. Exp. Bot.*, **61**: 3119 - 3127. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01494>
- De Luis A, Markmann K, Cognat V, Holt DB, Charpentier M, Parniske M, Stougaard J, Voinnet O. 2012. Two microRNAs linked to nodule infection and nitrogen-fixing ability in the legume Lotus japonicus. *Plant Physiol.*, **160**(4): 2137- 2154. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.112.204883>
- D'haeseleer K, Den Herder G, Laffont C, Plet J, Mortier V, Lelandais-Brière C, De Bodt S, De Keyser A, Crespi M, Holsters M, Frugier F, Goormachtig S. 2011. Transcriptional and post-transcriptional regulation of a NAC1 transcription factor in Medicago truncatula roots. *New Phytol.*, **191**(3): 647- 661. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03719.x>
- Diagne N, Diouf D, Svistoonoff S, Kane A, Noba K, Franche C, Bogusz D, Duponnois R. 2013. Casuarina in Africa: Distribution, role and importance of arbuscular mycorrhizal, ectomycorrhizal fungi and Frankia on plant development. *J. Env. Man.* **128**: 204–209. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.05.009>
- Diédhiou I, Tromas A, Cissoko M, Gray K, Parizot B, Crabos A, Alloisio N, Fournier P, Carro L, Svistoonoff S, Gherbi H, Hocher V, Diouf D, Laplaze L, Champion A. 2014. Identification of potential transcriptional regulators of actinorhizal symbioses in Casuarina glauca and Alnus glutinosa. *BMC Plant Biol.*, **14**: 342. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0342-z>
- Djighaly PI, Diagne N, Ngom M, Ngom D, Hocher V, Fall D, Diouf D, Laplaze L, Svistoonoff S, Champion A. 2018. Selection of arbuscular mycorrhizal fungal strains to improve Casuarina equisetifolia L. and Casuarina glauca Sieb. tolerance to salinity. *Ann. For. Sci.*, **75**: 72. DOI : <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0747-1>
- Djighaly PI, Ngom D, Diagne N, Fall D, Ngom, M, Diouf D, Hocher V, Laplaze L, Champion A, Farrant JM, Svistoonoff S. 2020. Effect of Casuarina Plantations Inoculated with Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Frankia on the Diversity of Herbaceous Vegetation in Saline Environments in Senegal. *Divers.*, **12** (8): 293. DOI : <https://doi.org/10.3390/d12080293>
- FAO. 2016. Légumineuses des graines nutritives pour un avenir durable. 196p.
- Fonouni-Farde C, Tan S, Baudin M, Brault M, Wen J, Mysore KS, Niebel A, Frugier F, Anouck R. 2016. DELLA-mediated gibberellin signalling regulates Nod factor signalling and rhizobial infection. *Nat. Commun.* **2**(7): 12636. DOI : 10.1038/ncomms12636.
- Fournier J, Teillet A, Chabaud M, Ivanov S, Genre A, Limpens E, de Carvalho-Niebel F, Barker DG. 2015. Remodeling of the infection chamber before infection thread formation reveals a two-step mechanism for rhizobial entry into the host legume root hair. *Plant Physiol.*, **167**(4): 1233–1242. DOI:

- <https://doi.org/10.1104/pp.114.253302>
- Frugier F, Poirier S, Satiat-Jeunemaitre B, Kondorosi A, Crespi M. 2000. A Krüppel-like zinc finger protein is involved in nitrogen-fixing root nodule organogenesis. *Genes Dev.*, **14**(4): 475-482. DOI: 10.1101/gad.14.4.475
- Gamas, P, Brault M, Jardinaud MF, Frugier F. 2017. Cytokinins in Symbiotic Nodulation: When, Where, What For?, *Trends in Plant Sci.* Elsevier Ltd, **22**(9): 792–802. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.06.012>
- Gaudio-Pedraza R, Beck M, Frances L, Kirk P, Ripodas C, Niebel A, Oldroyd GED, Benitez-Alfonso Y, de Carvalho-Niebel F. 2018. Callose-Regulated Symplastic Communication Coordinates Symbiotic Root Nodule Development. *Curr. Biol.*, **28**: 3562-3577.e6. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.031>
