

Article de recherche

Reçu: 14 Juillet 2021/Accepté: 26 Juillet 2021

Prévalence de la symbiose chez *Acacia raddiana* (*A. tortilis* subsp. *raddiana*) et spectre d'hôte des souches de *Rhizobia* associées

N. Nazhat-Ezzaman¹, N. Bendifallah², H. Tarek^{2*}, S. Ouled Amrane³, R. Sahki⁴, S. Amrani¹

¹ Lab. de BPO, Faculté des sciences biologiques, USTHB, BP 32, El-Alia, Bab Ezzouar, 16111, Alger.

² Institut national de la recherche forestière (INRF), Station de Bainem, Algérie.

³ Faculté des sciences biologiques, USTHB, Station expérimentale de Meniaa, Algérie.

⁴ Institut national de la recherche forestière (INRF), Station de Tamanrasset, Algérie.

* Auteur correspondant : Tarek.h2021@yahoo.com

ملخص

Acacia tortilis subsp. *raddiana* تعتبر من أشجار البقوليات الأكثر إنتشار في المناطق الصحراوية الجزائرية تعتبر فصيلة كثيرة الإندماج مع مناخ المنطقة ومن خصائصها قابليتها للتشجير في هذه المنطقة أكثر خاصية تمتاز بها هي تعايشها مع بكتيريا *Rhizobia* وتثبيتها للنيتروجين. كل هذه الإمتيازات والخصائص أدت بنا لدراسة إنتشار هذا التعايش وخصائص بكتيرية *Rhizobia* التي تشاركها الدراسة قامت على 101 شجيرة أتى بها من 9 مناطق طبيعية و 8 مشاتل – فالنتائج أكدت أن *A. raddiana* تكون عامة عقد جذرية وتثبت النيتروجين رغم الشروط الغير الملائمة للتربة التي تميز هذه المنطقة أما خصائص التعايش لـ 51 بكتيرية *Rhizobia* الشريكة لـ *A. raddiana* أثبتت أنها ليست دقيقة في اختيار الشريك التعايش وأنها قابلة أن تكون تعايش مع أنواع أخرى من الأكاسيا : *A. seyal*, *A. ehrenbergiana* إن هذه البكتيريا تمثل إمكانية لإنتاج اللقاح الموجه لا لتلقيح بذور *A. raddiana* فقط بل أنواع أخرى من الأكاسيا. الكلمات الأساسية: *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, المناطق الصحراوية، العقيدات، تثبيت النيتروجين، الجذور المصاحبة.

Abstract

Acacia tortilis (Forsskal) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan [*Acacia raddiana* Savi s.s.] is the most widely spread woody legume in desert regions of Algeria. As a well-adapted species, it represents a good potential for forestation or reforestation in these areas. Its capacity to establish a nitrogen-fixing symbiosis with rhizobia constitutes an important characteristic for its development and its adaptation to such environmental conditions. For these reasons, the authors have conducted a study on the prevalence of the symbiosis in this species and on the characterization of their associated rhizobial strains. The evaluation of 101 plants from nine natural sites and eight nurseries revealed that nitrogen-fixing nodules are generally present in *A. tortilis* subsp. *raddiana*, despite the harsh edaphic conditions prevailing in natural and nursery environments of southern Algeria. Symbiotic characterization of 51 strains of rhizobia associated with *A. tortilis* subsp. *raddiana* allowed to demonstrate that these are not very specific and can, for most of them, form nitrogen-fixing nodules in other acacias species of Algerian desert areas, namely *Acacia seyal* Del. and *Acacia ehrenbergiana* Hayne. Therefore, these strains have a potential for inoculum production for inoculation of *A. tortilis* subsp. *raddiana* as well as other species of acacias.

Key words: *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, desert areas, nodulation, nitrogen fixation, associated rhizobia.

Résumé

Acacia tortilis subsp. *raddiana* (*A. raddiana*) est la légumineuse ligneuse la plus répandue dans les régions désertiques d'Algérie, en tant qu'espèce bien adaptée, elle constitue un potentiel pour le boisement et/ou le reboisement de ces régions. Sa capacité d'établir une symbiose fixatrice d'azote avec les rhizobia constitue un caractère important pour son développement et son adaptation aux conditions du milieu. C'est pour ces raisons que nous avons mené une étude portant sur la prévalence de la symbiose chez cette espèce et sur la caractérisation des souches de rhizobia associées. L'étude qui a porté sur 101 plants provenant de 9 sites naturels et de 8 pépinières, nous a permis d'établir qu'*A. raddiana* est généralement nodulée et fixatrice d'azote malgré les conditions édaphiques défavorables qui prévalent en milieu naturel et dans les pépinières du sud du pays.

Mots clés : *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, régions désertiques, nodulation, fixation d'azote, rhizobia associés.

1. Introduction

Les acacias autochtones des régions désertiques d'Algérie (Afrique du Nord) sont représentés par six taxons *Acacia tortilis* (Forsskal) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan, *A. ehrenbergiana* Hayne, *A. seyal* Del., *A. laeta* Benth., *A. nilotica* (L.) Del. subsp. *adstringens* (Schum. & Thonn.) Roberty et *A. nilotica* (L.) Del. subsp. *tomentosa* (Benth.) Brenan. Ces six taxons font partie du sous genre *Acacia* tel que défini par [Murphy \(2008\)](#). Un septième taxon, *Acacia albida* (Del.), longtemps considéré comme faisant partie de la tribu des Acacieae et du genre *Acacia*, a été transféré depuis à la tribu des Ingaea et au genre monospécifique *Faidherbia* sous le nom de *F. albida* (Del.) A. Chev. ([Ozenda, 1983](#)). Parmi ces espèces, *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, que nous désignerons par *A. raddiana* dans ce qui suit, est de loin la légumineuse ligneuse la plus abondante et la plus répandue des régions désertiques d'Algérie ([Bensaid, 1988](#)). Elle est présente dans le Sahara central et le Sahara nord-occidental où elle occupe généralement les berges, lits d'oueds et zones d'épandage avec une préférence pour les terrains graveleux ([Maire, 1933](#); [Quezel et Simonneau, 1963](#); [Bensaid et al. 1996](#); [Chenoune, 2005](#)).

Il s'agit d'une espèce ligneuse bien adaptée aux conditions du désert et dont l'enracinement profond permet la fixation des sables, favorise l'infiltration de l'eau ainsi que la redistribution des éléments nutritifs dans le sol. Par son effet brise-vent, son ombre, sa litière et son exsudation racinaire, elle permet la création et le maintien d'un microclimat et de niches écologiques favorables à la strate herbacée ainsi qu'à la microflore tellurique ([Depierre et Gillet, 1991](#); [Ganry et Dommergues, 1995](#); [Dommergues et al. 1999](#); [Grego et al. 2003](#); [Grouzis et Akpo, 2003](#)).

Ses feuilles et ses jeunes rameaux, qui restent verts durant toute l'année, sont la base de l'alimentation du bétail, en particulier durant la longue saison sèche, et fournissent une précieuse pâture pour les animaux (chèvres, dromadaires, moutons) qui apprécient également ses gousses ([Dommergues et al. 1999](#); [Le Floch et Grouzis, 2003](#)). L'espèce est également utilisée par les populations locales pour de nombreux usages en tant que bois de chauffe, bois d'œuvre et bois pour la production de charbon, en tannerie et en médecine

traditionnelle ([Le Floch et Grouzis, 2003](#); [Sahki et Sahki, 2004](#)).

