

L'HUMANITÉ PEUT-ELLE SE PASSER DE LÉGUMINEUSES?

Les multiples interactions des légumineuses

MARC-ANDRÉ SELOSSE

Professeur du Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité, UMR 7205, 57 rue Cuvier (CP50), 75005 Paris

Professeur invité aux Universités de Gdansk (Pologne) & Viçosa (Brésil)

Président de la Société Botanique de France

Les légumineuses ont établi des interactions mutualistes remarquablement larges, allant des microbes aux animaux. Quant à leur nutrition, elles ont recours à des microbes du sol : champignons endomycorhiziens, pourvoyeurs de phosphore, bien sûr, mais aussi bactéries fixatrices d'azote atmosphérique. Les légumineuses ont, en effet, au moins une fois dans leur évolution, établi des interactions avec de telles bactéries au sein de nodosités racinaires qui leur permettent de subvenir abondamment à leurs besoins azotés. Idéale quant aux ressources azotées, cette stratégie ne doit pas dissimuler certains coûts : d'abord, un coût de fonctionnement, mais aussi un coût du tri entre bactéries capables de fixer l'azote et simples bactéries profiteuses, non fixatrices ; enfin, l'azote ainsi accumulé rend ces plantes très appétantes aux animaux ! Elles n'ont pu survivre à cet attrait qu'au prix de défenses variées, allant des symbioses avec des fourmis défensives qu'elles nourrissent, à une longue litanie de toxines propres aux légumineuses (dont des alcaloïdes). Dernière défense en date : l'homme, qui en a domestiqué quelques-unes et les protège et les dissémine à présent ! Très tôt, l'homme s'est en effet intéressé au potentiel alimentaire des légumineuses : dans tous les grands centres historiques de domestication, il est remarquable que l'agriculture ait toujours émergé accompagnée de la domestication de légumineuses. Pour l'homme, comme pour le bétail, la toxicité des légumineuses a souvent été problématique. Historiquement, des bactéries du tube digestif ont été nos alliées dans la détoxification des légumineuses. Aujourd'hui, la sélection a dépouillé les légumineuses alimentaires de leurs armes... si bien que ces dernières n'ont « plus que l'homme » pour toute défense. Ainsi les légumineuses ont-elles ajouté à leur panoplie mutualiste l'homme, en une interaction étroite dont ce colloque illustre l'extrême actualité.

Les légumineuses (encore appelées fabacées ou papilionacées) ont établi des interactions mutualistes remarquablement larges, allant des microbes aux animaux, qui en ont fait les « engrais verts » que nous connaissons. Ce chapitre introductif décrit comment les interactions qui les lient à des bactéries du sol, collectivement appelées rhizobiums, les ont rendues capables d'autotrophie à l'azote. De là, particulièrement appétantes pour des organismes phytophages, elles ont développé de multiples façons de se défendre, recrutant parfois des animaux pour cela, comme des fourmis. C'est une interaction de ce type que constitue d'ailleurs la domestication par l'homme, un mutualisme que nous aborderons dans une dernière partie.

DES BACTÉRIES FIXATRICES D'AZOTE ET DES MYCORHIZES POUR SE NOURRIR

De nombreuses légumineuses fixent l'azote grâce à une association symbiotique avec des rhizobiums. Ceux-ci sont abrités sur des organes particuliers de la racine (Fig. 1a) : les nodosités (encore appelées « nodules », mais c'est un anglicisme) sont des petites boules rosâtres de 1 à 10 mm, situées latéralement sur la racine. Cette symbiose est fréquente parmi les espèces des trois sous-familles qui constituent les légumineuses : 90 % des fabacées (= papilionacées), 90 % des césalpiniacées (comme l'arbre de Judée) et 30 % des mimosacées en

présent, soit 780 genres différents au total. La nodosité est un organe particulier où les bactéries vivent dans les cellules d'une moelle hypertrophiée (Fig. 1b). D'un point de vue évolutif, les rhizobiums appartiennent à des groupes très différents parmi les alpha- et bêta-protéobactéries, qui ont acquis à plusieurs reprises la capacité d'interagir avec les légumineuses et de fixer l'azote, grâce à des transferts génétiques de plasmides (Masson-Boivin *et al.*, 2009).

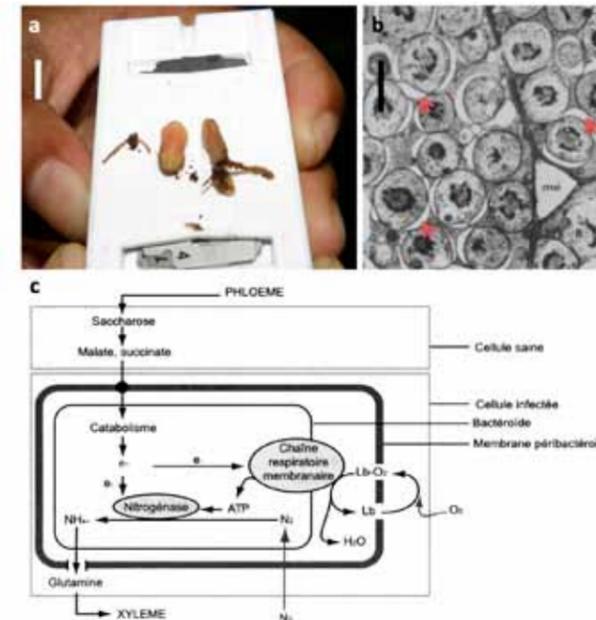


Figure 1. Nodosités de légumineuse. (a) Nodosité de robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia*) coupée en deux : on observe la couleur rouge de l'hémoglobine végétale (barre : 5 mm ; photo M.-A. Selosse). (b) Coupe de cellules infectées de nodosité avec bactéries intracellulaires (B) dans l'espace de séquestration ménagé par la membrane de phagocytose (flèche) où se trouve l'hémoglobine végétale (mé : méat ; barre : 5 µm ; photo D.-G. Strullu). (c) Fonctionnement symbiotique de la nodosité (Lb ; hémoglobine ; d'après Selosse, 2000).

