Des plantes qui vivent de l'air du temps

Auteurs :
BROUQUISSE † Renaud, Directeur de Recherche à l'INRA, Institut Sophia Agrobiotech, Sophia Antipolis.
PUPPO Alain, Professeur émérite, Université de Nice – Sophia-Antipolis.

24-07-2019



Utiliser l'azote de l'air pour synthétiser ses biomolécules indispensables ? Des plantes réalisent cette prouesse en établissant une association à bénéfices réciproques avec des bactéries du sol. Après un processus de reconnaissance spécifique, les partenaires établissent une symbiose. Les bactéries pénètrent à l'intérieur de la racine et les cellules du cortex entrent en division. Un organe spécifique est alors formé, la nodosité, au sein duquel l'azote de l'air est employé pour la synthèse d'acides aminés qui entrent ensuite dans la formation des protéines. Cette association présente des avantages majeurs en termes économiques et environnementaux. L'apport d'engrais azotés devient ainsi quasiment inutile et la pollution de l'air et des nappes phréatiques s'en trouve diminuée. Ces plantes qui vivent de l'air du temps présentent de plus d'importantes qualités alimentaires ; elles sont donc particulièrement dignes d'intérêt.

1. L'azote, un facteur limitant de la croissance des plantes

L'azote (N), au même titre que le carbone (C), l'hydrogène (H) et l'oxygène (O), est un composé essentiel du vivant et des écosystèmes. Il est indispensable à la vie car il intervient dans la constitution de nombreuses biomolécules telles que les protéines, les acides nucléiques, les nucléotides ou la chlorophylle. L'azote réactif, utilisable par les plantes, est présent dans le sol principalement sous forme de nitrate (NO_3^-) et d'ammoniac (NH_3).

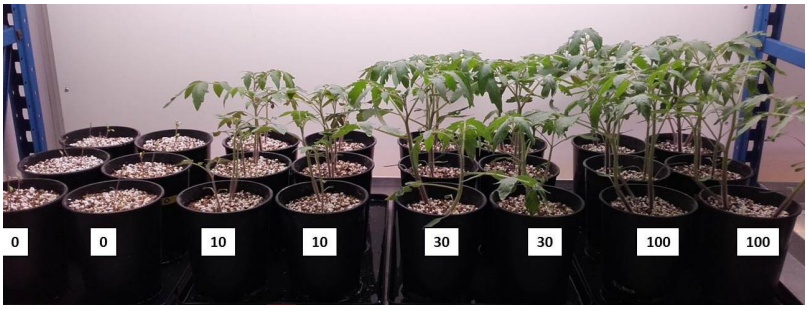


Figure 1. Effets d'une carence en azote sur la croissance des plantes. Plants de tomates de 4 semaines cultivés en présence de 0, 10, 30 et 100% des besoins en azote de la plante [Source : © Renaud Brouquisse]

La répartition des plantes à la surface du globe terrestre est inégale : elle est plus dense dans les zones tempérées et tropicales, et plus clairsemée dans les zones polaires et désertiques. Ceci est dû au fait que le développement des plantes est limité par de nombreux facteurs environnementaux. Après la disponibilité en eau, la disponibilité en azote réactif* est le second facteur limitant de la croissance des plantes (Figure 1). C'est la raison pour laquelle l'agriculture mondiale utilise de grandes quantités d'engrais azotés.

Les plantes se procurent l'azote dont elles ont besoin en l'absorbant par les racines sous forme NO_3^- ou NH_3. Mais certaines espèces sont également capables d'établir une relation avec des bactéries marines ou terrestres pouvant utiliser l'azote de l'air : c'est la fixation biologique de l'azote.

2. La relation plante – bactéries fixatrices d'azote

2.1. La variété des organismes fixateurs d'azote



Figure 2. Fixateurs biologiques d'azote. A, Cyanobactérie filamenteuse marine ; B, Argousier, en symbiose avec l'actinomycète Frankia. [Source : A, © Jean-Claude DRUART, Médiathèque INRA ; B, Vmenkov [GFDL ou CC BY-SA 4.0], via Wikimedia Commons).

La fixation biologique de l'azote atmosphérique est réalisée uniquement par les bactéries. Trois catégories de bactéries fixatrices d'azote peuvent être distinguées :

Les **cyanobactéries marines**, dont les cyanobactéries filamenteuses qui vivent en colonies (*Trichodesmium*, …), et les cyanobactéries unicellulaires qui vivent libres ou en symbiose avec le phytoplancton (*Nostoc*, *Anabaena*, … ; Figure 2). Elles sont responsables de 40 à 50% de la fixation biologique de l'azote.