A l'instar de la majorité des légumineuses, *A. raddiana* est capable de former une symbiose fixatrice d'azote avec les bactéries du groupe des rhizobia ce qui lui permet d'être une espèce pionnière pour la colonisation des sols pauvres et/ou dégradés, de les enrichir en azote et de jouer ainsi un rôle important dans la succession écologique ([Ganry et Dommergues, 1995](#); [Dommergues et al. 1999](#); [Gueye et Ndoye, 2003](#); [Grouzis et Le Floch, 2003](#)).

De nombreuses études ont été consacrées à la fixation symbiotique de l'azote par *A. raddiana* ainsi qu'à la nature des souches de rhizobia qui lui sont associées, essentiellement au Sénégal, Afrique de l'Ouest ([De Lajudie et al. 1993, 1994, 1998, 2003](#); [Ba et al. 2002](#); [Ndiaye et al. 2002](#)) et en Afrique de l'Est comme au Kenya ([Odee et al. 1995, 1997, 2002](#)) et en Éthiopie ([Wolde-Meskel et al. 2005](#)). Ces études passées en revue par [Leary et al. \(2006\)](#) indiquent qu'*A. raddiana* est généralement nodulée et fixatrice d'azote. Elle est capable de s'associer avec de nombreuses espèces de rhizobia avec une prédominance de *Sinorhizobium* un genre de rhizobia renommé depuis en *Ensifer* ([Young, 2003](#)) et dont les espèces *E. meliloti*, *E. fredii*, *E. saheli* et *E. teranga* constituent vraisemblablement les microsymbiotes les plus communs. *Acacia raddiana* est aussi capable de s'associer aux représentants des deux autres groupes de rhizobia à croissance rapide, à savoir les *Mesorhizobium* (*M. plurifarum*) et les *Rhizobium* (*R. tropici*). Le seul groupe de rhizobia avec lequel l'espèce semble ne pas pouvoir s'associer est celui des rhizobia à croissance lente du genre *Bradyrhizobium* ([Dreyfus et Dommergues, 1981](#); [Dommergues et al. 1999](#); [Ndiaye et al. 2002](#); [Leary et al. 2006](#)). En Afrique du Nord, seuls quelques travaux portant sur un nombre réduit de souches ont été menés en Tunisie ([Zakhia et De Lajudie, 2006](#); [Ben Romdhane et al. 2005, 2006](#)) et au Maroc ([Khabaya et al. 1998](#); [Zerhari et al. 2000](#)). Ces travaux ont montré qu'à l'instar des autres régions d'Afrique, les rhizobia les plus fréquemment associés à *A. raddiana* sont représentés surtout par des *Ensifer* mais que l'espèce est capable de s'associer également avec des *Mesorhizo-*

bium et des *Rhizobium* (Ben Romdhane et al. 2005, 2006). Dans le cas particulier de l'Algérie, aucune étude sur la prévalence de la symbiose et la nature des souches de rhizobia associées à cette légumineuse n'a été à notre connaissance publiée.

Il était donc intéressant sur le plan scientifique de déterminer la nature et d'évaluer la diversité des rhizobia associés à *A. raddiana* et sur le plan pratique de mettre sur pied une collection de souches de rhizobia compétente en vue de leur évaluation pour la production d'inoculants destinés aux pépinières. En effet, dans la perspective d'actions de boisement et de reboisement des zones désertiques par des plants de légumineuses ligneuses produits massivement en pépinières, il est nécessaire d'optimiser leur symbiose avec les rhizobia afin de profiter au mieux de leur pouvoir fixateur d'azote sur les aires de plantation. Les résultats obtenus devraient permettre de vérifier si l'établissement et l'expression de la symbiose à rhizobia chez *Acacia raddiana* sont assurés malgré les conditions édaphiques défavorables que l'espèce rencontre dans son milieu naturel et de révéler la biodiversité des souches de rhizobia qui lui sont associées.

2. Matériel et méthodes

2.1 Matériel végétal

L'étude a été réalisée en 2005 sur 101 jeunes plants âgés de douze mois prélevés au niveau de neuf sites en milieu naturel à raison de 5 plants par site ou recueillis au niveau de huit pépinières du nord et du sud du pays à raison de 7 plants par pépinière (Figure 1). Ces derniers ont été produits en sachets de polyéthylène (15 x 25 cm) perforés, sur de la terre végétale prélevée au niveau des pépinières ou aux abords immédiats de celles-ci à partir d'un même lot de graines fournies par l'Institut National de la Recherche Forestière (INRF, Arboretum de Baïnem - Alger).

Au laboratoire, après excision des nodules pour la mesure de leur pouvoir fixateur d'azote, les plants sont pesés à l'état frais puis mis à sécher à 65°C pendant 96 h pour déterminer leur poids sec et leur teneur en eau.

Dans le cas des plants provenant du milieu naturel, nous avons pris soin de réaliser nos prélèvements juste après la période des pluies afin de disposer de plants en bon état physiologique et de

faciliter leur excavation.

2.2. Évaluation des performances symbiotiques des plants

Le système racinaire des plants excavés ou recueillis auprès des pépinières est lavé à l'eau courante et rincé avec de l'eau distillée stérile. Les nodules de chaque plant sont excisés et leur pouvoir fixateur d'azote est déterminé juste après leur prélèvement par la mesure de leur ARA (activité réductrice de l'acétylène (C_2H_2) en éthylène (C_2H_4)) selon la méthode préconisée par Grove et Malajczuk (1987) dans une enceinte de 100 mL étanche aux gaz et comportant un septum pour l'injection et le prélèvement d'échantillons gazeux à l'aide d'une seringue. Après 2 h d'incubation sous acétylène à 25°C, une aliquote de l'atmosphère d'incubation est prélevée pour l'analyse chromatographique. Le

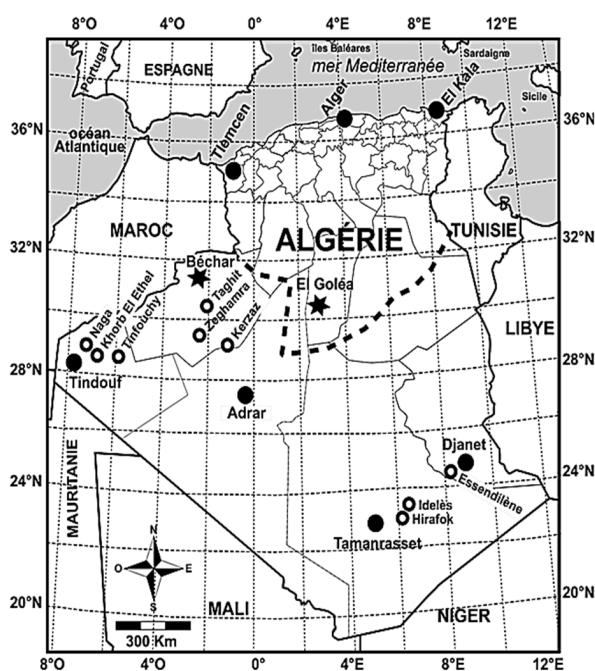


Figure 1. Localisation géographique des sites naturels (○) et des pépinières (●) de provenance des plants d'*Acacia raddiana* utilisés dans cette étude.