- Genre A, Russo G. 2016. Does a Common Pathway Transduce Symbiotic Signals in Plant-Microbe Interactions? *Plant Biot Interact.*, **7**: 96. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00096>
- Ghodhbane-Gtari F, Beauchemin N, Bruce D, Chain P, Chen A, Walston Davenport K, Deshpande S, Detter C, Furnholm T, Goodwin L, Gtari M, Han C, Han J, Huntemann M, Ivanova N, Kyrpides N, Land ML, Markowitz V, Mavrommatis K, Nolan M, Nouioui I, Pagani I, Pati A, Pitluck S, Santos CL, Sen A, Sur S, Szeto E, Tavares F, Teshima H, Thakur S, Wall L, Woyke T, Tisa LS. 2013. Draft genome sequence of *Frankia* sp. strain CN3, an atypical, noninfective (Nod-) ineffective (Fix-) isolate from *Coriaria nepalensis*. *Genome Announc.*, **1**(2): e0008513. DOI: <https://doi.org/10.1128/genomeA.00085-13>
- Godiard L, Lepage A, Moreau S, Laporte D, Verdenaud M, Timmers T, Gamas P. 2011. MtbHLH1, a bHLH transcription factor involved in *Medicago truncatula* nodule vascular patterning and nodule to plant metabolic exchanges. *New Phytol.*, **191**(2): 391-404. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03718.x>
- Gourion B, Berrabah F, Ratet P, Stacey G. 2014. Rhizobium legume symbioses: the crucial role of plant immunity. *Trends Plant Sci.*, **20**(3): 186-194. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.11.008>
- Granqvist E, Sun J, Op den Camp R, Pujic P, Hill L, Normand P, Morris RJ, Downie JA, Geurts R, Oldroyd GE. 2015. Bacterial-induced calcium oscillations are common to nitrogen-fixing associations of nodulating legumes and non legumes. *New Phytol.*, **207**(3): 551-558. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13464>
- Gutiérrez-García K, Bustos-Díaz ED, Corona-Gómez JA, Ramos-Aboites HE, Sélem-Mojica N, Cruz-Morales P, Farrera MAP, Barona-Gomez F, Cibrián-Jaramillo A. 2019. Cycad coralloid roots contain bacterial communities including cyanobacteria and *Caulobacter* spp. that encode niche-specific biosynthetic gene clusters. *Genome Biol. Evol.*, **11**(1): 319-334. DOI: <https://doi.org/10.1093/gbe/evy266>
- Hama-Ba F, Siedogo M, Ouedraogo M, Dao A, Dicko HM, Diawara B. 2017. Modalites de consommation et valeur nutritionnelle des legumineuses alimentaires au Burkina Faso. *Afr. J. Food Agric. Nutr. Dev.*, **17**(4): 12871-12888. DOI: <https://doi.org/10.18697/ajfand.80.17315>
- Heckmann AB, Lombardo F, Miwa H, Perry JA, Bunnell S, Parniske M, Wang TL, Downie JA. 2006. Lotus japonicus Nodulation Requires Two GRAS Domain Regulators, One of Which Is Functionally Conserved in a Non-Legume. *Plant Physiol.*, **142**(4): 1739-1750. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.106.089508>
- Hirsch S, Kim J, Muñoz A, Heckmann AB, Downie JA, Oldroyd GE. 2009. GRAS proteins form a DNA binding complex to induce gene expression during nodulation signaling in *Medicago truncatula*. *Plant Cell.*, **21**(2): 545-557. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.108.064501>
- Hoang NT, Tóth K, Stacey G. 2020. The role of microRNAs in the legume–Rhizobium nitrogen-fixing symbiosis. *J. Exp. Bot.*, **71**(5): 1668-1680. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa018>
- Hobecker KV, Reynoso MA, Bustos-Sanmamed P, Wen J, Mysore KS, Crespi M, Blanco FA, Zanetti ME. 2017. The MicroRNA390/TAS3 Pathway Mediates Symbiotic Nodulation and Lateral Root Growth. *Plant Physiol.*, **174**(4): 2469-2486. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.17.00464>
- Hochoer V, Ngom M, Carré-Mlouka A, Tisseyre P, Gherbi H, Svistoonoff S. 2019. Signalling in actinorhizal root nodule symbioses. *Ant. Van Leeuw.*, **112**:

- 23–29. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10482-018-1182-x>.