Du point de vue de la plante, la fixation résulte d'une prédisposition ancienne, mal définie, mais apparue il y a 100 millions d'années au sein des *Fabidae* (aussi appelées *Rosids 1* ; Werner *et al.*, 2014), dans un ancêtre dont dérivent aussi les clades fixateurs à actinomycètes (*Casuarina*, *Alnus*, etc.) et *Parasponia*, une ulmécée à sbiums. Au sein des légumineuses, le débat reste ouvert (en partie faute de bonnes phylogénies ; Janet Sprent, pers. com.) pour savoir si l'association avec les rhizobiums est apparue une ou plusieurs fois : en effet, diverses légumineuses ne sont pas fixatrices (dont beaucoup de ligneux tropicaux). Dans certains clades, au moins, il s'agit nettement d'une perte secondaire, par exemple dans les genres *Nissolia*, *Parkia* et un sous-clade d'*Acacia*.

La fixation de l'azote est une propriété émergente de l'association (Selosse, 2000) : elle requiert une grande quantité d'énergie, rarement disponible pour une bactérie libre dans le sol, et aussi une respiration active du rhizobium, alors même que l'enzyme responsable de la fixation, la nitrogénase, est oxydée par l'oxygène au-dessus de 1 mB. La nodosité est un microen-

vironnement qui compose avec ces besoins opposés (Fig. 1c ; Selosse, 2000). D'une part, les photosynthétats amenés par le phloème nourrissent en abondance les bactéries (l'entretien de la nodosité et de son métabolisme coûte de 15 à 30 % des photosynthétats). D'autre part, l'oxygène est piégé autour de la bactérie par une hémoglobine végétale ou Leg-hémoglobine, qui représente 5 à 25 % des protéines de la nodosité, accumulée dans l'espace de séquestration des bactéries (Fig. 5b ; Guldner *et al.*, 2004).

Ainsi, s'il est disponible pour la respiration du rhizobium (dans sa membrane cellulaire), l'oxygène n'est pas libre de diffuser vers le cœur de la cellule bactérienne. La nitrogénase qui s'y trouve est donc protégée de l'oxydation et dans de telles conditions (Fig. 1c), la bactérie peut fixer l'azote. La qualité d'engrais vert n'est une propriété ni de la bactérie, ni de la plante, mais bel et bien de l'association formée par ces deux-là. De plus, les deux partenaires se modifient réciproquement, atteignant un état de différenciation symbiotique : la morphologie si particulière de la nodosité en témoigne pour la plante (Fig. 1a) ; de son côté, la bactérie cesse parfois de se diviser et se transforme alors en une large cellule stérile, ou bactéroïde, reprogrammée pour la fixation d'azote, ceci sous l'effet de petits peptides modificateurs injectés par la plante dans la bactérie (Van de Velde *et al.*, 2010).

La fixation de l'azote est donc coûteuse pour la plante : pour fabriquer 1 mg de matière sèche, une légumineuse à nodosités doit fixer 0,8 g de carbone contre 0,5 g pour une espèce sans nodosité. Il existe un autre coût de la symbiose : des bactéries non fixatrices peuvent entrer dans les racines et y proliférer sans bénéfice. Il a récemment été démontré que la plante peut répondre physiologiquement en limitant le développement de telles nodosités, notamment en abaissant la disponibilité en oxygène (Kiers *et al.*, 2003). Bien que cette réponse évite la prolifération de bactéries tricheuses, le coût de ce test fonctionnel s'ajoute aux autres. Ceci explique qu'une telle stratégie fixatrice d'azote ne soit pas universelle. Ces mécanismes de sanction qui optimisent la symbiose fixatrice d'azote semblent avoir été mal conservés, faute d'être assez sélectionnés sans doute, lors de la domestication d'espèces comme le soja (Kiers *et al.*, 2007) ; leur compréhension comme leur maintien sont au cœur de la valorisation agronomique de la fixation de l'azote.

On ne doit, enfin, pas oublier qu'à côté des rhizobiums, les légumineuses forment comme la plupart des plantes des mycorhizes arbusculaires avec des champignons du sol, les glomérormycètes (Fig. 2a, b). Là encore au prix d'un coût en photosynthétats et de tests physiologiques de la qualité des partenaires (van der Heijden *et al.*, 2015), la plante acquiert les ressources hydrominérales du sol, en particulier le phosphate peu mobile que les hyphes vont chercher dans un grand volume de sol. Il est d'ailleurs amusant de noter que la machinerie de dialogue entre les rhizobiums (les facteurs *nod*, des dérivés de chitine, et l'ensemble de la voie de réception et de transduction cellulaire dans la plante) est dérivée évolutive-ment des mécanismes de reconnaissance des champignons mycorhiziens (Geurts *et al.*, 2012) : les rhizobiums ont réutilisé, dans l'évolution, la machinerie ancestrale de mise en place de la symbiose mycorhizienne.