Les localités signalées par une étoile (★) représentent des repères géographiques. La limite méridionale approximative de l'aire de répartition de l'espèce en Algérie est signalée par la courbe en trait discontinu.

chromatographe utilisé (Fractovap 4200, Carlo Erba, Italie) est équipé d'un détecteur à ionisation de flamme (FID) et d'une colonne en acier de 2 m de long et 1/8 de pouce ($\approx 0,32$ cm) de diamètre remplie de Spherosil XOB 075 - 80-100 mesh (Rhône-Poulenc, France) imprégné de 10% de Na_2PO_4 . La phase mobile est représentée par de l'azote à un débit de 35 mL min^{-1} et la flamme nécessaire au FID est assurée par un mélange hydrogène-air à un débit de 30 et de 300 mL min^{-1} respectivement. Les conditions de température retenues pour une bonne résolution de l'éthylène et de l'acétylène sont de 80°C pour le four et de 100°C pour l'injecteur et le détecteur. L'ARA des lots de nodules provenant du même plant est exprimé en nanomoles de C_2H_4 produites par heure et par plante ($\text{nM.C}_2\text{H}_4.\text{h}^{-1}.\text{Plant}^{-1}$). A l'issue de l'incubation sous acétylène, les nodules sont mis à sécher à 65°C pendant 96 h et leur poids sec déterminé.

2.3. Tests de nodulation

Les tests de nodulation nécessaires à l'authentification des isolats, à la détermination du spectre d'hôte des souches bactériennes et à la vérification de l'efficacité des couples symbiotiques obtenus ont été réalisés dans des pots en plastique de 300 mL. Ces tests sont réalisés par réinoculation des souches à des plantules axéniques obtenues au laboratoire dans des pots renfermant 250 g d'un mélange de sable de rivière et de tourbe (2/1; v/v) stérile. Ce mélange est stérilisé à 121°C durant une heure, à trois reprises séparées par un séjour de 48 h à 25°C (Chao et Alexander, 1984). Pour la détermination du spectre d'hôte, nous avons retenus comme plantes cibles, en plus d'*Acacia raddiana*, cinq taxons de mimosoïdées autochtones des régions désertiques d'Algérie : *Acacia ehrenbergiana*, *A. seyal*, *A. laeta*, *A. nilotica* subsp. *adstringens* et *Faidherbia albida*. Les semences de ces légumineuses nous ont été fournies par l'Institut national de la recherche forestière, arboretum de Baïnem, Alger. Elles ont été triées par tamisage et la classe de taille la plus représentative a été retenue. Les graines ont été scarifiées par incision à l'aide d'une lame pour lever la dormance tégumentaire. La surface des graines est stérilisée par immersion durant 5 min dans de l'hypochlorite de calcium à 5,25%. Elles sont alors rincées avec de l'eau distillée stérile et mises à germer en boîtes de Petri sur un mélange agar/eau (0,75%; p/v) pendant 48 h

dans une étuve réglée à 25°C . Une fois que la radicule a pointé, elles sont transférées en pots sur mélange sable/tourbe, porté à 80% de sa capacité de rétention en eau à l'aide d'eau distillée stérile. Après émergence des plantules, les pots sont inoculés par 3 mL d'une culture bactérienne obtenue en milieu TY (Tryptone Yeast Extract), renfermant environ 10^8 cellules mL^{-1} et placés à 25°C en chambre de culture réglée à une photopériode de 16 h de jour et de 8 h de nuit. Les pertes en eau résultant de l'évaporation et de l'évapotranspiration sont déterminées toutes les 48 h par pesée des pots et compensées par l'addition d'une quantité équivalente d'eau distillée stérile. Douze semaines après inoculation, les plantules sont déterrées et leur système racinaire est lavé à l'eau du robinet et rincé avec de l'eau distillée stérile. Les nodules de chaque plant sont excisés et leur capacité de fixer l'azote est déterminée par la détection d'une ARA. Ils sont alors mis à sécher à 65°C pendant 96 h et leur poids sec déterminé. Les tests de nodulation ont été réalisés à raison de 7 répétitions par souche et par légumineuse dans des pots supportant chacun un plant.

2.4. Analyse statistique

Les données obtenues sont traitées avec la version 4.0 du logiciel Origin (Microcal, USA) pour l'analyse de la variance (ANOVA) et les moyennes obtenues ont été comparées avec le test de Newman-Keuls au seuil de probabilité de 5 % (Dagnélie, 1980).

3. Résultats et Discussion

3.1. Prévalence de la symbiose à rhizobia chez *Acacia raddiana*

Cette étude a été réalisée sur 101 jeunes plants d'*A. raddiana* parmi lesquels 90 ont été recueillis à partir de pépinières assurant la production de l'espèce à des fins de reboisement et/ou d'étude et 45 prélevés à partir du milieu naturel au niveau de trois régions du Sahara : Tindouf, Béchar et Tamanrasset (Figure 1) au niveau desquelles il a été possible de recueillir des plants d'*A. raddiana* issus de régénération naturelle. La présence de jeunes plants au niveau des sites retenus et leur nombre élevé, en particulier au niveau des lits des oueds de la région de Béchar, laissent indiquer que la régénération de l'espèce ne semble pas poser de problème particu-

Tableau 1. Origine, biométrie (poids sec des plants, teneur en eau, poids des nodules) et efficacité (activité réductrice de l'acétylène) des plants d'*Acacia raddiana* recueillis au niveau des pépinières ou prélevés en milieu naturel

Lieux de prélèvement	AL (m)	EB	P* (mm.an ⁻¹)	T* (°C)	NP	NPN	NPE	Pds** (g.plant ⁻¹)	TE** (%)	PdsN** (mg.plant ⁻¹)	AREd** (nM.C ₂ H ₄ .plant ⁻¹ .h ⁻¹)
Pépinières	Alger-Ben Aknoun	198	SH	487,2	17,7	7	7	5,66 ^a	58,4 ^a	74,3 ^a	221,2 ^a
	Alger-Bainem	208	SH	487,2	17,7	7	7	5,87 ^a	54,7 ^a	98,7 ^a	187,4 ^a
	El Kala	86	H	651,2	17,8	7	6	5,27 ^a	56,3 ^a	133,7 ^b	301,2 ^b
	Tlemcen	686	SA	251,7	17,3	7	7	5,14 ^a	54,2 ^a	61,4 ^a	184,7 ^a
	Adrar	248	S	8,2	24,5	7	7	3,32 ^b	52,2 ^a	58,2 ^a	87,1 ^c
Sud	Djanet	1028	S	4,6	22,5	7	7	3,43 ^b	51,4 ^a	28,5 ^c	42,3 ^d
	Tamanrasset	1371	S	7,3	22,3	7	5	3,58 ^b	54,1 ^a	37,2 ^c	38,6 ^d
	Tindouf	401	S	12,4	23,9	7	6	4,14 ^b	50,2 ^a	43,3 ^c	91,2 ^c
	Idelès	1393	S	7,3	22,3	5	5	1,28 ^c	44,4 ^b	23,7 ^c	28,4 ^d
	Essendilène	1192	S	7,3	22,5	5	4	1,36 ^c	47,7 ^b	34,12 ^c	17,8 ^d
Milieu naturel	Hirafok	1507	S	7,3	22,3	5	5	1,06 ^c	43,7 ^b	19,2 ^d	13,5 ^d
	Taghit	675	S	31,3	24	5	5	2,13 ^d	48,7 ^b	41,5 ^c	38,3 ^d
	Zeghamra	570	S	31,3	24	5	4	1,98 ^d	51,2 ^a	61,2 ^c	24,6 ^d
	Kerzaz	442	S	31,3	24	5	5	2,17 ^d	52,6 ^a	51,1 ^c	18,8 ^d
	Tinfouchy	600	S	12,4	23,9	5	4	1,43 ^c	41,6 ^b	28,5 ^d	11,7 ^d
Tindouf	Khorb El Ethel	562	S	12,4	23,9	5	4	1,11 ^c	39,4 ^b	19,2 ^d	17,5 ^d
	Naga	483	S	12,4	23,9	5	4	1,62 ^c	42,3 ^b	22,3 ^d	22,4 ^d