- Holt DB, Gupta V, Meyer D, Abel NB, Andersen SU, Stougaard J, Markmann K. 2015. Micro RNA 172 (miR172) signals epidermal infection and is expressed in cells primed for bacterial invasion in *Lotus japonicus* roots and nodules. *New Phytol.*, **208**(1): 241–256. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13445>
- Hossain MS, Hoang NT, Yan Z, Tóth K, Meyers BC, Stacey G. 2019. Characterization of the Spatial and Temporal Expression of Two Soybean miRNAs Identifies SCL6 as a Novel Regulator of Soybean Nodulation. *Front. Plant Sci.*, **10**: 475. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00475>
- Jin Y, Liu H, Luo D, Yu N, Dong W, Wang C, Zhang X, Dai H, Yang J, Wang E. 2016. DELLA proteins are common components of symbiotic rhizobial and mycorrhizal signalling pathways. *Nat. Commun.*, **7**: 12433. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms12433>
- Kang H, Chu X, Wang C, Xiao A, Zhu H, Yuan S, Yang Z, Ke D, Xiao S, Hong Z, Zhang Z. 2014. A MYB coiled-coil transcription factor interacts with NSP2 and is involved in nodulation in *Lotus japonicus*. *New Phytol.*, **201**(3): 837–849. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12593>
- Kudla J, Becker D, Grill E, Hedrich R, Hippler M, Kummer U, Parniske M, Romeis T, Schumacher K. 2018. Advances and current challenges in calcium signaling. *New Phytol.*, **218**(2): 414–431. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14966>
- Laloum T, Baudin M, Frances L, Lepage A, Billault-Penneteau B, Cerri MR, Ariel F, Jardinaud MF, Gamas P, de Carvalho-Niebel F, Niebel A. 2014. Two CCAAT-box-binding transcription factors redundantly regulate early steps of the legume-rhizobia endosymbiosis. *Plant J.*, **79**(5): 757–768. DOI: <https://doi.org/10.1111/tpj.12587>
- Laplaze L, Lucas M, Champion A. 2015. Rhizobial root hair infection requires auxin signaling. *Trends Plant Sci.*, **20**(6): 332–334. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.04.004>
- Laporte P, Lepage A, Fournier J, Catrice O, Moreau S, Jardinaud MF, Mun JH, Larrainzar E, Cook DR, Gamas P, Niebel A. 2014. The CCAAT box-binding transcription factor NF-YA1 controls rhizobial infection. *J. Exp. Bot.*, **65**: 481–494. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert392>
- Larrainzar, E, Riely BK, Kim SC, Carrasquilla-Garcia N, Yu HJ, Hwang HJ, Oh M, Kim GB, Surendrarao AK, Chasman D, Siahpirani AF, Penmetsa RV, Lee GS, Kim N, Roy S, Mun JH, Cook DR. 2015. Deep Sequencing of the Medicago truncatula Root Transcriptome Reveals a Massive and Early Interaction between Nodulation Factor and Ethylene Signals. *Plant Physiol.* **169**(1): 233–265. DOI : <https://doi.org/10.1104/pp.15.00350>
- Maillet F, Poinsoot V, André O, Puech-Pagès V, Haouy A, Gueunier M, Cromer L, Giraudet D, Formey D, Niebel A, Martinez EA, Driguez H, Bécard G, Dénarié J. 2011. Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nat.*, **469**: 58–63. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature09622>
- Mao G, Turner M, Yu O, Subramanian S. 2013. MiR393 and miR164 influence indeterminate but not determinate nodule development. *Plant Sign. & Behav.*, **8**(10): e26753. DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.26753>
- Marsh JF, Rakocevic A, Mitra RM, Brocard L, Soleil J, Eschstruth A, Long SR, Schultze M, Ratet P, Oldroyd GED. 2007. Medicago truncatula NIN Is Essential for Rhizobial-Independent Nodule Organogenesis Induced by Autoactive Calcium/Calmodulin-Dependent Protein Kinase. *Plant Physiol.*, **144**(1): 324–335. DOI : <https://doi.org/10.1104/pp.106.093021>.