La fixation d'azote a une interaction positive avec l'acquisition de phosphate : l'acidification de la rhizosphère induite par le métabolisme fixateur d'azote rend le phosphate plus mobile. C'est l'un des mécanismes qui explique comment, en dépit d'une concurrence entre plantes, les co-cultures légumineuses-céréales, représentent une synergie, par exemple dans le cas du *milpa* amérindien (voir plus bas). Notons finalement une stratégie non symbiotique d'acquisition du phosphate pour certains lupins, qui explique leur vaste réussite en sols très pauvres : ils ont perdu les gènes nécessaires à l'interaction mycorhizienne mais développent des racines en écouvillon (ou *cluster roots* ; Fig. 2c). Un segment d'une racine principale se couvre de denses racines secondaires à croissance courte, couvertes d'abondants poils absorbants démultipliant localement l'interface entre la racine et le sol (Shane *et al.*, 2003). Une exsudation intense de carboxylates (citrate, pyruvate...) déstabilise les minéraux en chélatant le fer, le calcium et l'aluminium, libérant le phosphate inorganique, tandis que des phosphatases détachent des résidus phosphatés organiques. Enfin, les poils absorbants libèrent d'abondants protons permettant un co-transport proton/phosphate. Cette exploitation en « coup de poing » investit très localement des ressources pour exploiter complètement le peu de phosphate présent.

Cette exception ne doit pas laisser oublier que derrière le succès des légumineuses se cache une nutrition aidée par des acteurs microbiens, et qu'il n'y a pas d'engrais vert, ni de protéagineux, sans interactions symbiotiques.

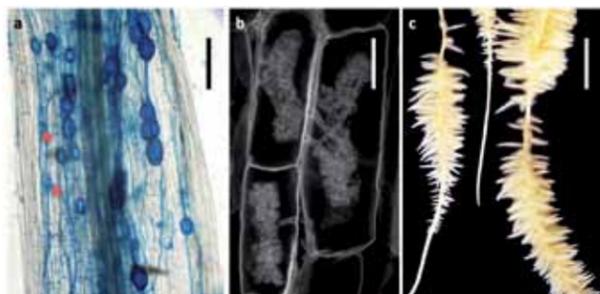


Figure 2. Mycorhizes arbusculaires et racines en écouvillon. (a) Mycorhize de *Lotus corniculatus* avec hyphes intracellulaires colorés au bleu Cotton, vésicules et arbuscules (peu visibles, flèches ; barre : 100 µm ; photo L. Peterson). (b) Détail d'arbuscule intracellulaire de *Lotus corniculatus* (barre : 50 µm ; photo L. Peterson). (c) Racine en écouvillon de *Lupinus albus* (barre : 2 cm ; d'après Shane *et al.*, 2000).

DE TOXIQUES APPÂTS : STRATÉGIES BIOCHIMIQUES ET SYMBIOTIQUES DE DÉFENSE DE L'AZOTE FIXÉ

L'azote accumulé par la fixation symbiotique rend les légumineuses très appétantes aux animaux. Dans l'évolution, alors que ces plantes devenaient de plus en plus riches en azote, dès lors qu'émergeait la symbiose fixatrice, elles n'ont dû leur survie qu'à l'accumulation de défenses spécifiques, en particulier dans les organes de réserve ou les graines. La liste des défenses chimiques des légumineuses est remarquable, et suit globale-

ment des patrons phylogénétiques cohérents (Wojciechowski *et al.*, 2004), ce qui suggère qu'à certains moments de l'évolution, leur apparition a pu contribuer au succès d'un rameau évolutif des légumineuses.

Ces défenses comprennent des molécules azotées, comme des alcaloïdes : quinolizidines du clade des génistoïdes, mimosine de nombreux *Mimosa* (un inhibiteur de la réplication de l'ADN bloquant la division cellulaire ; Fig. 3a). Les genres *Cavanina* et *Sutherlandia*, entre autres, fabriquent un acide aminé non protéique, la L-canavanine (Fig. 3b), qui est incorporé dans les protéines en substitution de l'arginine à laquelle il ressemble. Certains organismes, comme la chenille *Heliothis virescens*, y sont adaptés par des tRNA-synthétases très discriminantes : ils peuvent accumuler cette molécule pour se protéger eux-mêmes, voire la métaboliser comme source d'azote. D'autres molécules carbonées peuvent avoir des effets mimant des molécules endogènes comme des neurotransmetteurs ou des hormones. Les gesses (*Lathyrus*) contiennent de l'acide β-oxalyl-L-α, β-dia-minopropionique (ODAP) qui agit comme un analogue du glutamate (Spencer *et al.*, 1993 ; Fig. 3d). Son action empêche un fonctionnement correct de ce neurotransmetteur dans le système nerveux central, et entraîne des paralysies des membres. Les gesses sont consommées en excès dans les périodes de disette, en Europe et en Asie (Népal, Inde), et les symptômes (ou lathyrisme) chez l'homme ou le bétail résultent souvent d'événements climatiques ou socio-politiques : l'Espagne a connu des épisodes de lathyrisme lors des guerres napoléoniennes (Fig. 3d) ou durant la guerre civile et les débuts du franquisme, par consommation excessive de *Lathyrus sativus* (au nom espagnol évocateur de *almorta*), faute d'aliments carnés.

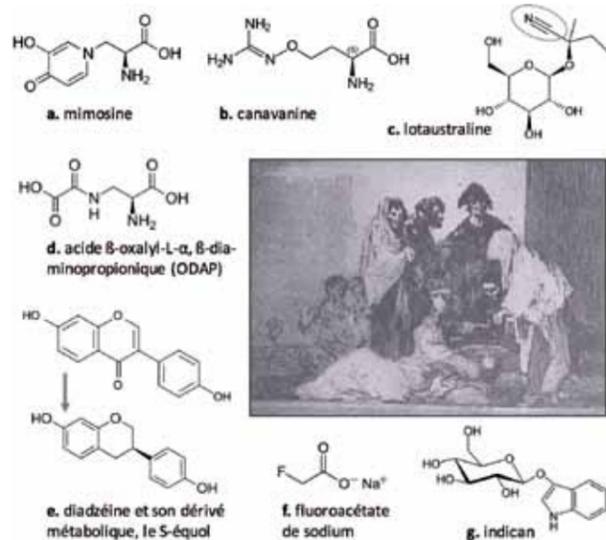


Figure 3. Métabolites secondaires toxiques (a-f) ou colorés (g) des légumineuses. Sur le panneau (c), le groupement de la lotaustroline libérable sous forme de cyanure est encerclé. L'image en insert contre le panneau (d) est une gravure de Francisco de Goya, ironiquement intitulée *Gracias a la Almorta* (Merci à la farine d'Almorta), montrant des victimes affaiblies par le lathyrisme : issue de la série « Les désastres de la guerre », elle renvoie à la famine espagnole de 1811, durant les guerres napoléoniennes.