Des bactéries libres du sol, dont certaines sont aérobies (*Azomonas, Azotobacter*, …) et d'autres anaérobies (*Desulfovibrio, Clostridium*, …). Certaines sont dites phototrophes car elles tirent leur source d'énergie de la lumière (*Chromatium, Chlorobium*, …), d'autres sont qualifiées de chimiotrophes car elles utilisent l'énergie de l'oxydation de composés minéraux (chimio-lithotrophes : *Thiobacillus, Methanococcus*, …) ou organiques (chimio-organotrophes : *Methylomonas, Azotobacter*, …). Elles seraient responsables de 5 à 10% de la fixation biologique de l'azote.

La troisième catégorie, celle qui nous intéresse ici, comprend **les bactéries du sol qui vivent en symbiose*** avec le système racinaire des plantes (lire Symbiose & parasitisme). Ce sont l'actinomycète *Frankia*, qui établit des symbioses avec diverses espèces d'angiospermes (aulne, argousier, Casuarinaceae ; Figure 2) et les bactéries de type *Rhizobium* qui entrent en symbiose avec les plantes de la famille des légumineuses (Fabacées) [1]. Cette famille, qui comprend environ 18000 espèces (soja, luzerne, haricot, lentille, arachide, réglisse, trèfle, glycine, mimosa, …), est caractérisée par des fleurs papilionacées (en forme de

papillon), une gousse (fruit issu de l'ovaire de la fleur) contenant des graines et, pour la majorité de ses membres, la capacité d'utiliser l'azote atmosphérique pour produire ses propres composants azotés grâce à la symbiose avec les *Rhizobium*. [1]

2.2. Comment les deux partenaires se reconnaissent-ils ?

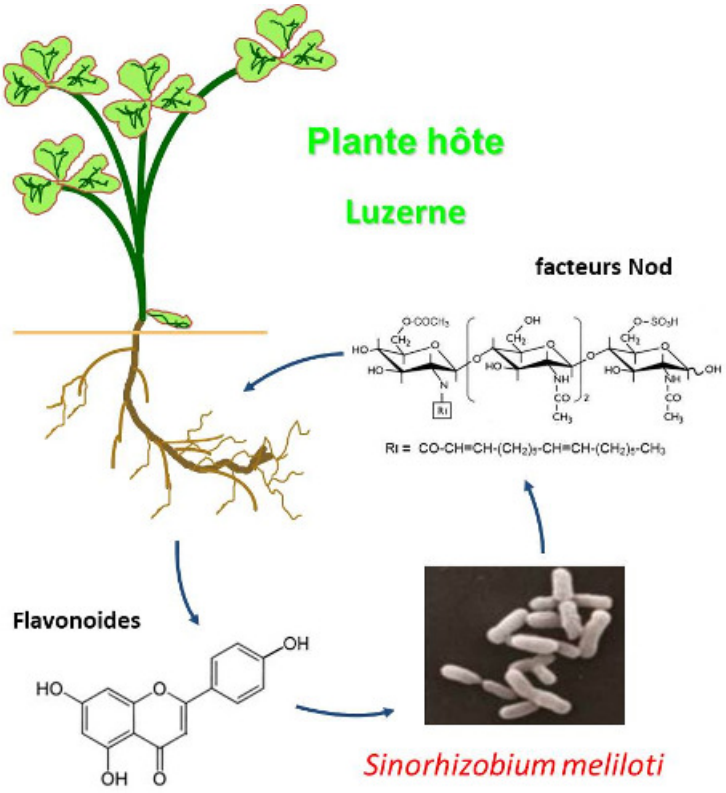


Figure 3. Processus de reconnaissance mutuelle entre une légumineuse (luzerne) et une bactérie de type Rhizobium (Sinorhizobium meliloti). [Source : © Brouquisse Renaud & Puppo Alain]

C'est par la **reconnaissance mutuelle des deux partenaires (la plante et la bactérie)** que le processus symbiotique commence. En réponse à la sécrétion de flavonoïdes* par la racine (Figure 3), les bactéries sont attirées vers elle et synthétisent des lipo-chito-oligosaccharides*, appelés facteurs nod (pour nodulation). Ce processus est caractérisé par une grande spécificité : des Rhizobium reconnus par le soja ne le seront pas par la luzerne et vice-versa.