Abbreviations - AL : Altitude en m - EB : Étage bioclimatique (H : humide; S : saharien; SA : semi-aride; SH : subhumide) - P : Précipitations (mm.an⁻¹) - T : Température annuelle moyenne (°C) - NP : Nombre de plants examinés - NPN : Nombre de plants nodulés - NPE : Nombre de plants efficaces - Pds : Poids sec des plants (g.plant⁻¹) - TE : Teneur en eau en % - PdsN : Poids sec des nodules (mg.plant⁻¹) - AREd : Activité réductrice de l'acétylène (nM.C₂H₄.plant⁻¹.h⁻¹).

* Moyennes des deux années 2004-2005 c au niveau des stations météorologiques les plus proches des pépinières et sites naturels d'origine des plants.

** Moyennes établies sur les plants nodulés et efficaces. La biomasse des plants a été mesurée sans nodules. Pour chaque colonne, les valeurs suivies d'une même lettre en exposant ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% d'après le test de Newman et Keuls.

lier comme cela a déjà été rapporté par Bensaid et al. (1996).

La plupart des plants examinés (94/101 soit près de 93%) ont montré sur leur système racinaire la présence de nodosités caractéristiques de la symbiose rhizobia-légumineuses (Tableau 1). La majorité des plants nodulés (88/94 soit près de 94%) s'est révélée efficiente c'est-à-dire capable de réduire l'azote moléculaire en ammoniac comme l'atteste leur ARA. Cette prévalence élevée de la nodulation et de la fixation d'azote chez les plants d'*A. raddiana* indique que l'espèce peut recruter facilement, parmi les pools de rhizobia des sols des sites naturels et des pépinières explorés, des souches de rhizobia compétentes pour établir une symbiose fixatrice d'azote. Les conditions édaphiques défavorables qui prévalent, particulièrement au niveau des sites naturels et des pépinières du sud du pays (déficit hydrique, dessiccation, températures élevées, salinité...), ne semblent pas constituer une limite absolue à la présence des rhi-

zobia et à l'établissement de la symbiose (Zahran, 1999; Graham, 2008). *A. raddiana* qui est considéré comme un assez bon fixateur d'azote (Ndoye et al. 1995; Dommergues et al. 1999; Gueye et Ndoye, 2003) représente donc un potentiel non négligeable pour l'amélioration du niveau de fertilité azotée des sols des régions désertiques.

3.2. Comparaison entre milieu naturel et pépinières

Les résultats obtenus (Tableau 1) indiquent que les biomasses nodulaires des plants ainsi que leur ARA sont très hétérogènes puisqu'elles varient respectivement entre 19 et 133 mg.plant⁻¹ et 11 et 301 nM.C₂H₄.plant⁻¹.h⁻¹ selon la provenance des plants. Les plants provenant des pépinières ont montré des performances symbiotiques (Biomasse nodulaire et ARA) nettement supérieures à celles des plants provenant du milieu naturel (Figure 2A). En effet, les moyennes de la biomasse nodulaire et de

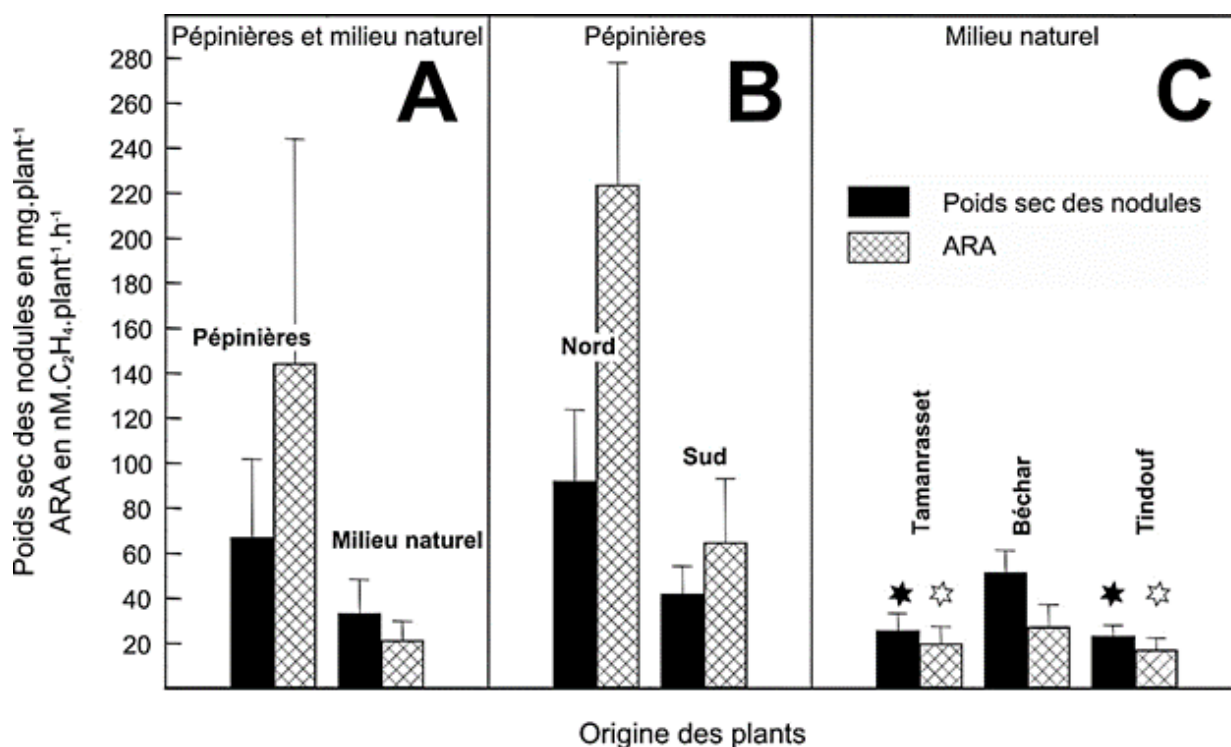


Figure 2. Biomasse nodulaire sèche (en mg.plant⁻¹) et activité réductrice de l'acétylène (en nM.C₂H₄.h⁻¹.Plant⁻¹) des plants d'*Acacia raddiana* selon la localisation régionale des pépinières et des sites de prélèvement en milieu naturel. **A:** Comparaison pépinières/milieu naturel; **B:** Comparaison pépinières sud/pépinières nord; **C:** Comparaison entre les différents sites naturels.

l'ARA des plants provenant de pépinières sont respectivement de l'ordre de 67 mg.plant^{-1} et $145 \text{ nM.C}_2\text{H}_4.\text{plant}^{-1}.\text{h}^{-1}$ contre seulement 33 mg.plant^{-1} et $21 \text{ nM.C}_2\text{H}_4.\text{plant}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour les plants provenant du milieu naturel.