Des isoflavones telles que la génistéine ou la diadzéine (Fig. 3e) sont présentes dans un certain nombre de plantes, dont les lupins, les fèves, le soja ou le kudzu : ce sont des perturbateurs endocriniens qui, même à très faible dose, se lient à des protéines réceptrices d'œstrogènes dont ils perturbent le fonctionnement (on parle de phytoœstrogènes). La perturbation de la réponse aux hormones stéroïdes internes peut interférer avec la mue des insectes (qui est guidée par l'ecdysone), ou encore le développement sexuel des vertébrés (qui est guidé par les hormones stéroïdes sexuelles - effet féminisant de la génistéine).

Enfin, figurent le cyanure et le fluor dans l'arsenal toxique. Certaines légumineuses partagent avec des espèces d'autres familles, en une émergence convergente, l'accumulation dans leurs vacuoles de composés cyanogéniques. Ceux-ci génèrent du cyanure après lésion cellulaire, car ils entrent alors en contact avec une enzyme cytosolique libérant ce composé. C'est le cas de la lotaustroline (Fig. 3c), un glucoside cyanogénique présent dans certains *Lotus*, le haricot de Lima (*Phaseolus lunatus*) ou notre trèfle rampant (*Trifolium repens* ; Hayden et Parker, 2002). Ce dernier présente un polymorphisme, avec des formes non cyanogéniques présentes surtout en altitude : on pense que les dégâts cellulaires occasionnés par le gel entraînent un relargage de cyanure qui contre-sélectionne cette stratégie dans les régions froides. Quant au fluor, des légumineuses d'Australie du sud-ouest, tels les genres *Gastrolobium* (« poison peas ») ou *Gompholobium*, synthétisent du fluoroacétate de sodium, un poison perturbateur du cycle de Krebs commercialement connu sous son numéro dans le catalogue des poisons, 1080 (Fig. 3f). Après avoir perdu du bétail ovin et bovin, les premiers fermiers d'Australie occidentale ont dû décaper les sols pour les débarrasser des graines de *poison peas*.

Les toxines des légumineuses ont pu être mises à profit par l'homme. Certaines sont mises à profit pour leur effet sur le métabolisme humain : parmi les *Canavalia*, *C. rosea* a pu être fumé comme substitut de la nicotine pour ses propriétés psychoactives ; *C. maritima* a été utilisé, en Amérique centrale et du Sud, pour ses propriétés hallucinogènes et euphorisantes, au point d'être placé dans des tombes, ou d'intervenir dans des rites magiques au Pérou : la plante séchée sert encore localement comme forme de marijuana. En Australie, le poison 1080 (Fig. 3f) est utilisé pour lutter sélectivement contre la prolifération des lapins et des renards introduits : en effet, la faune locale est adaptée à cette toxine avec laquelle elle a coévolué (qu'elle évite ou détoxique ; Blaise & Selosse, 2016), tandis que les espèces introduites y sont sélectivement sensibles.

Enfin, des métabolites secondaires colorés ont pu être utilisés, au-delà de leur toxicité éventuelle, comme colorants. L'indican de l'indigo des teinturiers (*Indigofera tinctoria* ; Fig. 3g) donnait un colorant bleu pour les tissus qui ruina la culture du pastel en Europe, avant de céder la place aux colorants synthétiques. L'hématoxyline (rouge) du campêche (*Haematoxylum campechianum*) est utilisée en histologie. Mais, à côté de ces usages

marginiaux, c'est surtout la détoxification des métabolites secondaires qui fut un problème majeur lors de la domestication des légumineuses, nous y reviendrons.

La défense des légumineuses est parfois elle-même source d'interactions : de nombreuses légumineuses font partie des plantes qui interagissent avec des fourmis protectrices (myrmécophilie ; Jolivet, 1996). Il est facile d'observer, dans nos régions, les glandes foncées des espèces du genre *Vicia* (vesces, dont la fève) : situées sur les stipules et souvent butinées par des fourmis (Fig. 4a), leur mise en place est induite par les attaques d'herbivores sur les feuilles (Mondor & Addicott, 2003 ; Fig. 4b). Elles attirent des fourmis des alentours qui peuvent protéger les plantes : la sécrétion de nectar diminue souvent à l'épanouissement des fleurs, ce qui évite un conflit avec les pollinisateurs. Mais c'est en zone intertropicale que ces symbioses se déploient le plus souvent : les fourmis sont alors souvent hébergées sur la plante, dans des domaties formées dans des stipules ou des pétioles creux, où est élevé le couvain (Fig. 4c). Le nectar contient des sucres et des acides aminés qui, dans ces cas-là, suffisent à l'alimentation des adultes ; dans quelques cas d'*Acacia* d'Amérique existent aussi des structures charnues différenciées, les corps de Belt (Fig. 4d), récoltées par les adultes qui en nourrissent les larves (Jolivet, 1996). Des dispositifs complexes restreignent, ici aussi, l'accès au nectar aux fourmis mutualistes : chez certains acacias, des inhibiteurs de protéases rendent indigeste le nectar, sauf pour le partenaire habituel, *Pseudomyrmex ferrugineus*, dont les protéases sont insensibles (Orona-Tamayo *et al.*, 2013).