- Middleton PH, Jakab J, Penmetsa RV, Starker CG, Jacques P, Kalo P, Prabhu R, Marsh JF, Mitra RM, Kereszt A, Dudas B, VandenBosch K, Long SR, Cook DR, Baiser GB, Oldroyd GE. 2007. An ERF Transcription Factor in Medicago truncatula That Is Essential for Nod Factor Signal Transduction. *The Plant Cell*, **19**(4): 1221–1234. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.106.048264>.
- Nelson JM, Hauser DA, Gudiño JA, Guadalupe YA, Meeks JC, Allen NS, Villarreal JC, Li FW. 2019. Complete Genomes of Symbiotic Cyanobacteria Clarify the Evolution of Vanadium-Nitrogenase. *Genome Biol. Evol.*, **11**(7): 1959–1964. DOI : <https://doi.org/10.1093/gbe/evz137>
- Ngom MCN, Diighaly P, Diagne N, Ndour M, Ndong G, Ngom D, Ngom M, Ngom S, Svistoonoff S. 2020. Effect of Casuarina

- Crushed Nodules, Rhizospheric Soil and Leaves Compost on Salt Tolerance of *Casuarina equisetifolia* L. and *Casuarina obesa* Miq. *Open J. Soil Sci.*, **10**: 359-373. DOI: <https://doi.org/10.4236/ojss.2020.109019>
- Nizampatnam NR, Schreier SJ, Damodaran S, Adhikari S, Subramanian S. 2015. MicroRNA160 dictates stage-specific auxin and cytokinin sensitivities and directs soybean nodule development. *The Plant J.*, **84**(1): 140- 153. DOI : <https://doi.org/10.1111/tjp.12965>
- Nouioui I, Beauchemin N, Cantor MN, Chen A, Detter JC, Furnholm T, Ghodhbane-Gtari F, Goodwin L, Gtari M, Han F, Han J, Huntmann M, Hua SX, Ivanova N, Kirpides N, Markowitz V, Marvommatitis K, Mikhailova N, Nordberg HP, Ovchinnikova G, Pagani I, Pati A, Sen A, Sur S, Szeto E, Thakur S, Luis M, Wei CL, Woyke T, Tisa LS. 2013. Draft genome sequence of *Frankia* sp. strain BMG5. 12, a nitrogen-fixing actinobacterium isolated from Tunisian soils. *Genome Announc.*, **1**: e00468-13. DOI: <https://doi.org/10.1128/genomeA.00468-13>
- Nouwen N, Arrighi J-F, Cartieaux F, Chaintreuil C, Gully D, Klopp C, Giraud E. 2017. The role of rhizobial (NifV) and plant (FEN1) homocitrate synthases in *Aeschynomene*/photosynthetic *Bradyrhizobium* symbiosis. *Sci. Rep.*, **7**: 448. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00559-0>
- Oldroyd GED, Long SR. 2003. Identification and Characterization of Nodulation-Signaling Pathway 2, a Gene of *Medicago truncatula* Involved in Nod Factor Signaling. *Plant Physiol.*, **131**(3): 1027–1032. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.102.010710>
- Oldroyd GED. 2013. Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nat. Rev. Microbiol.*, **11**: 252-263. DOI: <https://doi.org/10.1038/nrmicro2990>
- Ovchinnikova E, Journet E-P, Chabaud M, Cosson V, Ratet P, Duc G, Fedorova E, Liu W, den Camp RO, Zhukov V, Tikhonovich I. 2011. IPD3 controls the formation of nitrogen-fixing symbiosomes in pea and *Medicago* Spp. *Mol. Plant Microbe Interact.*, **24**(11): 1333-1344. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-01-11-0013>
- Perrine-Walker F, Gherbi H, Imanishi L, Hocher V, Ghodhbane-Gtari F, Lavenus J, Meriem Benabdoun F, Nambiar-Veetil M, Svistoonoff S, Laplaze L. 2011. Symbiotic signaling in actinorhizal symbioses. *Curr. Prot. and Pept. Sci.*, **12**(2): 156- 164. DOI: <https://doi.org/10.2174/138920311795684896>