La supériorité des performances symbiotiques des plants provenant de pépinières comparative-ment à ceux provenant du milieu naturel résulterait vraisemblablement des conditions plus favorables dont profitent les premiers. En effet, au niveau des pépinières, l'arrosage régulier des plants et l'action de la toile ombrière qui réduit l'échauffement du substrat de culture favorisent vraisemblablement la croissance des plants, la présence d'une microflore rhizobienne plus abondante et/ou l'établissement de la symbiose. A l'opposé, en milieu naturel, le déficit hydrique, la dessiccation ainsi que l'échauffement considérable du substrat édaphique sont des facteurs de nature à réduire la croissance des plants, la microflore rhizobienne et/ou à inhiber l'établissement de la symbiose (Zahran, 1999; Sadowsky, 2005; Graham, 2008). Ces hypothèses sont confortées par les données relatives à la croissance et à l'état hydrique des plants (Tableau 1). En effet, la biomasse et la teneur en eau sont systématiquement plus élevées en pépinière qu'en milieu naturel et dans ce dernier cas plus élevés pour la région de Béchar qui bénéficie d'un meilleur bilan pluviométrique que les régions de Tamanrasset et de Tindouf (Tableau 1).

3.3. Comparaison entre les pépinières du nord et celles du sud

De même, il a été observé une différence des performances symbiotiques entre les plants provenant des pépinières situées au nord et au sud du pays (Figure 2B). Les performances symbiotiques moyennes des plants provenant des pépinières du nord du pays, 92 mg.plant^{-1} et $224 \text{ nM.C}_2\text{H}_4.\text{plant}^{-1}.\text{h}^{-1}$, sont nettement supérieures à celles enregistrées pour les plants provenant des pépinières du sud du pays, 42 mg.plant^{-1} et $64 \text{ nM.C}_2\text{H}_4.\text{plant}^{-1}.\text{h}^{-1}$.

La différence entre les performances symbiotiques des plants provenant des pépinières du nord et du sud résulterait du fait que les sols utilisés comme support pour la culture des jeunes plants d'*A. raddiana* seraient plus riches et mieux structurés au nord du pays. Ils renfermeraient par conséquent une microflore rhizobienne plus abondante tout en bénéficiant, du fait de leur localisation sep-

tentrionale, de conditions édaphiques (humidité et température) plus favorables à la croissance des plants (Tableau 1). Ce serait particulièrement le cas pour les températures qui seraient, au nord du pays, plus favorables à l'implantation dans le sol d'une microflore rhizobienne abondante et/ou à l'établissement et à l'expression de la symbiose (Zahran, 1999 ; Graham, 2008).

3.4 Comparaison entre les différents sites de prélèvement en milieu naturel

En ce qui concerne les performances symbiotiques des plants d'*A. raddiana* provenant du milieu naturel, nous remarquerons que ceux provenant de la région de Béchar se sont révélés mieux nodulés et, dans une moindre mesure, plus efficaces que ceux prélevés de la région de Tindouf et de Tamanrasset (Figure 2C). Cette supériorité est vraisemblablement en relation avec les conditions édaphiques, en particulier de la pluviométrie qui est plus consistante au niveau de la région de Béchar qu'au niveau des régions de Tamanrasset et de Tindouf avec respectivement 31,3, 7,3 et 12,4 mm an^{-1} de moyenne pour les deux années ayant couvert l'étude (2004-2005). Le déficit hydrique et la dessiccation du substrat édaphique sont, en effet, des contraintes qui peuvent réduire de manière drastique la nodulation et la fixation d'azote chez les légumineuses (Zahran, 1999; Giller, 2001; Sadowsky, 2005).

3.5. Caractéristiques symbiotiques des souches associées

Pour la caractérisation symbiotique et génotypique des souches de rhizobia associés à *A. raddiana* nous avons procédé à leur extraction à partir de trois plants nodulés et efficaces choisis aléatoirement parmi ceux recueillis au niveau de chaque pépinière et site naturel. Nous avons obtenus ainsi 51 isolats bactériens (Tableau 2). La réinoculation de ces 51 isolats à des plantules axéniques d'*A. raddiana* nous a permis de les authentifier comme étant des souches de rhizobia puisqu'ils se sont révélés capables d'induire la nodulation des plantules de l'espèce en conditions bactériologiques contrôlées (Tableau 2).

L'inoculation de ces souches à des plantules axéniques des cinq autres taxons de mimosoïdées des régions désertiques d'Algérie retenus pour

Tableau 2. Spectre d'hôte des souches de rhizobia associées à *Acacia raddiana*.

	Lieux de prélèvement	Code souche*	Spectre d'hôte**					<i>Faidherbia albida</i>
			<i>A. raddiana</i>	<i>A. laeta</i>	<i>A. seyal</i>	<i>A. nilotica</i> ***	<i>A. ehrenbergiana</i>	
Pépinières	Nord	Alger - Ben Aknoun BAK-P1, P2 et P3	EF	EF	NE	EF	EF	-
		BAI-P1	EF	EF	EF	EF	EF	-
		Alger - Bainem BAI-P2	EF	EF	EF	EF	EF	-
		BAI-P3	EF	-	P	-	-	-
		El Kala ELK-P1	EF	-	EF	EF	EF	-
		ELK-P2	EF	P	EF	P	EF	-
		ELK-P3	EF	-	EF	-	EF	-
		Tlemcen TLE-P1	EF	EF	-	EF	EF	NE
		TLE-P2	EF	NE	NE	EF	-	-
		TLE-P3	EF	NE	NE	EF	-	P
	Sud	Adrar ADR-P1	EF	EF	NE	-	NE	EF
		ADR-P2	EF	NE	NE	-	EF	EF
		ADR-P3	EF	-	NE	EF	-	-
		Djanet DJA-P1	EF	EF	NE	NE	EF	NE
		DJA-P2	EF	-	EF	EF	-	-
		DJA-P3	EF	EF	-	NE	-	-
		Tamanrasset TAM-P1	EF	EF	EF	EF	EF	-
		TAM-P2	EF	EF	EF	EF	NE	P
		TAM-P3	EF	EF	EF	EF	EF	-
		Tindouf TIN-P1	EF	EF	EF	EF	EF	P
Milieu naturel	Idelès	TIN-P2	EF	EF	EF	EF	EF	P
		TIN-P3	EF	-	P	-	-	NE
		IDE-N1	EF	EF	EF	-	EF	-
	Tamanrasset Essendilène	IDE-N2	EF	EF	-	EF	-	-
		IDE-N3	EF	EF	EF	-	EF	-
		ESS-N1, N2 et N3	EF	-	EF	EF	EF	EF
	Hirafok	HER-N1	EF	EF	EF	-	EF	-
		HER-N2	EF	EF	EF	-	EF	-
		HER-N3	EF	P	-	EF	EF	-
	Taghit	TAG-N1	EF	-	NE	EF	NE	P
		TAG-N2	EF	EF	EF	EF	EF	-
		TAG-N3	EF	EF	EF	NE	EF	-
	Béchar Zeghamra	ZEG-N1, N2 et N3	EF	NE	EF	EF	-	-
		Kerzaz KER-N1, N2 et N3	EF	-	EF	-	EF	P
	Tinfouchy	TNF-N1	EF	EF	NE	EF	EF	-
		TNF-N2	EF	-	-	-	P	-
		TNF-N3	EF	EF	EF	EF	EF	-
	Tindouf Khorb El Ethel	KHO-N1, N2 et N3	EF	EF	P	-	EF	-
		NAG-N1	EF	-	EF	-	EF	-
		NAG-N2	EF	P	EF	-	EF	P
	Naga	NAG-N3	EF	-	EF	-	EF	-