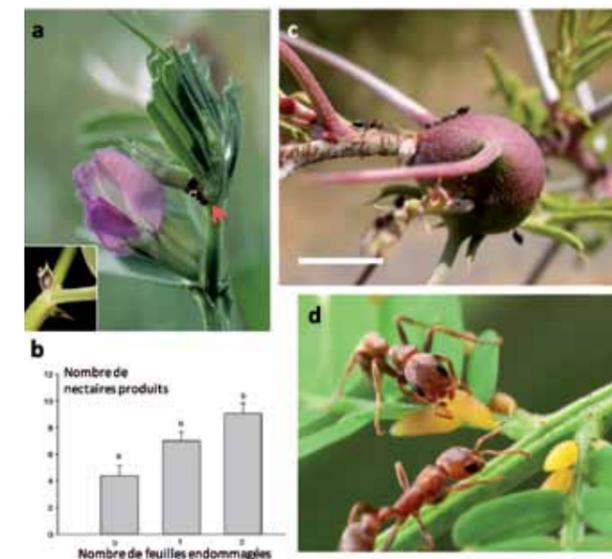


Figure 4. Légumineuses myrmécophiles. (a) *Vicia sativa* sauvage avec fourmis butinant les nectaires stipulaires (flèche, et vue de détail des nectaires en insert ; photos C. Reeb). (b) Mise en place de nectaires stipulaires par la fève (*Vicia faba*) dans la semaine suivant des dégâts foliaires provoqués expérimentalement sur un nombre variable de feuilles (d'après Mondor & Addicott, 2003). (c) Domatie stipulaire (formée ici comme un renflement de la base commune aux grands stipules cornues) chez *Acacia drepanolobium* (barre : 1 cm ; photo M.-A. Selosse). (d) Corps de Belt collectés par les fourmis pour nourrir leurs larves (*Pseudomyrmex spinicola* sur acacia à Panama, photo Alex Wild).

Ces dernières années, un autre partenaire inattendu a été découvert dans l'interaction entre fourmis et plantes de diverses familles, dont les légumineuses comme *Leonardoxa africana* : des champignons du groupe des chaetothyriales sont cultivés par les fourmis sur des débris, exuvies et cadavres qu'elles amassent dans un coin de la domacie. Ces champignons semblent impliqués dans le recyclage de l'azote, non seulement vers les fourmis qui broutent le mycélium, mais aussi vers les tissus sous-jacents de la plante (Defossez *et al.*, 2011), en une amélioration de l'économie minérale du système symbiotique.

Ainsi, très convoitées, les légumineuses ont-elles développé un arsenal pour éviter l'interaction avec les phytophages. Un arsenal qui, comme dans toute coévolution, a fini par être partiellement contourné, les animaux tolérant la canavanine ou le 1080 le démontrent... Il est tentant de voir l'agriculture, que

nous allons aborder maintenant, comme une opportunité évolutive dont ont récemment bénéficié certaines espèces, dans leur propagation ou leur défense contre les herbivores.

LES DOMESTICATIONS, UNE INTERACTION MODERNE DES LÉGUMINEUSES VITALE POUR L'HOMME

L'évolution culturelle humaine recèle en effet une singulière coévolution répétée : chaque fois qu'a émergé l'agriculture, l'homme a domestiqué des sources de carbone (céréales, notamment) et de protéines... au travers de légumineuses (Tableau 1). Celles-ci ont pu être destinées dans un premier temps à l'alimentation humaine, en particulier sous forme de graines, mais des tentatives pour l'alimentation animale ont

Tableau 1. Des légumineuses très tôt domestiquées partout. Dans chacun des sept grands centres de domestication historique, localisés sous le tableau, l'homme a initialement domestiqué des céréales et des légumineuses comme sources respectives de glucides et de protéines. Ces cultures ont ensuite été diffusées largement au-delà de leur centre original de domestication, comme le blé, l'orge et les légumineuses associées autour du Bassin méditerranéen et jusqu'en Europe [entre crochets sont indiquées les espèces domestiquées ailleurs et importées très tôt après les débuts locaux de l'agriculture]. Modifié de Diamond, 1997.

CENTRE	CÉRÉALES	LÉGUMINEUSES
① Chine	Millets, riz (<i>Oriza sativa</i>)	Soja (<i>Glycine max</i>)
② Inde	[Blé, orge, millet, riz...]	Pois chiche (<i>Cicer arietinum</i>)
③ Croissant fertile	Blé (<i>Triticum sp.</i>), orge (<i>Hordeum sp.</i>)	
④ Afrique, Sahel	Sorgho (<i>Sorghum sp.</i>), millet, riz africain	Cowpea (<i>Vigna unguiculata</i>)
⑤ Éthiopie	Teff (<i>Eragrotis tef</i>), raji (<i>Elusine coracana</i>)	Pois, lentilles
⑥ Amérique centrale	Maïs (<i>Zea mais</i>)	Haricot (<i>Phaseolus vulgaris</i>)
⑦ Andes	Quinoa (<i>Chenopodium quinoa</i>)	Haricot, cacahuète (<i>Arachis hypogaea</i>)



suivi, en ce cas souvent sous forme végétative. À quelques exceptions près (comme les feuilles d'*Acacia pennata* dans le Yunnan et les fleurs de robinier ou de glycine), l'homme consomme en effet les graines, voire plus récemment les fruits (haricots verts et pois gourmands).