- Persson T, Battenberg K, Demina IV, Vigil-Stenman T, Heuvel BV, Pujic P, Facciotti MT, Wilbanks EG, O'Brien A, Fournier P, Hernández MAC, Herrera AM, Médigue C, Normand P, Pawlowski K, Berry AM. 2015. Candidatus *Frankia Datiscae* Dg1, the Actinobacterial Microsymbiont of *Datisca glomerata*, Expresses the Canonical nod Genes nodABC in Symbiosis with Its Host Plant. *PLoS One.* **10**: e0127630-e0127630. DOI : <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127630>
- Recous S, Lashermes G, Bertrand I. 2017. Couplages et contrôles des cycles du carbone et de l'azote par les communautés microbiennes dans les sols cultivés. In *Les Sols et la Vie Souterraine : des Enjeux Majeurs en Agroécologie*, Editions Quae : 43- 62.
- Rémond D, Walrand S. 2017. Les graines de légumineuses: caractéristiques nutritionnelles et effets sur la santé. *Innov. Agro.* **60** : 133-144. DOI : <https://doi.org/10.15454/1.5138524482202214E12>
- Roy S, Liu W, Nandety RS, Crook A, Mysore KS, Pislariu CI, Frugoli J, Dickstein R, Udvardi MK. 2020. Celebrating 20 Years of Genetic Discoveries in Legume Nodulation and Symbiotic Nitrogen Fixation. *The Plant Cell.*, **32**(1): 15- 41. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.19.00279>
- Santi C, Bogusz D, Franche C. 2013. Biological nitrogen fixation in non-legume plants. *Ann. Bot.*, **111**(5): 743- 767. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mct048>
- Schimann HM. 2005. Impacts de perturbations liées à l'orpaillage sur l'évolution des communautés et fonctionnalités microbiennes d'un sol. Thèse de doctorat, Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts. p. 96.
- Schneider A, Huyghe C. 2015. *Les Légumineuses pour des Systèmes Agricoles et Alimentaires Durables*. Éditions Quae. 551p. DOI: <https://doi.org/10.35690/978-2-7592->

- 2335-0
- Sergeevich SA, Alexandrovich ZV, Yurievna SO, Yurievich BA, Igor Anatolievich T. 2015. Nod-Factor Signaling in Legume-Rhizobial Symbiosis. *Plants for the Future*. InTECH: 135-60.
- Singh S, Katzer K, Lambert J, Cerri M, Parniske M. 2014. CYCLOPS, A DNA-Binding Transcriptional Activator, Orchestrates Symbiotic Root Nodule Development. *Cell Host Micr.*, **15**: 139-152. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.chom.2014.01.011>
- Sinharoy S, Torres-Jerez I, Bandyopadhyay K, Kereszt A, Pislariu CI, Nakashima J, Benedito VA, Kondorosi E, Udvardi MK. 2013. The C2H2 transcription factor regulator of symbiosome differentiation represses transcription of the secretory pathway gene VAMP721a and promotes symbiosome development in *Medicago truncatula*. *Plant Cell*, **25**: 3584-3601. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.113.114017>
- Smit, P, Raedts J, Portyanko V, Debellé F, Gough C, Bisseling T, Geurts R. 2005. NSP1 of the GRAS protein family is essential for rhizobial nod factor-induced transcription. *Sci.*, **308**(5729): 1789–1791. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1111025>.
- Soumaré A, Diedhiou AG, Kane A. 2021. Bambara groundnut: a neglected and underutilized climate-resilient crop with great potential to alleviate food insecurity in sub-Saharan Africa. *J. Crop Improv.*, **1**-21. DOI: <https://doi.org/10.1080/15427528.2021.2000908>.