2.3. Formation des nodosités

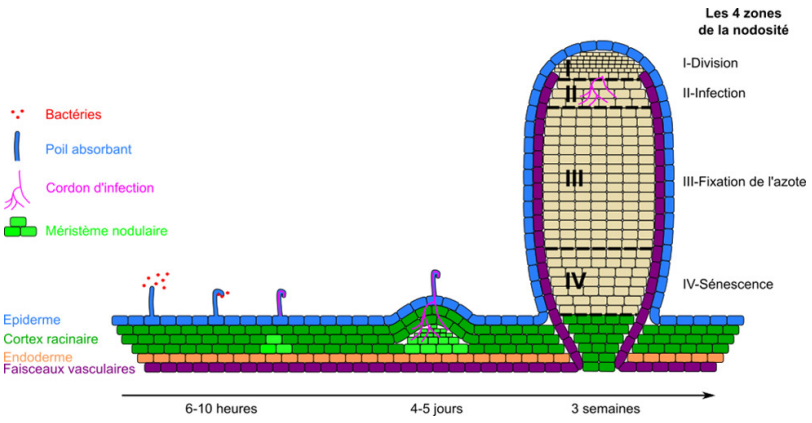


Figure 4. Schéma de l'établissement, la formation et la structure d'une nodosité fixatrice d'azote à croissance indéterminée de type luzerne [Source : © Marc BOSSENO, Médiathèque INRA]

A la surface des racines, sous l'influence des facteurs nod, les bactéries s'attachent au poil absorbant dont l'extrémité se courbe

sous forme d'une « crosse de berger » au sein de laquelle les microsymbiotes* se rassemblent (Figure 4). L'infection de la racine est initiée par invagination de la membrane plasmique de la cellule constituant le poil absorbant. Une structure tubulaire, nommée cordon d'infection, contient les bactéries qui progressent vers le cortex racinaire*.

Les facteurs nod provoquent également la dédifférenciation (entrée en division) de cellules de ce même cortex racinaire, conduisant à la création d'un méristème* à l'origine d'un nouvel organe : la nodosité (Figure 4). Celle-ci est progressivement envahie par les bactéries symbiotiques, désormais appelées bactéroïdes . Ces derniers ne sont toutefois pas libres dans les cellules de la plante ; ils sont entourés par une membrane d'origine végétale, la membrane peribactéroïdienne, qui va réguler les échanges entre les deux partenaires (Figure 5).

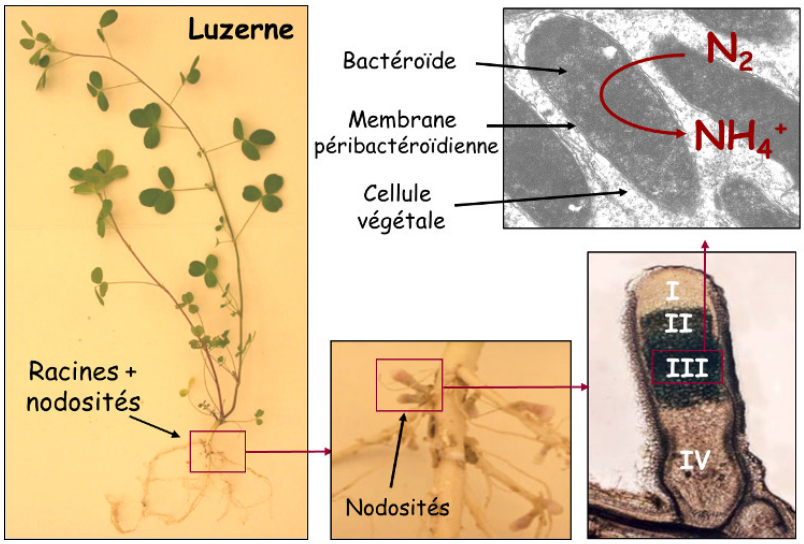


Figure 5. Vue éclatée et détail d'une nodosité de luzerne (Medicago sativa), crédit photo INRA. Se référer à la Figure 5 et au texte pour les numéros des zones I à IV. [Source : © Brouquisse Renaud & Puppo Alain]

Certaines nodosités, à croissance indéterminée, conservent un méristème et leur structure peut être divisée en plusieurs zones (Figures 4 et 5) [2] : la zone de division (I) où les cellules se divisent et la nodosité croit ; la zone d'infection (II) où les bactéries rentrent dans les cellules végétale et se transforment en bactéroïdes ; la zone de fixation (III) où l'azote atmosphérique (N_2) est réduit en ammoniac (NH_3) par la nitrogénase bactéroïdienne ; la zone de sénescence (IV) où les bactéroïdes, puis les cellules végétales meurent.

2.4. La nodosité : un havre pour les bactéroïdes

Au sein de la nodosité, la concentration en oxygène est réduite par rapport à la teneur atmosphérique. Ces conditions de microaérophilie* permettent à l'enzyme responsable de la fixation d'azote, la nitrogénase bactéroïdienne, d'être active. Cette enzyme est en effet inactivée par l'oxygène. Ces conditions sont permises par la combinaison de deux processus :

D'une part, une barrière de diffusion des gaz est mise en place dans le cortex nodulaire grâce à des couches de cellules sans espace intercellulaire ;

D'autre part, les cellules végétales infectées contiennent une hémoprotéine très affine pour l'oxygène : la léghémoglobine. Cette protéine, de couleur rouge et de structure comparable à la myoglobine animale, fournit l'oxygène aux bactéroïdes, à des concentrations suffisamment basses pour ne pas inactiver la nitrogénase.