La comparaison des grands centres historiques de domestication est parlante : en ces lieux où sont nées des agricultures indépendantes au départ, il existe toujours une légumineuse source d'azote (Tableau 1). Un exemple saisissant, où de surcroît un bon équilibre alimentaire est atteint, est le *milpa* précolombien qui mêle maïs et haricot (Diamond, 1997 ; Fig. 5). Le maïs est non seulement source de carbone mais aussi d'acides aminés essentiels, à l'exception de la lysine et du tryptophane qu'il ne contient pas. Cependant, le haricot procure des acides aminés en plus grande quantité, hormis toutefois la méthionine. Ensemble, ces deux cultures apportent donc azote et carbone dans l'alimentation, dont l'ensemble des acides aminés essentiels. Cela explique que les Précolombiens n'aient guère domestiqué d'animaux de bouche à large échelle, ayant une nourriture végétale à suffisance, qui satisfait encore aujourd'hui les besoins localement.

L'autre aspect intéressant du *milpa*, au champ cette fois, est la complémentarité des plantes, entre synergie pour l'azote et le phosphore dans les sols (détaillée plus haut), et entre effet de tuteur pour le maïs et rôle couvre-sol pour la partie prostrée du haricot, rampant-grimpant dans les variétés anciennes. Les cultures mixtes sont fréquentes dans les agrosystèmes traditionnels (voir revue dans Lithourgidis *et al.*, 2011) : en Amérique du Sud, 70-90 % des cultures de haricot sont mélangées à du maïs et, inversement, 60 % du maïs est mélangé à du haricot ; en Afrique, près de 90 % des cultures de niébé (*Vigna unguiculata*) sont complantées de céréales ; en Asie, de telles pratiques couvrent plus de 17 % des surfaces agricoles en Inde. On ne peut qu'espérer que ce modèle très prometteur (Cohan *et al.*, 2013) inspirera l'agriculture moderne.

Pour l'homme comme pour le bétail, la toxicité des légumineuses a souvent été problématique. Historiquement, des bactéries du tube digestif ont été nos alliées dans la détoxification. C'est le cas des herbivores, pour lesquels des légumineuses arbustives peuvent être plantées dans les champs arbustes, comme *Cystisus proliferus* en Australie (Fig. 6a) ou *Leucaena leucocephala*, une légumineuse originaire d'Amérique centrale propagée sous les tropiques, mais riche en mimosine (Fig. 3a). Hélas, cette toxine rendait la plante toxique pour le bétail australien : des chercheurs du CSIRO ont découvert, en essayant de comprendre pourquoi le bétail indonésien y était insensible, que le bétail australien avait perdu des bactéries de la microflore du rumen qui détoxiquent la mimosine (Lowry, 1987). Des transferts de liquide ruminal ont durablement remédié à la sensibilité du bétail australien.

Ce rôle des bactéries rappelle celui qui permet aux Asiatiques de tolérer la diadzéine du soja (Fig. 3e), bien mieux que les Européens. Ce composé génotoxique est en effet métabolisé par certains individus en S-équol (Fig. 3e) qui a plutôt des effets protecteurs contre le cancer et les troubles de la ménopause, notamment la décalcification. Ce trait, présent chez 50-60 % des Asiatiques (Japonais, Coréens, Chinois), mais seulement



Figure 5. Le *milpa* est le nom d'une forme d'agriculture, mais aussi du type d'alimentation correspondant, propres aux Amériques centrale et du Sud. Il repose sur la complémentarité entre maïs et haricot, mêlés à la parcelle et dans la ration alimentaire. (a) Vue d'ensemble, le haricot sert aussi de couvre-sol (photo : D. Mathieu). (b) Vue de détail : le maïs sert de tuteur au haricot (photo : S. Rebulard).

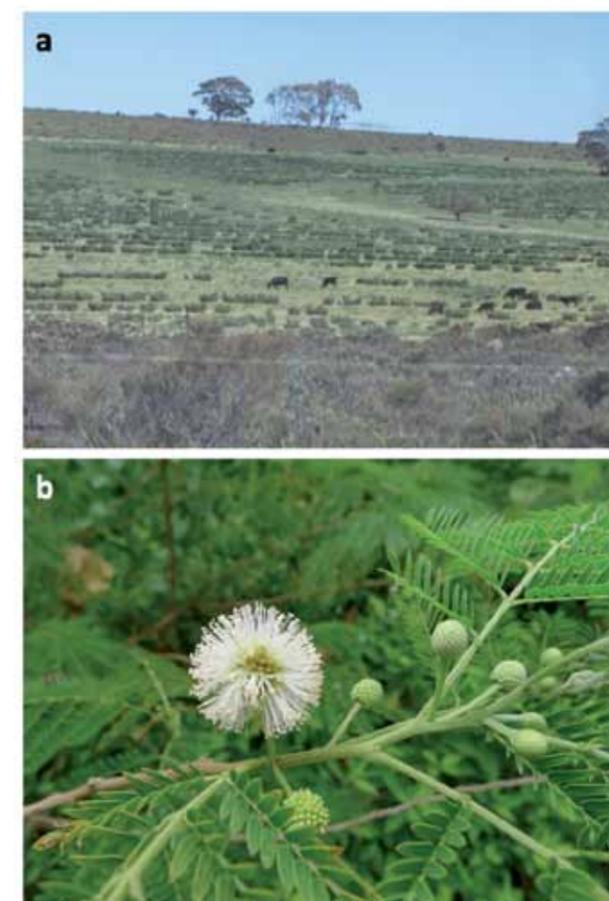


Figure 6. Légumineuses arbustives plantées pour le broutage du bétail. (a) *Cystisus proliferus* en Australie (photo : M.-A. Selosse). (b) *Leucaena leucocephala* (photo : droits réservés).

25-30 % des Occidentaux, peut bizarrement s'acquérir par coexistence avec des individus qui l'ont déjà... Il résulte en fait de bactéries de la microflore digestive, qui peuvent contaminer les voisins, et modifient la diadzéine en S-équol dans le tube digestif (Xu *et al.*, 2015) !