* Lorsque les trois plants de la même pépinière ou du même site naturel sont nodulés par la même espèce de rhizobia, les trois souches concernées sont regroupées sur la même ligne du tableau. ** **EF**, nodulation efficiente (activité réductrice de l'acétylène décelée); **NE**, nodulation inefficente (activité réductrice de l'acétylène non décelée); -, pas de nodulation; **P**, formation de pseudonodules sur quelques plants (petits nodules blanchâtres ne contenant pas de rhizobia). *** *Acacia nilotica* subsp. *Adstringens*.

cette étude nous a permis de montrer que le spectre d'hôte des souches de rhizobia associées à *A. raddiana* est très variable (Tableau 2). Une seule des 51 souches isolées, la souche DJA-P1, s'est révélée capable de noduler toutes les mimosoïdées testées. A l'opposé, deux souches (BAI-P3 et TINF-N2) ont présenté un spectre d'hôte très étroit puisqu'elles ne sont capables d'induire la nodulation que chez *A. raddiana*, leur plante hôte d'origine. Les autres souches ont présenté, quant à elles, un spectre d'hôte relativement large puisqu'elles se sont révélées capables de noduler, en plus d'*A. raddiana*, 7 à 8 des 9 mimosoïdées testées.

Les résultats des tests d'inoculation croisée montrent, par ailleurs, que les taxons *Acacia seyal*, *A. ehrenbergiana*, *A. laeta*, et *A. nilotica* subsp. *ads-tringens* sont très susceptibles au souchier constitué puisque 31 à 41 des 51 souches testées (61 à 80%) sont capables de noduler leurs plants. Une telle promiscuité de la nodulation chez des rhizobia isolés d'acacias africains a déjà été rapportée par Habbish et Khairi (1970), Dreyfus et Dommergues (1981), Lortet et al. (1996) et De Lajudie et al. (2003). Cette promiscuité symbiotique laisse indiquer que les facteurs Nod, signaux moléculaires qui jouent un rôle déterminant dans la spécificité de nodulation, produits par ces rhizobia présentent des structures similaires comme cela a été établi par Lortet et al. (1996), Lorquin et al. (1997a, b) et De Lajudie et al. (2003). C'est la similitude de structure des facteurs Nod d'espèces rhizobiennes différentes qui explique qu'elles puissent converger vers la nodulation des mêmes plantes comme cela a déjà été observé pour d'autres légumineuses (Lorquin et al. 1997a ; Dénarié et al. 1996). Les modalités de cette convergence, par transfert latéral de gènes *Nod* ou par des processus génétiques parallèles impliquant des mutations, des délétions, des insertions... ne sont pas élucidées. De même, le rôle de la pression de sélection de la plante dans la convergence de rhizobia différents à produire les mêmes facteurs Nod reste un domaine inexploré.

Par contre, dans le cas de *Faidherbia albida* la proportion de souches capables d'induire la nodulation s'est révélée beaucoup plus faible que celle enregistrée pour les acacias puisque les plants de cette espèce ne sont nodulés que par 8, soit seulement 15%, des 51 souches de rhizobia issues de nodosités d'*A. raddiana*. Ce résultat indique que les exigences symbiotiques de *F. albida* sont différentes de celles des autres espèces d'acacias prises en

considération comme cela est rapporté dans la littérature (Leary et al. 2006). *Faidherbia albida* qui a été longtemps considérée comme un représentant de la tribu des Acacieae et du genre *Acacia* (*A. albida*) est placée aujourd'hui, à la lumière des données phylogénétiques, dans la tribu des Ingeae et le genre monospécifique *Faidherbia* (Polhill, 1994 ; Luckow et al. 2003). Les Ingeae constituent avec les acacias du sous genre *Phyllodineae*, tel que défini par Murphy (2008), une lignée distincte de celle du sous genre *Acacia* qui inclut les espèces africaines (Wojciechowski et al. 2004). Cette lignée Ingeae/*Phyllodineae* se caractérise, entre autres, par le fait que leurs rhizobia préférentiels, voire exclusifs, sont représentés par des souches à croissance lente du genre *Bradyrhizobium* comme cela a été établi, par exemple, chez *Acacia saligna*, une *Phyllodineae* introduite et massivement utilisée en Algérie (Amrani et al. 2009a, b ; Lebbida et al. 2008). Au contraire, les acacias africains (sous genre *Acacia*, Murphy (2008) sont nodulés essentiellement voire exclusivement par des rhizobia à croissance rapide des genres *Ensifer*, *Mesorhizobium* et *Rhizobium* (Dreyfus et Dommergues, 1981 ; De Lajudie et al. 1993 ; Dommergues et al. 1999 ; Leary et al. 2006). Cette différence entre les exigences symbiotiques de *Faidherbia albida* et des 5 acacias pris en considération dans cette étude représente un bon exemple de congruence entre la phylogénie des légumineuses et leurs exigences vis-à-vis des rhizobia comme cela a déjà été signalé par Leary et al. (2006) et Sprent (2009).

4. Conclusion

Acacia subsp. *tortilis raddiana*, l'espèce de légumineuses la plus répandue et la plus abondante des régions désertiques d'Algérie, est généralement nodulée et fixatrice d'azote que ce soit dans son milieu naturel ou dans les pépinières assurant sa production. Malgré les conditions défavorables qui peuvent régner dans le milieu naturel de l'espèce ou dans les pépinières du sud du pays, le substrat édaphique renferme un pool de rhizobia assez abondant et diversifié pour assurer la nodulation d'*A. tortilis* subsp. *raddiana*. Dès lors, cette dernière est capable d'exprimer, au moins en partie, son potentiel fixateur d'azote, ce qui lui permettrait de jouer son rôle d'espèce pionnière capable d'enrichir le sol en azote.

La caractérisation symbiotique des souches de rhizobia associées à *Acacia raddiana* indique que celles-ci ne sont pas très spécifiques à l'espèce puisqu'elles sont capables de noduler d'autres espèces d'acacias des régions désertiques d'Algérie. Cette propriété est intéressante, sur le plan pratique, puisqu'elle permet d'envisager l'utilisation des souches issues d'*A. raddiana* comme inoculants pour d'autres espèces d'acacias indigènes, en particulier *Acacia seyal* et *A. ehrenbergiana* qui se sont révélées très susceptibles aux souches de rhizobia associées à *A. raddiana* en Algérie.

Les résultats obtenus dans le cadre de cette étude préliminaire devraient être confirmés et complétés par des analyses portant sur un plus grand nombre de plants et d'un plus grand nombre de provenances géographiques pour une meilleure évaluation de la prévalence de la symbiose, du potentiel de fixation d'azote et des exigences en rhizobia chez *Acacia raddiana*. Il sera également nécessaire de procéder au séquençage du gène de l'ARN 16S des souches associées à *Acacia raddiana* pour établir leur identité et appréhender leur phylogénie. Sur le plan écologique, il restera à évaluer, la contribution de la symbiose sur la croissance et la tolérance d'*Acacia raddiana* vis-à-vis des conditions défavorables qui prévalent dans son milieu ainsi que l'apport de l'inoculation des plants en pépinière comme moyen d'améliorer les performances symbiotiques de l'espèce au niveau des aires de plantation.

