



HAL
open science

Livre blanc - Octobre 2022 Protéines végétales pour une santé globale : identification des connaissances, verrous et leviers pour leur développement dans l'alimentation humaine

Mylène Durand Tardif, Remi Cailliatte, Patrick Carré, Guy Della Valle, Jérôme Enjalbert, Karine Gallardo, Claire C. Gaudichon, Jean-Baptiste Guyon, Stéphane Jézéquel, Ingrid Lorinet, et al.

► **To cite this version:**

Mylène Durand Tardif, Remi Cailliatte, Patrick Carré, Guy Della Valle, Jérôme Enjalbert, et al.. Livre blanc - Octobre 2022 Protéines végétales pour une santé globale : identification des connaissances, verrous et leviers pour leur développement dans l'alimentation humaine. PlantAlliance. 2022. hal-03896437v2

HAL Id: hal-03896437

<https://hal.inrae.fr/hal-03896437v2>

Submitted on 20 Dec 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Protéines végétales pour une santé globale :

identification des connaissances,
verrous et leviers pour leur développement
dans l'alimentation humaine

Livre blanc - Octobre 2022

Auteurs

Durand-Tardif M. (PlantAlliance), Cailliatte R. (Plant2Pro), Carré P. (Terres Inovia), Della Valle G. (INRAE), Enjalbert J. (INRAE), Gallardo K. (INRAE), Gaudichon C. (AgroParisTech), Guyon J.-B. (Greentech), Jezequel S. (Arvalis), Lorinet I. (GreenTech), Magrini M.-B. (INRAE), Ravel C. (INRAE), Renard C. (Qualiment & Saint Eve A. (INRAE)

Ce livre blanc est la synthèse des réflexions menées au sein d'un groupe de travail qui a réuni les auteurs, Chéreau D. (Improve), Muel F. (Terres Inovia), Solanas I. (GreenTech), Szambien M. (PlantAlliance), Vernoud V. (INRAE) & Walrand S. (INRAE)

Son périmètre concerne la biologie végétale, l'agronomie, la transformation et la nutrition humaine.

Table des matières

Introduction	3
Résumé exécutif des priorités de recherche	4
Modèle économique	5
Accompagnement de la transition du système agri-alimentaire vers la durabilité	5
Financement de la sélection pour stimuler l'innovation et le progrès génétiques	6
Diversité pour une multiplicité de territoires et d'usages	9
Diversité de la composition en acides aminés des protéines	9
Diversité au niveau de chaque espèce	9
Multiplicité des génotypes (G), des environnements (E), des pratiques culturales (P) et interactions (GxExP)	12
Diversité des territoires et des systèmes de culture	12
Diversité des demandes du consommateur	14
Optimisation de la digestibilité des protéines pour l'alimentation humaine	14
Attractivité des protéines végétales pour le développement des marchés	14
Les microalgues, une niche à haute valeur ajoutée	17
Conclusion	19
Remerciements	19
Glossaire	20
Références	21



Introduction

La croissance démographique est telle qu'en 2050, la population mondiale compterait 9,7 milliards d'humains, alors que nous sommes 7,9 milliards en 2022. La production agricole devra augmenter, tandis que les surfaces cultivables tendent à stagner [1]. Parallèlement, les systèmes alimentaires devront évoluer¹, alors que les systèmes de production actuels sont remis en cause, par exemple à propos des quantités d'eau importantes allouées à l'élevage ou des intrants de synthèse épandus pour augmenter les rendements des cultures.

Les citoyens des sociétés occidentales sont en attente d'une alimentation saine et d'un environnement préservé. Globalement, une transition doit s'opérer pour permettre ici un certain niveau de végétalisation de l'alimentation protéique. Ainsi, des sources durables et fiables de nutriments doivent être identifiées et développées à une échelle suffisante pour être en capacité de préserver la sécurité alimentaire. La production agricole, tout en permettant aux agriculteurs de vivre décemment de leur activité, doit aussi s'adapter à un contexte d'évolution climatique qui multiplie les aléas météorologiques extrêmes conduisant à des modifications de l'environnement physique et des populations de ravageurs et de pathogènes. Le propos de ce livre blanc est principalement de traiter des évolutions à apporter aux systèmes de productions végétales et de transformation pour faciliter l'adoption d'une part plus importante de protéines qui en sont issues dans la ration alimentaire des citoyens occidentaux.

En effet, face à ces enjeux, repenser notre production de sources de protéines végétales est essentiel. Les protéines sont des macronutriments majeurs dans l'alimentation des humains. Elles sont composées de 20 acides aminés (AA), dont neuf ne sont pas synthétisés par notre organisme et doivent être apportés par l'alimentation ; ils sont qualifiés d'indispensables. Les protéines apportées par l'alimentation sont nécessaires à l'anabolisme des protéines de l'organisme. Elles participent aussi avec les glucides et les lipides à l'apport énergétique.

Le renouvellement des protéines de l'organisme permet de maintenir leurs fonctions, telles que des fonctions structurelles (tissus parenchymateux, musculaires, osseux, peau, phanères...), enzymatiques, de transport, hormonales, immunitaires... Les organismes internationaux comme l'EFSA² (Autorité européenne de sécurité des aliments) et la FAO (Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture)[2] recommandent un apport de 0,83 g de protéines par kg de poids corporel et par jour pour un adulte, et entre 10 et 20 % de protéines dans la ration alimentaire quotidienne. Selon l'étude individuelle nationale des consommations alimentaires [3] et [4], la consommation de la population masculine française se situe à 144 % de cet objectif et 127 % pour la population féminine adulte. Moins de 33 % de ces protéines sont is-

sues du monde végétal. Pour l'essentiel, elles proviennent des céréales (pain, pâtes, riz), la part issue des légumineuses à graines (légumes secs, soja) se situant à moins de 1 %. Les enjeux se portent autant sur la transformation de l'offre que de la demande, nécessitant de mobiliser de multiples leviers (actions éducatives et de sensibilisation, réglementation, fiscalité...).