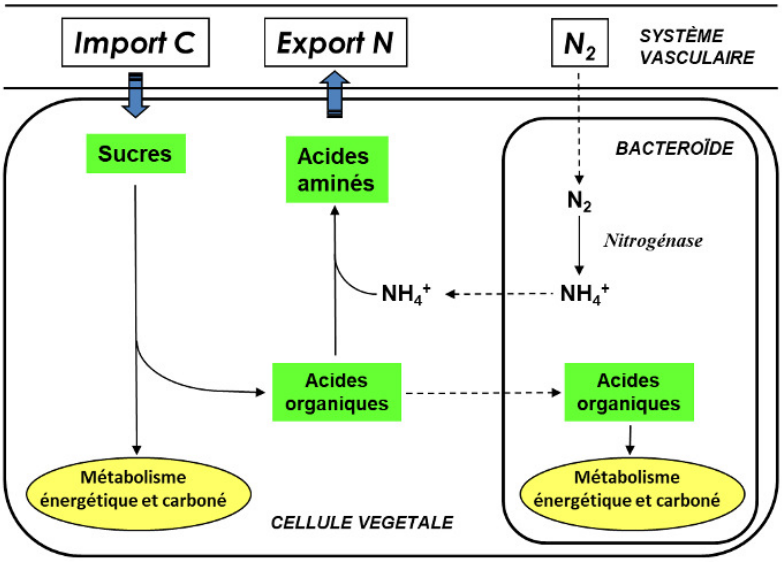


Figure 6. Échanges carbone – azote entre la cellule végétale et le bactéroïde dans une nodosité. [Source : © Brouquisse Renaud & Puppo Alain]

Dans le fonctionnement de la symbiose, la plante approvisionne les partenaires microbiens en nutriments carbonés (acides organiques), pour alimenter leur métabolisme énergétique ; en échange, les bactéroïdes fournissent à la plante de l'ammoniac (NH_3/NH_4^+) qui est incorporé dans les protéines végétales (Figure 6). L'expression « vivre de l'air du temps » prend ainsi tout son sens, puisque la plante est capable de puiser dans l'atmosphère le carbone (via la photosynthèse) et l'azote (via la fixation biologique) dont elle a besoin pour la synthèse de ses biomolécules.

Il est important de noter que, lorsque la légumineuse pousse sur un sol naturellement riche en nitrate ou en ammoniac, elle utilise ces derniers comme source d'azote. Le processus symbiotique est alors inhibé et la symbiose ne se met pas en place.

3. L'association symbiotique, un avantage majeur pour les écosystèmes et l'agronomie

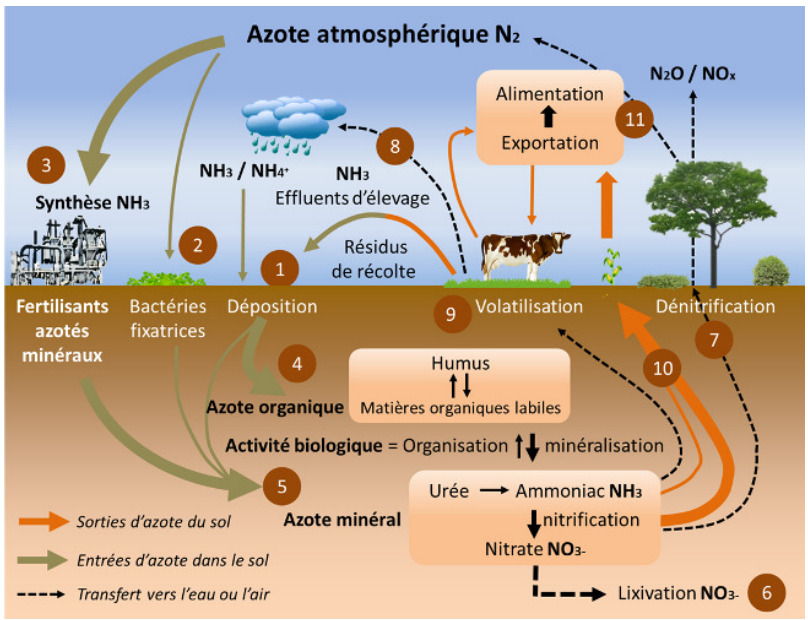


Figure 7. Schéma du cycle de l'azote (adapté de UNIFA).

L'azote sort et entre en permanence dans le sol à travers le cycle de l'azote (Figure 7). L'entrée s'effectue par trois voies principales :

Le recyclage de la matière organique en décomposition (Etape 4) [3]. L'humus, issu des végétaux morts, les résidus de récolte et les effluents d'élevage alimentent les sols et les milieux aquatiques en matière organique (Etape 1). Dans les sols et les milieux aquatiques bien oxygénés, des bactéries transforment l'ammoniac en nitrite (NO_2^-), puis en nitrate (NO_3^-), au cours du processus de nitrification (Etape 5).