Hommage

Ce travail a été publié en Hommage à nos collègues, amis et époux Nouredine Nazhat-Ezzaman et Bendifallah Nassim Allah Yarhamhoum.

Remerciements

Ce travail a bénéficié du soutien financier de l'Union Européenne dans le cadre du projet Euro-Méditerranéen AQUARHIZ (INCO-CT-2004-509115). Les auteurs tiennent à remercier toutes les personnes des stations de l'INRF, des directions wilayales des forêts et des pépiniéristes privés qui ont apporté leur concours à la réalisation de cette étude.

Références

- Amrani, S., Nazhat-Ezzaman, N., Bhatnagar, T., (2009a). Caractéristiques symbiotiques et génotypiques des Rhizobia associés à *Acacia saligna* (Labill.) Wendl. dans quelques pépinières en Algérie. *Acta Botanica Gallica*, 156(3), 501-513.
- Amrani, S., Nazhat-Ezzaman, N., Bhatnagar, T., Argandoña, M., Nieto, J.J., Vargas, C. (2009b). Phenotypic and genotypic characterization of rhizobia associated with *Acacia saligna* (Labill.) Wendl. in nurseries from Algeria. *Systematic and Applied Microbiology*, 33(1), 44-51.
- Ba, S., Willems, A., De Lajudie, P., Roche, P., Jeder, H., Quatrini, P., Neyra, M., Ferro, M., Promé, J.-C., Gillis, M., Boivin-Masson, C., Lorquin, J. (2002). Symbiotic and taxonomic diversity of rhizobia isolated from *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in Africa. *Systematic and Applied Microbiology*, 25(1), 130-145.
- Ben Romdhane, S., Nasr, H., Samba-Mbaye, R., Neyra, M., Ghorbal, M.H. (2005). Diversity of *Acacia tortilis* rhizobia revealed by PCR/RFLP on crushed root nodules in Tunisia. *Annals of Microbiology*, 55(4), 249-258.
- Ben Romdhane, S., Nasr, H., Samba-Mbaye, R., Neyra, M., Ghorbal, M.H., De Lajudie, P. (2006). Genetic diversity of *Acacia tortilis* ssp. *raddiana* rhizobia in Tunisia assessed by 16S and 16S-23S rDNA genes analysis. *Journal of Applied Microbiology*, 100(3), 436-445.
- Bensaid, S. (1988). Le genre *Acacia* Miller en Algérie. *Annales de l'Institut National Agronomique El Harrach* (Alger), 12(1), 547- 550.
- Bensaid, S., Ait Mohand, L., Echaib, B. (1996). Evolution spatio-temporelle des peuplements d'*Acacia tortilis* (Forsk) Hayne *raddiana* (Savi) Brenan dans les monts Ougarta (Sahara nord-occidental). *Sécheresse*, 7, 173-178.
- Chao, W.L., Alexander, M. (1984). Mineral soils as carriers for Rhizobium inoculants. *Applied and Environmental Microbiology*, 47(1), 94-97.
- Chenoune, K. (2005). La flore et la végétation du Hoggar. *Bois et Forêts des Tropiques*, 284, 79-83.
- Dagnelie, P. (1980). Théorie et méthodes statistiques. II. Applications agronomiques. Les Presses agronomiques de Gembloux, Gembloux, Belgique.
- De Lajudie, P., Neyra, M., Dupuy, N., Alazard, D., Gillis, M., Dreyfus, B. (1993). Diversité des Rhizobium, spécificité de nodulation et aptitude à fixer l'azote chez les *Acacias sahéliens*. In *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. John Libbey Eurotext, Paris-France, 257-262.
- De Lajudie, P., Willems, A., Pot, B., Dewettinck, D., Maestrojuan, G., Neyra, M., Collins, M.D., Dreyfus, B., Kersters, K., Gillis, M. (1994) - Polyphasic taxonomy of rhizobia. Emendation of the genus *Sinorhizobium* and description of *Sinorhizobium meliloti* comb. nov., *Sinorhizobium saheli* sp. nov. and *Sinorhizobium ter-*