- Soumaré A, Diedhiou AG, Thuita M, Hafidi M, Ouhdouch Y, Gopalakrishnan S, Kouisni L. 2020. Exploiting Biological Nitrogen Fixation: A Route Towards a Sustainable Agriculture. *Plants*, **9**(1011): 1-22. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9081011>
- Soyano T, Kouchi H, Hirota A, Hayashi M. 2013. NODULE INCEPTION Directly Targets NF-Y Subunit Genes to Regulate Essential Processes of Root Nodule Development in Lotus japonicus. *PLoS Gen.*, **9**: e1003352. DOI : <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003352>
- Svistoonoff S, Hocher V, Gherbi H. 2014. Actinorhizal root nodule symbioses: What is signalling telling on the origins of nodulation? *Curr. Opin. Plant Biol.*, **20**: 11- 18. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.03.001>
- Tisa LS, Beauchemin N, Cantor MN, Furnholm T, Ghodhbane-Gtari F, Goodwine L, Copeland A, Gtari M, Huntmann M, Ivanonva N, Kirpides N, Markowitz V, Mavrommatis K, Mikhailova N, Nouinoui I, Oshone R, Ovchinnikova G, Pagani I, Palaniappan K, Pati A, Sen A, Shapiro N, Szeto E, Luis M, Wishart J, Woyke T. 2015. Draft genome sequence of Frankia sp. strain DC12, an atypical, noninfective, ineffective isolate from *Datisca cannabina*. *Genome Announc.*, **3**: e00889–15. DOI : <https://doi.org/10.1128/genomeA.00889-15>
- Tisa LS, Beauchemin N, Gtari M, Sen A, Wall LG. 2013. What stories can the Frankia genomes start to tell us? *J. Biosci.*, **38**: 719–726. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12038-013-9364-1>
- Tiwari M, Singh B, Yadav M, Pandey V, Bhatia S. 2021. High throughput identification of miRNAs reveal novel interacting targets regulating chickpea-rhizobia symbiosis. *Env. Exp. Bot.*, **186**: 104469. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104469>
- Tohge T, de Souza LP, Fernie AR. 2018. Current understanding of the pathways of flavonoid biosynthesis in model and crop plants. *J. Exp. Bot.* **69** (15): 4013–4028. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ery260>
- Tremblin G, Marouf A. 2021. La fixation biologique de l'azote atmosphérique. *Abrégé de biologie végétale appliquée*, Les Ulis: EDP Sciences : 71 - 80.
- Turner M, Nizampatnam NR, Baron M, Coppin S, Damodaran S, Adhikari S, Arunachalam SP, Yu O, Subramanian S. 2013. Ectopic Expression of miR160 Results in Auxin Hypersensitivity, Cytokinin Hyposensitivity, and Inhibition of Symbiotic Nodule Development in Soybean. *Plant Physiol.*, **162**(4): 2042- 2055. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.113.220699>
- Vernié T, Kim J, Frances L, Ding Y, Soleil J, Guan D, Niebel A, Gifford ML, de Carvalho-Niebel F, Oldroyd GED. 2015. The NIN Transcription Factor Coordinates Diverse Nodulation Programs in Different Tissues of the *Medicago truncatula* Root. *Plant Cell.*, **27**: 3410-3424. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00461>
- Vernié, T, Moreau S, de Billy F, Plet J, Combiér JP, Rogers C, Oldroyd G,

- Frugier F, Niebel A, Gamas P. 2008. EFD Is an ERF Transcription Factor Involved in the Control of Nodule Number and Differentiation in *Medicago truncatula*. *The Plant Cell.*, **20**(10): 2696–2713. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.108.059857>
- Wang E, Schornack S, Marsh JF, Gobbato E, Schwessinger B, Eastmond P, Schultze M, Kamoun S, Oldroyd GED. 2012. A common signaling process that promotes mycorrhizal and oomycete colonization of plants. *Curr. Biol.* **22**:2242-2246. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.043>
- Wang J, Mei J, Ren G. 2019a. Plant microRNAs: Biogenesis, Homeostasis, and Degradation. *Front. Plant Sci.*, **10**: 360. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00360>