L'épandage de fertilisants et engrais azotés (Etape 5). Ceux-ci sont produits depuis plus de 80 ans par le procédé chimique d'Haber-Bosch [4] (Figure 8), qui sert à la synthèse de l'ammoniac par hydrogénation du diazote gazeux atmosphérique par le dihydrogène (H_2) gazeux en présence d'un catalyseur (Etape 3). Ils représentent aujourd'hui le principal apport d'azote pour l'agriculture des pays industrialisés d'Amérique du Nord et du Sud, d'Europe ou d'Australie, et leur utilisation a fortement augmenté au cours des dernières décennies (Figure 8).

La fixation biologique de l'azote que nous avons décrite, en particulier via la symbiose entre les Rhizobia et les légumineuses (Etape 2). Ces dernières, cultivées depuis au moins 12 000 ans dans le pourtour du bassin méditerranéen, ont pendant des siècles joué un rôle essentiel dans la régénération des terres agricoles en azote à travers la rotation triennale des cultures (une année de jachère, une année de légumineuses, une année de céréales). Aujourd'hui, la fixation biologique de l'azote est estimée entre 150 et 250 millions de tonnes par an, dont environ 50 millions de tonnes par les légumineuses en symbiose ; à titre de comparaison, la production industrielle d'engrais azotés par le procédé Haber-Bosch représente environ 100 millions de tonnes par an [5].

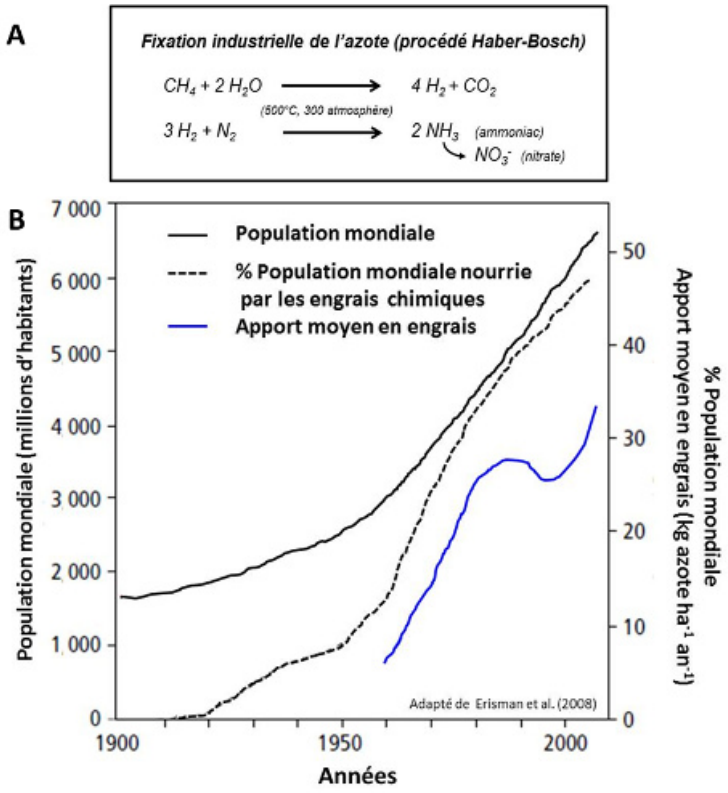


Figure 8. Procédé Haber-Bosch de fabrication des engrais chimiques (A) et contribution des engrais chimiques à la production de l'alimentation et à la démographie humaine depuis le début du 20e siècle (B). [Source : © Brouquisse Renaud & Puppo Alain]

La quantité d'azote contenue dans un sol et liée au carbone (97 à 99% de l'azote total) varie de 2 à 10 tonnes par hectare. Les fractions nitriques et ammoniacales, disponibles et utilisées pour la croissance des plantes, ne représentent que 1 à 3% de l'azote total. La **sortie de l'azote du sol** a lieu selon trois types de processus :

Par leurs racines, **les plantes absorbent le nitrate et l'ammoniac présents dans le sol** et les incorporent dans les acides aminés, les protéines et toutes les molécules azotées nécessaires à leur croissance (Étape 10).

Les plantes constituent ensuite une **source primaire d'azote assimilable pour les animaux herbivores, dont les êtres humains**, qui les consomment (Étapes 9 & 11).

Dans les sols ou milieux aquatiques mal ou peu oxygénés, des **bactéries dites "dénitrifiantes" transforment l'ammoniac et le nitrate en N_2** qui peut retourner dans l'atmosphère, via un processus de dénitrification (processus de réduction du nitrate, NO_3^-,

en diazote, N_2) (Étape 7).