L'homme a repris de façon plus culturelle la détoxification. Bien sûr, des méthodes de trempage (très efficaces contre les saponines ou l'ODAP des *Lathyrus*, Fig. 3d) ou de broyage (qui expriment le cyanure par exemple) ont pu être utilisées. La chaleur de cuisson dans l'eau ou à la vapeur dénature les inhibiteurs de protéases qui ajoutent à la toxicité de certaines légumi-

neuses – et la cuisson peut aussi faire réagir les composés cyanogénétiques : la lotaustraline (Fig. 3c) de certaines variétés de haricot de Lima peut être détoxiquée de cette façon.

Il est très probable que la consommation de petits pois immatures, une mode lancée dans la noblesse au XVII^e siècle en Europe, permettait non seulement l'accès à un produit plus tendre, mais aussi de limiter l'accumulation des métabolites secondaires. Cependant, des fermentations ont souvent permis de détoxiquer ces composés, car les microorganismes adaptés s'en protègent activement ; c'est en particulier le cas de l'ODAP qui peut être détruit par des fermentations. Celles-ci impliquent des bactéries de fermentation lactique : c'est le *nattō* japonais, soja fermenté par *Bacillus natto*, ou le *cheonggukjang* de Corée et le *thuanao* de Thaïlande, soja fermenté par *Bacillus subtilis*. Des traditions semblables à *Bacillus* existent en Afrique avec les graines de *nééré* (*Parkia biglobosa*) ou de *Prosopis africana*, voire de plus en plus fréquemment de soja. Plus rarement, ce sont des champignons, dans le *tézéempeh* d'Indonésie (fermentation du soja par *Rhizopus oligosporus*) ou la poudre de *miso* japonais ou son équivalent chinois, le *dou-jiang* (soja parfois coupé de céréales et fermenté par *Aspergillus oryzae*). Il est amusant de voir comment des traits culturels ont redécouvert (souvent empiriquement) une protection microbienne déjà explorée par l'évolution biologique !

Outre la destruction de toxines variées, ces fermentations attaquent aussi des composés indigestes qui, sans être toxiques, rendent désagréable la consommation des légumineuses. C'est le cas des phytates, ces inositol phosphatés qui bloquent non seulement le phosphore, mais aussi, en s'associant aux cations, rendent le fer et le calcium indisponibles. Les phytases microbiennes, qui aident à l'alimentation minérale de ces microbes, les détruisent le plus souvent, rendant biodisponibles phosphate et cations. Ce sont aussi, plus anecdotiquement, les alpha-galactosides, des dérivés du galactose impliqués dans des fonctions diverses, dont la protection lors de la dessiccation de la graine. Nous ne les digérons pas, et ils se présentent sans modification dans l'intestin où, non assimilables de surcroît, ils sont fermentés par les bactéries. Les gaz produits entraînent ces flatulences qui accompagnent souvent la consommation de protéagineux (Martínez-Villaluenga *et al.*, 2008), surtout quand on ne les a pas laissés tremper avant préparation. C'est de cette propriété que tirent d'ailleurs leur nom nos flageolets (du latin *flabra*, souffles de vent – on devine lesquels !).

Ces pratiques fermentaires présentent enfin, comme toutes les fermentations, l'avantage d'ajouter des vitamines microbiennes aux protéagineux dont les propres vitamines pourraient être perdues lors d'une conservation au sec. *Bacillus natto* produit par exemple de grandes quantités de vitamine K2. Ajoutées à une prédigestion des tissus qui les rend plus à même d'être digérés, ces fermentations améliorent donc la valeur nutritive des légumineuses (Granito *et al.*, 2002)...

... des variétés traditionnelles du moins. En effet, l'un des axes des sélections modernes a été de réduire la toxicité et d'améliorer la qualité nutritive des légumineuses. Ce que faisant, comme chez beaucoup d'espèces cultivées pour l'alimentation, les légumineuses cultivées ont abaissé leur garde de protections anciennes – ce qui, dans un contexte agricole, est compensé par la protection phytosanitaire par l'homme, qui protège plantes et semences. Ainsi les légumineuses ont-elles ajouté à leur panoplie mutualiste déjà nombreuse... l'homme, en une interaction étroite dont elles sont devenues, pour les variétés les plus récemment sélectionnées, strictement dépendantes. Quant à l'homme, il a de multiples fois, de façon culturelle ou biologique, eu recours aux microbes pour accéder aux formes sauvages et aux premières variétés domestiquées, encore ceintes de leurs défenses chimiques.

Aujourd'hui, les légumineuses cultivées pour la récolte de leurs graines occupent une surface de 78 millions d'hectares à l'échelle globale, qui produisent près de 70 millions de tonnes de graines par an. En ajoutant les céréales, les graines constituent près des 2/3 de la ration alimentaire de l'humanité, qui se plaît à se croire omnivore quand elle est en fait très... granivore. Mais il ne s'agit pas seulement de la nutrition d'hier. Dans la nutrition de demain, dépouillées de leurs défenses d'hier, les légumineuses représentent l'espoir de protéines recueillies « bas » dans la chaîne alimentaire et sans intrant azoté. L'homme n'en a sans doute pas fini avec les légumineuses, dont le génie est bel et bien celui de l'interaction biologique.

Remerciements

Je tiens à remercier Alex Wild, Doyle McKey, Samuel Rebulard, Janet Sprent et Annie Selosse pour leur aide.