- Wang L, Sun Z, Su C, Wang Y, Yan Q, Chen J, Ott T, Li X. 2019b. A GmNINA-miR172c-NNC1 Regulatory Network Coordinates the Nodulation and Autoregulation of Nodulation Pathways in Soybean. *Mol. Plant.*, **12**(9): 1211- 1226. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.06.002>
- Wall LG, Beauchemin N, Cantor MN, Chaia E, Chen A, Detter JC, Furnholm T, Ghodhbane-Gtari F, Goodwin L, Gtari M, Han C, Han J, Huntemann M, Hua SX, Ivanova M, Kyrpides N, Markowitz V, Mikhailova N, Nordberg HP, Nouioui I, Ovchinnikova G, Pagani I, Pati A, Sen A, Sur S, Szeto E, Thakur S, Wei CL, Woyke T, Tisa LS. 2013. Draft genome sequence of *Frankia* sp. strain BCU110501, a nitrogen-fixing actinobacterium isolated from nodules of *Discaria trinevis*. *Genome Announc.*, **1**: e00503-13. DOI: <https://doi.org/10.1128/genomeA.00503-13>
- Wang Y, Li K, Chen L, Zou Y, Liu H, Tian Y, Li D, Wang R, Zhao F, Ferguson BJ. 2015a. MicroRNA167-directed regulation of the auxin response factors GmARF8a and GmARF8b is required for soybean nodulation and lateral root development. *Plant physiol.*, **168**(3): 984- 999. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.15.00265>
- Wang Y, Wang Z, Amyot L, Tian L, Xu Z, Gruber MY, Hannoufa A. 2015b. Ectopic expression of miR156 represses nodulation and causes morphological and developmental changes in *Lotus japonicus*. *Mol. Gen. Genom.*, **290**(2): 471- 484. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00438-014-0931-4>
- Wang Y, Wang L, Zou Y, Chen L, Cai Z, Zhang S, Zhao F, Tian Y, Jiang Q, Ferguson BJ, Gresshoff PM, Li X. 2014. Soybean miR172c Targets the Repressive AP2 Transcription Factor NNC1 to Activate ENOD40 Expression and Regulate Nodule Initiation. *The Plant Cell.*, **26**(12): 4782–4801. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.114.131607>.
- Werner GDA, Cornwell WK, Sprent JI, Kattge J, Kiers ET. 2014. A single evolutionary innovation drives the deep evolution of symbiotic N₂-fixation in angiosperms. *Nat. Commun.*, **5**: 1–9. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms5087>
- Xiao TT, Schilderink S, Moling S, Deinum EE, Kondorosi E, Franssen H, Kulikova O, Niebel A, Bisseling T. 2014. Fate map of *Medicago truncatula* root nodules. *Dev.*, **141**(18): 3517- 3528. DOI: <https://doi.org/10.1242/dev.110775>
- Xie F, Murray JD, Kim J, Heckmann AB, Edwards A, Oldroyd GED, Downie JA. 2012. Legume pectate lyase required for root infection by rhizobia. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **109**(2): 633-638. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1113992109>
- Zanetti ME, Blanco FA, Beker MP, Battaglia M, Aguilar MO. 2010. AC subunit of the plant nuclear factor NF-Y required for rhizobial infection and nodule development affects partner selection in the common bean-*Rhizobium etli* symbiosis. *The Plant Cell.*, **22**(12): 4142-4157. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.110.079137>
- Zanetti M E, Blanco F, Reynoso M, Crespi M. 2020. To keep or not to keep : mRNA stability and translatability in root nodule symbiosis. *Curr. Opin. Plant Biol.*, **56**: 109- 117. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2020.04.012>
- Zhu, H, Chen T, Zhu M, Fang Q, Kang H, Hong Z, Zhang Z. 2008. A Novel ARID DNA-Binding Protein Interacts with SymRK and Is Expressed during Early Nodule Development in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol.*, **148**(1): 337–347. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.108.119164>.
- Zipfel C, Oldroyd GED. 2017. Plant signalling in symbiosis and immunity. *Nat.*, **543**: 328–336. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature22009>.