Cependant, tout **l'azote du sol** n'est pas assimilé ou transformé en diazote. **Une partie** non négligeable, variable selon la nature et la teneur du sol en composés azotés, est soit :

entraînée vers les nappes phréatiques par les eaux de ruissellement (on parle de lessivage, ou de lixiviation) (Étape 6),

volatilisée dans l'atmosphère sous forme d'ammoniac ou d'oxydes d'azotes (NOx : essentiellement NO et NO_2) (Étape 8).

Ces pertes constituent un appauvrissement des sols en azote et une source de pollution de l'atmosphère et des nappes phréatiques (lien vers article Germon).

Depuis 100 ans environ, à travers l'augmentation des activités industrielles et l'utilisation massive des engrais azotés, les **activités humaines ont fortement modifié le cycle de l'azote**. Aujourd'hui, le risque de saturation de la planète en azote réactif est réel [5] et ses implications pour les écosystèmes sont encore mal évaluées.

4. Intérêt des légumineuses pour l'alimentation et l'environnement

4.1. Une source d'aliments et un atout nutritionnel



Figure 9. Légumineuses alimentaires. De gauche à droite et de haut en bas : haricot vert (Phaseolus vulgaris), lupin (Lupinus albus), féverole (Vicia faba), lentille brune (Lens culinaris), fèverole (Vicia faba), haricot rouge (Phaseolus vulgaris), lentille corail (Lens culinaris), petit pois (Pisum sativum), pois chiche (Cicer arietinum). [Source : © Jean-Marie BOSSENNEC, © Roland BRUNEAU, © Chantal NICOLAS, © Christophe MAITRE, © Gérard DUC, © Renaud BROUQUISSE, © Jean WEBER, toutes issues de la Médiathèque INRA]

Les **légumineuses présentent des qualités importantes pour la nutrition humaine et animale** [6]. Les légumineuses fourragères, riches en protéines, sont utilisées pour nourrir les animaux soit par pâturage, soit après conservation du fourrage (foin, ensilage, déshydratation). Les légumineuses à graines sont utilisées pour l'alimentation animale et humaine (Figure 9). Elles sont particulièrement riches en protéines qui représentent 20 à 40 % de leur poids sec. En comparaison, les protéines ne représentent que 6 à 13% du poids sec des céréales. Par ailleurs, les protéines de légumineuses contiennent des acides aminés essentiels que l'homme n'est pas capable de synthétiser et qu'il doit trouver dans son alimentation. Elles sont riches en lysine, mais pauvres en acide aminés soufrés (méthionine, cystéine), tandis que les protéines de céréales sont riches en méthionine et cystéine, mais pauvres en lysine. Les légumineuses sont de ce fait un excellent complément des céréales pour la constitution d'une alimentation équilibrée en protéines végétales [7].

Chez la plupart des espèces de légumineuses comestibles, les **teneurs en matières grasses des graines sont faibles** (1-10% du poids sec), mais il y a des **exceptions** et chez certaines espèces que l'on qualifie d'**oléoprotéagineux**, les graines peuvent contenir 20% (soja) et jusqu'à 50 % (arachide) de leur poids sec en lipides.

Si les teneurs en glucides varient beaucoup selon les légumineuses (20 à 65% du poids sec), leur indice glycémique* est

généralement faible ; de plus, elles contiennent essentiellement une forme d'amidon (amylose) que le corps digère lentement et qui provoque **peu de variation de la glycémie**. Par ailleurs, les **fibres** solubles et insolubles présentes dans les graines ont un **effet bénéfique sur la santé** du tube digestif et la digestion ; en revanche certaines **fibres fermentescibles** (a-galactosides) peuvent provoquer des risques de **flatulence**.

Les graines de légumineuses sont également **riches en vitamines** (B1, B2, B3, E) et en sels minéraux (potassium, phosphore, magnésium, zinc, fer, manganèse, calcium, …). Cependant, dans les graines sèches, la biodisponibilité de ces composés est réduite par la présence de facteurs antinutritionnels, tels que des inhibiteurs de protéases et d'amylases, ou des métabolites secondaires comme des phytates ou des tanins [8]. La plupart de ces **facteurs antinutritionnels sont détruits** ou inactivés par des traitements hydrothermiques (imbibition des graines et **cuisson**), ce qui permet d'augmenter la biodisponibilité des différents composants des graines.

Du fait de leur **bonne digestibilité** (80 à 90% après imbibition et cuisson), les protéines de légumineuses peuvent être comparées aux protéines animales et constituer une alternative à la consommation de viande[2]. En termes de santé et de bien-être, les apports nutritionnels des légumineuses ont donc toute leur place dans une alimentation variée et équilibrée. Leur consommation permet de mieux prévenir les maladies cardiovasculaires, ainsi que les risques de diabète de type 2, d'obésité et de certains cancers (colorectal, sein) [4]. Un petit bémol toutefois, le soja et surtout l'arachide sont des légumineuses fortement **allergènes** dont la consommation peut parfois entraîner des allergies alimentaires.