Bibliographie

- Blaise S., Selosse M.-A., 2016. - Compte rendu du voyage de la Société botanique de France dans l'ouest de l'Australie (5) : sur la coévolution plantes avec les animaux, dont leurs pollinisateurs. *Journal de Botanique*, 73, sous presse.
- Cohan J.P., Corre-Hélou G., Naudin C., Hinsinger P., Jeuffroy M.-H., Justes E., Bedoussac L., 2013. - Association céréales-légumineuses récoltées en grain : de bonnes performances en fourniture d'azote limitante. *Perspectives Agricoles*, 404, 53-56
- Defossez E., Djiéto-Lordon C., McKey D., Selosse M.-A., Blatrix R., 2011. - Plant-ants feed their host plant, but above all a fungal symbiont to recycle nitrogen. *Proc. R. Soc. B*, 278, 1419-1426.
- Diamond J., 1997. - Guns, germs, and steel: The fates of human societies. W.W. Norton & Company, New York, 480 p. (traduit chez Gallimard en 2000)
- Geurts R., Lillo A., Bisseling T., 2012. - Exploiting an ancient signalling machinery to enjoy a nitrogen fixing symbiosis. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 15, 438-443.
- Granito M., Frias J., Doblado R., Guerra M., Champ M., Vidal-Valverde C., 2002. - Nutritional improvement of beans (*Phaseolus vulgaris*) by natural fermentation. *Eur. Food Res. Technol.*, 214, 226-231.
- Guldner E., Godelle B., Galtier N., 2004. - Molecular adaptation in plant hemoglobin, a duplicated gene involved in plant-bacteria symbiosis. *J. Mol. Evol.*, 59, 416-425.
- Hayden K.J., Parker I.M., 2002. - Plasticity in cyanogenesis of *Trifolium repens*: inducibility, fitness costs and variable expression. *Evol. Ecol. Res.*, 4, 155-168.
- Jolivet P., 1996. - Ants and Plants - an example of coevolution. Backhuys Publishers, Leiden, 303 p.
- Kiers E.T., Hutton M.G., Denison R.F., 2007. - Human selection and the relaxation of legume defences against ineffective rhizobia. *Proc. Biol. Sci. B*, 274, 3119-3126.
- Kiers E.T., Rousseau R.A., West S.A., Denison R.F., 2003. - Host sanctions and the legume-rhizobium mutualism. *Nature*, 425, 79-81.
- Li L., Li S.M., Sun J.H., Zhou L.L., Bao X.G., Zhang H.G., Zhang F.S., 2007. - Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104, 11192-11196.
- Lithourgidis A.S., Dordas C.A., Damalas C.A., Vlachostergios D.N., 2011. - Annual intercrops: an alternative pathway for sustainable agriculture. *Austr. J. Crop Sci.*, 5, 396-410.
- Lowry B., 1987. - The *Leucaena* story - a biological solution to a toxicity problem. *Australian Sci. Mag.*, 4, 53-58.
- Martínez-Villaluenga C., Frias J., Vidal-Valverde C., 2008. - Alpha-galactosides: anti-nutritional factors or functional ingredients? *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.*, 48, 301-316.
- Masson-Boivin C., Giraud E., Perret X., Batut J., 2009. - Establishing nitrogen-fixing symbiosis with legumes: how many rhizobium recipes? *Trends Microbiol.*, 17, 458-466.
- Mondor E.B., Addicott J.F., 2003. - Conspicuous extra-floral nectaries are inducible in *Vicia faba*. *Ecol. Lett.*, 6, 495-497.
- Orona-Tamayo D., Wielsch N., Blanco-Labra A., Svatos A., Farías-Rodríguez R., Heil M. 2013. - Exclusive rewards in mutualisms: ant proteases and plant protease inhibitors create a lock-key system to protect *Acacia* food bodies from exploitation. *Mol. Ecol.*, 22, 4087-4100.
- Selosse M.-A., 2000. - La symbiose : structures et fonctions, rôle écologique et évolutif. Vuibert, Paris. 154 p.
- Shane M.W., De Vos M., De Roock S., Lambers H., Shoot P., 2003. - Shoot P status regulates cluster-root growth and citrate exudation in *Lupinus albus* grown with a divided root system. *Plant Cell Env.* 26, 265-273.
- Spencer P.S., Ludolph A.C., Kisby G.E., 1993. - Neurologic diseases associated with use of plant components with toxic potential? *Env. Res.*, 62, 106-113
- Van de Velde W., Zehirov G., Szatmari A., Debreczeny M., Ishihara H., Kevei Z., Farkas A., Mikulass K., Nagy A., Tiricz H., Satiat-Jeunemaître B., Alunni B., Bourge M., Kucho K., Abe M., Kereszt A., Maroti G., Uchiumi T., Kondoros E., Mergaert P., 2010. Plant peptides govern terminal differentiation of bacteria in symbiosis. *Science*, 327, 1122-1126.
- Van der Heijden, M.G.A., Martin, F.M., Selosse, M.-A., Sanders, I.R., 2015. - Mycorrhizal ecology and evolution : the past, the present, and the future. *New Phytol.*, 205, 1406-1423.
- Vaz Patto M.C., Amarowicz R., Aryee A.N.A., Boye J.I., Chung H.-J., Martín-Cabrejas M.A., Domoney C., 2015. - Achievements and challenges in improving the nutritional quality of food legumes. *Crit. Rev. Pl. Sci.*, 34, 105-143.
- Werner G.D., Cornwell W.K., Sprent J.I., Kattge J., Kiers E.T., 2014. - A single evolutionary innovation drives the deep evolution of symbiotic N₂-fixation in angiosperms. *Nat. Commun.*, 10, 4087.
- 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. *Am. J. Bot.*, 91, 1846-1862.
- Xu X., Duncan A.M., Wangen K.E., Kurzer M.L., 2000. - Soy consumption alters endogenous estrogen metabolism in postmenopausal women. *Cancer Epidemiol. Biomarkers Prev.*, 9, 781-786.