- anga* sp. nov. International Journal of Systematic Bacteriology, 44(4), 715-733.
- De Lajudie, P., Dupuy, N., Ndiaye, A., Neyra, M., Boivin, C., Gillis, M., Dreyfus, B. (1998). *Acacia* : nodulation et rhizobiums associés. In *L'Acacia au Sénégal*. ORSTOM, Paris-France, 359-375.
- De Lajudie, P., Dreyfus, B., Boivin, C., Bâ, A., N'Diaye, A., Lorquin, J., Neyra, M., Detrez, C., Willems, A., Gillis, M., Jeder, H., Promé, J.-C. (2003). Diversité taxonomique et propriétés symbiotiques des rhizobia nodulant *Acacia raddiana* au nord et au sud du Sahara. In *Un arbre au désert : Acacia raddiana*. IRD, Paris-France, 145-170.
- Dénarié, J., Debellé, F., Promé, J.-C. (1996). Rhizobium lipo-chitoooligosaccharide nodulation factors : signaling molecules mediating recognition and morphogenesis. The Annual Review of Biochemistry, 65, 503-535.
- Depierre, D., Gillet, H. (1991). L'arbre désertique source de vie. Bois et Forêts des Tropiques, 227, 43-50.
- Dommergues, Y.R., Duhoux, E., Diem, H.G. (1999) - Les arbres fixateurs d'azote. Caractéristiques fondamentales et rôle dans l'aménagement des écosystèmes méditerranéens et tropicaux avec référence particulière aux zones subhumides et arides. CIRAD - Editions Espaces - FAO - IRD, Montpellier et Rome.
- Dreyfus, B.L., Dommergues, Y.R. (1981). Nodulation of *Acacia* species by fast- and slow-growing tropical strains of Rhizobium. Applied and Environmental Microbiology, 41(1), 97-99.
- Ganry, F., Dommergues, Y.R. (1995). Arbres fixateurs d'azote : Champ ouvert pour la recherche. Agriculture et Développement, 7, 38-55.
- Giller, K.E. (2001). Nitrogen fixation in tropical cropping systems. CABI Publishing, Wallingford, Royaume Uni.
- Graham, P.H. (2008). Ecology of the root-nodule bacteria of legumes. In *Nitrogen-fixing Leguminous Symbioses*. Dordrecht-Pays Bas, 23-58.
- Grego, S., Moscatelli, M.C., Di Mattia, E., Marinari, S., Cacciari, I. (2003). Activité biochimique de la rhizosphère d'*Acacia raddiana* au nord et du sud du Sahara. In *Un arbre au désert : Acacia raddiana*. IRD, Paris-France, 231-247.
- Grouzis, M., Akpo, L.E. (2003). Influence d'*Acacia raddiana* sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée dans le Ferlo sénégalais. Dans *Un arbre au désert : Acacia raddiana*. IRD, Paris-France, 249-262.
- Grouzis, M., Le Floch, E. (2003). Bilan et perspectives. Dans *Un arbre au désert : Acacia raddiana*. IRD, Paris-France, 309-313.
- Grove, T.S., Malajczuk, N. (1987). Nitrogen fixation (acetylene reduction) by forest legumes : sensitivity to pre-Harvest and assay conditions. New Phytologist, 106(1), 115-127.
- Gueye, M., Ndoye, I. (2003). Le potentiel fixateur d'azote d'*Acacia raddiana* comparé à celui d'*Acacia senegal*, *Acacia seyal* et *Faidherbia albida*. In *Un arbre au désert : Acacia raddiana*. IRD, Paris-France, 201-204.
- Habish, S.A., Khairi, Sh.M. (1970). Nodulation of legumes in the Sudan. II. Rhizobium strains and cross inoculation of *Acacia* spp. Experimental Agriculture, 6(2), 171-176.
- Khbaya, B., Neyra, M., Normand, P., Zerhari, K., Filali-Maltouf, A. (1998). Genetic diversity and phylogeny of rhizobia that nodulate *Acacia* spp. in Morocco assessed by analysis of rRNA genes. Applied and Environmental Microbiology, 64(12) : 4912-4917.
- Lebbida, F., Djouadi, S., Noureddine, N-E., Zizi, M., Amrani S., Aid F. (2008). Statut symbiotique d'*Acacia saligna* (Labill.) Wendl. au niveau de quelques pépinières du nord et du sud de l'Algérie. Annales de l'Institut National Agronomique El Harrach (Alger), 29(2), 79-99.
- Le Floch, E., Grouzis, M. (2003). *Acacia raddiana*, un arbre des zones arides à usages multiples. In *Un arbre au désert : Acacia raddiana*. IRD, Paris-France, 21-58.
- Leary, J.K., Singleton, P.W., Scowcroft, P.G., Borthakur, D. (2006). Symbiotic diversity in the cosmopolitan genus *Acacia*. Symbiosis, 41(3), 107-117.
- Lorquin, J., Lortet, G., Ferro, M., Méar, N., Dreyfus, B., Promé, J.-C., Boivin, C. (1997a). Nod factors from *Sinorhizobium saheli* and *S. teranga* bv. *sesbaniae* are both arabinosylated and fucosylated, a structural feature specific to *Sesbania rostrata* symbionts. Molecular Plant-Microbe Interactions, 10(7), 879-890.
- Lorquin, J., Lortet, G., Ferro, M., Méar, N., Promé, J.-C., Boivin, C. (1997b). *Sinorhizobium teranga* bv. *acaciae* ORS1073 and *Rhizobium* sp. Strain ORS1001, two distantly related *Acacia*-nodulating strains, produce similar Nod factors that are O-carbamoylated, N-methylated and mainly sulfated. Journal of Bacteriology, 179(9), 3079-3083.
- Lortet, G., Méar, N., Lorquin, J., Dreyfus, B., De Lajudie, P., Rosenberg, C., Boivin, C. (1996). Nod Factor Thin-Layer Chromatography profiling as a tool to characterize symbiotic specificity of rhizobial strains : Application to *Sinorhizobium saheli*, *S. teranga* and *Rhizobium* sp. strains isolated from *Acacia* and *Sesbania*. Plant-Microbe Interactions, 9(8), 736-747.
- Luckow, M., Miller, J.T., Murphy D.J., Livshultz, T. (2003). A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. In *Advances in Legumes Systematics, Part 10 - Higher level systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew -Royaume Uni, 197-220.
- Maire, R. (1933). Etudes sur la Flore et la végétation du Sahara central. Mémoires de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord, 3, 1- 272.
- Murphy, D.J. (2008). A review of the classification of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). Muelleria, 60 (5), 54-26.
- Ndiaye, A.A., Sylla, S.N., Gueye, M., De Lajudie, P., Ndoye, I. (2002). Utilisation de la technique d'électrophorèse des protéines totales sur gel de polyacrylamide-SDS

- (SDS-PAGE) pour l'étude de la diversité des rhizobiums d'*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan. African Journal of Science and Technology, 3(1), 33-43.
- Ndoye, I., Gueye, M., Danso, S.K.A., Dreyfus, B. (1995). Nitrogen fixation in *Faidherbia albida*, *Acacia raddiana*, *Acacia senegal* and *Acacia seyal* estimated using the ^{15}N isotope dilution technique. Plant Soil, 172(2), 175-180.
- Odee, D.W., Haukka, K., McNroy, S.G., Sprent, J.I., Sutherland, J.M., Young, J.P.W. (2002). Genetic and symbiotic characterization of rhizobia isolated from tree and herbaceous legumes grown in soils from ecologically diverse sites in Kenya. Soil Biology and Biochemistry, 34(6), 801-811.
- Odee, D.W., Sutherland, J.M., Makatiani, E.T., McNroy, S.G., Sprent, J.I. (1997). Phenotypic characteristics and composition of rhizobia associated with woody legumes growing in diverse Kenyan conditions. Plant Soil, 188(1) : 65-75.
- Odee, D.W., Sutherland, J.M., Kimiti, J.M., Sprent, J.I. (1995). Natural rhizobial populations and nodulation status of woody legumes growing in diverse Kenyan conditions. Plant Soil, 173(2), 211-224.
- Ozenda, P. (1983). Flore du Sahara, CNRS, Paris.
- Polhill, R.M. (1994). Classification of the Leguminosae. In Phytochemical dictionary of the Leguminosae. Chapman and Hall, New York-États-Unis, xxxv – xlviii.
- Quezel, P., Simonneau, P. (1963). Les peuplements d'*Acacia* du Sahara nord-occidental. Étude phytogéographique. Travaux de l'Institut de Recherches Sahariennes, 22, 79-122.
- Sadowsky, M.J. (2005). Soil Stress Factors Influencing Symbiotic Nitrogen Fixation. In Nitrogen Fixation in Agriculture, Forestry, Ecology and the Environment. Springer, Dordrecht-Pays Bas, 89-112.
- Sahki, A., Sahki, R. (2004). Le Hoggar - Promenade botanique. Editions Esope, Chamonix, France.
- Sprent, J.I. (2009). Legume nodulation – A global perspective. Wiley-Blackwell, New York.
- Wojciechowski, M.F., Lavin, M., Sanderson M. J. (2004). A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matK* gene resolves many well-supported subclades within the family. American Journal of Botany, 91, 1846-1862.
- Wolde-Meskel, E., Terefework, Z., Frostegård, Å., Lindström, K. (2005). Genetic diversity and phylogeny of rhizobia isolated from agroforestry legume species in southern Ethiopia. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 55(4), 1439-1452.
- Young, J.M. (2003). The genus name *Ensifer* Casida 1982 takes priority over *Sinorhizobium* Chen et al. 1988, and *Sinorhizobium morelense* Wang et al. 2002 is a later synonym of *Ensifer adhaerens* Casida 1982. Is the combination "*Sinorhizobium adhaerens*" (Casida 1982) Willems et al. 2003 legitimate? Request for an opinion. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 53(6) : 2107-2110.
- Zahran, H.H. (1999). Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in an arid climate. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 63(4), 968-989.
- Zakhia, F., De Lajudie, P. (2006). La taxonomie bactérienne moderne : revue des techniques - application à la caractérisation des bactéries nodulant les légumineuses (BNL). Canadian Journal of Microbiology, 52 (3), 169-181.
- Zerhari, K., Aurag, J., Khbaya, B., Kharchaf, D., Filali-Maltouf, A. (2000). Phenotypic characteristics of rhizobia isolates nodulating *Acacia* species in the arid and Saharan regions of Morocco. Letters in applied microbiology, 30(5), 351-357.