4.2. Une source d'azote et un atout environnemental

Du fait de la symbiose avec les bactéries fixatrices d'azote, les légumineuses constituent donc un **engrais naturel**. Elles ont été parmi les premières espèces végétales domestiquées dans le croissant fertile, il y a plus de 12 000 ans. A la mort de la plante, lors de la dégradation des parties racinaire et aériennes, la minéralisation de la matière organique libère l'azote sous des formes (nitrate, ammoniac, acides aminés) facilement assimilables par les espèces végétales voisines ou les cultures suivantes. Aujourd'hui, la culture des légumineuses représente environ 25% de l'apport d'azote dans les surfaces cultivées (environ 20% dans les pays européens et d'Amérique du Nord, et plus de 50% en Asie, Afrique et Amérique du Sud), les engrais industriels représentant 63% et les processus de combustion 13% [9]. Il résulte de la culture des légumineuses un impact environnemental majeur car :

Du fait qu'elles **ne nécessitent pas ou peu de fertilisation**, elles permettent une forte économie en engrais dont le coût de fabrication est élevé (il faut l'équivalent de 2 tonnes de pétrole pour produire 1 tonne d'engrais azoté par le procédé de Haber-Bosch).

La réduction de l'utilisation des engrais permet **de limiter la pollution** des nappes phréatiques par réduction de la lixiviation* et du lessivage, ce qui permet une réduction de l'eutrophisation* ;

Elles ont un **effet positif sur le bilan des émissions de gaz à effet de serre** (GES), dont le CO_2, N_2O ou l'ammoniac, qui proviennent principalement des engrais minéraux et des déjections animale (la fixation symbiotique ne produit que peu de N_2O).

A ces avantages, directement liés à l'existence de la symbiose, s'ajoutent ceux inhérents aux légumineuses, qu'elles établissent ou non une symbiose avec *Rhizobium* :

Elles **améliorent**, en étant capables également d'établir une symbiose mycorhizienne, le **prélèvement du phosphore du sol** (un autre facteur limitant de la croissance des plantes), et le rendent plus disponible pour les autres espèces végétales.

Elles ont un **impact favorable sur les sols** (stabilisation, limitation du ruissellement et de l'érosion grâce au développement de leur système racinaire) et un effet positif dans les rotations culturales (réduction de l'utilisation des engrais, réduction des traitements phytosanitaires).

Enfin, en tant qu'engrais naturel, elles ont un **effet positif sur la biodiversité** en augmentant la productivité des espèces végétales, en favorisant les pollinisateurs (abeilles) et en offrant des refuges pour les auxiliaires des cultures et la macrofaune (oiseaux, mammifères).

5. Les associations de culture, une solution pour l'agroécologie



Figure 10. Culture associées. A) Culture alternée céréales – vesce; B) Culture biologique mélangée céréales (triticale; orge; avoine) et légumineuses (pois); C) Système agroforestier simple associant une espèce ligneuse pérenne en rang (olivier) et deux espèces en culture, sous le rang, plante de couverture ou fixatrice d'azote (luzerne) et l'inter-rang, plante alimentaire (blé dur). [Source : A, Michel Gosselin Médiathèque INRA ; B et C, Christophe Maître, médiathèque INRA]

L'agriculture française est, dans les régions de grande culture, marquée fortement par la simplification des assolements et l'usage accru des intrants (engrais). Les agroécosystèmes diversifiés sont de plus en plus reconnus comme étant un levier crucial pour un développement durable. L'augmentation de la diversité cultivée au sein de la parcelle a été plus particulièrement testée via des associations céréale – légumineuse, semées et récoltées ensemble (Figure 10). Il s'avère que ces associations permettent de répondre à la fois, en agriculture biologique et en agriculture conventionnelle, à des enjeux de production, de réduction des intrants et des impacts environnementaux des cultures et de stabilité face à des aléas biotiques et abiotiques [10]. La sélection de variétés bien adaptées à ces associations de culture devient dans ce cadre un enjeu majeur.

Les cultures associées* céréale – légumineuse améliorent l'utilisation des ressources par rapport à une culture unique. Ceci conduit en particulier à :

un meilleur rendement en grains/graines* que le rendement moyen de chaque culture unique,

une réduction de la biomasse des mauvaises herbes par comparaison à la culture de la légumineuse seule

et (iii) une concentration protéique plus élevée dans les grains de la céréale par rapport à la culture de la céréale seule.

Les avantages de la culture associée sont d'autant plus marqués que les conditions sont défavorables : faible rendement de chaque culture ou des deux effectuées séparément ou faible teneur protéique du grain de la céréale cultivée seule. Les cultures associées sont particulièrement bénéfiques quand l'azote est limitant pour les cultures et permettent de stabiliser les rendements en agriculture biologique.

L'obtention de ces bénéfices est étroitement liée à la proportion des légumineuses au sein de l'association. Ainsi, dans les prairies, les optima de fonctionnement sont d'environ 30 à 40% de légumineuses fourragères pour les associations pâturées et de 50 à 70% pour les associations destinées à la fauche. Dans tous les cas, les légumineuses peuvent ainsi être un moteur de réorientation des cultures vers une agriculture durable, respectueuse des normes écologiques, économiques et sociales qui assurent le maintien dans le temps de la production agricole.

6. Messages à retenir

Certaines bactéries sont capables d'utiliser l'azote atmosphérique pour la synthèse de leurs biomolécules (cyanobactéries marines, bactéries du sol libres ou en symbiose avec les racines de certaines plantes) : c'est la fixation biologique de l'azote.

Dans le cas des légumineuses, les bactéries symbiotiques pénètrent le système racinaire et provoquent la formation d'un nouvel organe : la nodosité. Cet organe est le lieu de la réduction de l'azote atmosphérique en ammoniac ; il contient une protéine comparable à la myoglobine animale : la léghémoglobine.

Les légumineuses sont riches en protéines et constituent un excellent complément des protéines de céréales pour la constitution d'un régime alimentaire équilibré en protéines végétales.

Les avantages de la fixation biologique de l'azote sont multiples : économiques (économies d'engrais azotés) et environnementaux (baisse de la pollution atmosphérique et des nappes phréatiques, associations de cultures pour un développement durable).

Références et notes

Image de couverture. [Source : © Marie-Christine LHOPITAL, Mediathèque INRA]

[1] Il ne faut pas confondre légumes et légumineuses. Légume vient du latin legumen qui désignait les plantes dont le fruit est une cosse (gousse des « légumineuses »). Par la suite, legumen a désigné toute espèce de plante potagère et, dans son usage actuel, un légume est une plante cultivée dont on consomme, selon les espèces, les feuilles, les racines, les tubercules, les fruits, les graines ; légume désigne également la partie consommée de cette plante. Noter qu'en anglais, légumineuses se dit "legumes".

[2] Ferguson BJ, Indrasumunar A, Hayashi S, Lin M-H, Lin Y-H, Reid DE, Gresshoff PM (2010). Molecular analysis of legume nodule development and autoregulation. Journal of Integrative Plant Biology, 52: 61–76.

[3] Les chiffres entre parenthèse renvoient au schéma du cycle de l'azote (figure 7).

[4] Le procédé Haber-Bosch permet de fixer, de façon économique, le diazote atmosphérique sous forme d'ammoniac, lequel permet à son tour la synthèse de différents explosifs et engrais azotés. À ce double titre, du point de vue démographique, c'est probablement le plus important procédé industriel jamais mis au point durant le XX^{e} siècle.

[5] Erisman E, Sutton MA, Galloway J, Klimont Z, Winiwarter W (2008). *How a century of ammonia synthesis changed the world.* Nature Geoscience, 1: 636-639.

[6] Champ M, Magrini M-B, Simon N, Le Guillou C (2015). *Les légumineuses pour l'alimentation humaines : apport nutritionnel et effets santé, usages et perspectives.* In *Les légumineuses pour des systèmes agricole et alimentaires durables,* Schneider A & Huyghe C Coord., Editions Quae, pp 263-295.

[7] Tomé D (2012). *Criteria and markers for protein quality assessment – a review.* Brit. J. Nutr. 108 (S2): S222-229.

[8] Champ M, Anderson JW, Bach-Knudsen KE (2002). Supplement pulses and human health. Brit. J. Nutr., 88 (S3):S237-319.

[9] Cellier P, Schneider A, Thiébeau, Vertès F (2015). *Impact environnementaux de l'introduction des légumineuses dans les systèmes de production.* In *Les légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires durables*, Schneider A & Huyghe C Coord., Editions Quae, pp 297-338.

[10] Corre-Hellou G et al. (2013). Associations céréale-légumineuse multi-services. Innovations Agronomiques 30, 41-57.

L'Encyclopédie de l'environnement est publiée par l'Université Grenoble Alpes - www.univ-grenoble-alpes.fr

Pour citer cet article: **Auteurs :** BROUQUISSE † Renaud - PUPPO Alain (2019), Des plantes qui vivent de l'air du temps, Encyclopédie de l'Environnement, [en ligne ISSN 2555-0950] url : http://www.encyclopedie-environnement.org/?p=6475

Les articles de l'Encyclopédie de l'environnement sont mis à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.