Au regard de l'ensemble de la production agricole, la France continue d'être fortement dépendante de protéines végétales importées, entre autres : (i) elle est déficitaire en Matières Riches en Protéines pour l'alimentation des animaux (MRP) ce qui implique des importations de soja et de tournesol sous forme de graines et de tourteaux, (ii) elle peine à satisfaire les besoins en pois sec pour des usages fonctionnels en alimentation humaine et (iii) ses besoins en légumes secs (lentille, pois chiche et haricot sec) ne sont pas pourvus. Face à ce constat, le gouvernement français a lancé en 2021 un plan de relance³ de près de 100 millions d'euros d'aide publique pour soutenir la production de protéines végétales et renforcer la souveraineté de la France en protéines.

Une augmentation de la production et de la consommation de sources de protéines végétales pourra contribuer à une alimentation humaine saine et durable, en fournissant des acides aminés indispensables, des fibres et des micronutriments tel le fer, ce qui permettra, en outre, d'accompagner une diminution de la consommation de protéines animales. De plus, des protéines végétales produites localement pourraient contribuer à développer de nouvelles activités, tout en se substituant aux importations de soja. Du point de vue environnemental, les légumineuses offrent des services écosystémiques en cultures simples ou en associations grâce à leur capacité de fixation de l'azote atmosphérique qui enrichit les sols en composés azotés. Des marchés de niche avec des variétés adaptées à leurs terroirs permettraient de développer des systèmes alimentaires territorialisés, tout en pouvant contribuer à alimenter des filières agroindustrielles destinées à l'exportation. La diversité des marchés associés aux demandes en protéines végétales constitue de multiples opportunités de restructuration conjointe des systèmes agricoles et alimentaires.

Face à ces défis multiples, les scientifiques issus des secteurs public et privé, des domaines de l'amélioration des plantes, de l'alimentation humaine et de l'économie se sont réunis les 1 et 2 avril 2021 au sein d'un webinaire largement ouvert qui a rassemblé plus de 150 personnes. Le présent article a émergé afin de faire un point des avancées récentes, recenser les priorités de recherche identifiées collectivement et contribuer à la coordination de ces recherches en amont et en aval des filières de production des protéines végétales.

1 Berners-Lee M. et al., 2018, *Current global food production is sufficient to meet human nutritional needs in 2050 provided there is radical societal adaptation*, <https://doi.org/10.1525/elementa.310>

2 <https://www.efsa.europa.eu/fr/press/news/120209>

3 <https://agriculture.gouv.fr/plan-proteines-vegetales>

Résumé exécutif des priorités de recherche

- Évaluer l'effet d'itinéraires de culture agroécologiques, en particulier ceux mobilisant la diversification à différentes échelles de temps et d'espace, sur la composition et la qualité, ainsi que leur stabilité, des protéines de graines.
- Définir de nouveaux idéotypes ; identifier et caractériser les traits des plantes à sélectionner dans l'objectif de produire des aliments riches en protéines pour la santé des hommes, des animaux et pour l'environnement.
- Identifier et caractériser les verrous technologiques actuels, en particulier associés aux agroéquipements, permettant de valoriser des récoltes hétérogènes, aux qualités variables, issues de cultures en mélanges et en associations.
- Explorer et identifier les leviers d'amélioration de la composition en acides aminés des grains pour la consommation humaine, en utilisant les leviers génétiques et agronomiques, sans élever l'apport en azote ou en soufre.
- Développer de nouvelles sources de protéines, telles que les protéines d'oléagineux, de pseudocéréales, de micro-algues, afin de diversifier l'offre sur le plan qualitatif.
- Mieux documenter les spécificités et complémentarités des qualités nutritionnelles des espèces cultivées, y compris des espèces mineures, pour orienter la diversification des cultures vers des systèmes alimentaires plus résilients.
- Explorer et évaluer les arrangements organisationnels et les leviers incitatifs favorisant un dialogue partagé entre l'amont et l'aval des filières afin de soutenir des trajectoires communes d'innovation pour la résilience des systèmes agri-alimentaires.
- Étudier et comprendre les souhaits, les attentes et les comportements des consommateurs et l'adaptation possible de nouveaux produits avec les habitudes d'usages alimentaires.
- Favoriser les études transdisciplinaires et concertées entre généticiens, agronomes et biochimistes pour caractériser les liens entre pratiques culturales, génotypes associés, procédés de transformation et compositions protéiques optimisées pour la santé des hommes et des écosystèmes.
- Imaginer les procédés pour la production sobre de nouveaux produits acceptés par les consommateurs, en particulier permettant de valoriser des récoltes hétérogènes, aux qualités variables.
- Explorer et identifier les leviers d'amélioration de la digestibilité des aliments végétaux (céréales, légumes secs...) et la biodisponibilité de leurs nutriments.
- Comprendre les modifications structurales, nutritionnelles et fonctionnelles des aliments au cours des procédés de préparation domestiques et industriels, en incluant l'utilisation de microorganismes.

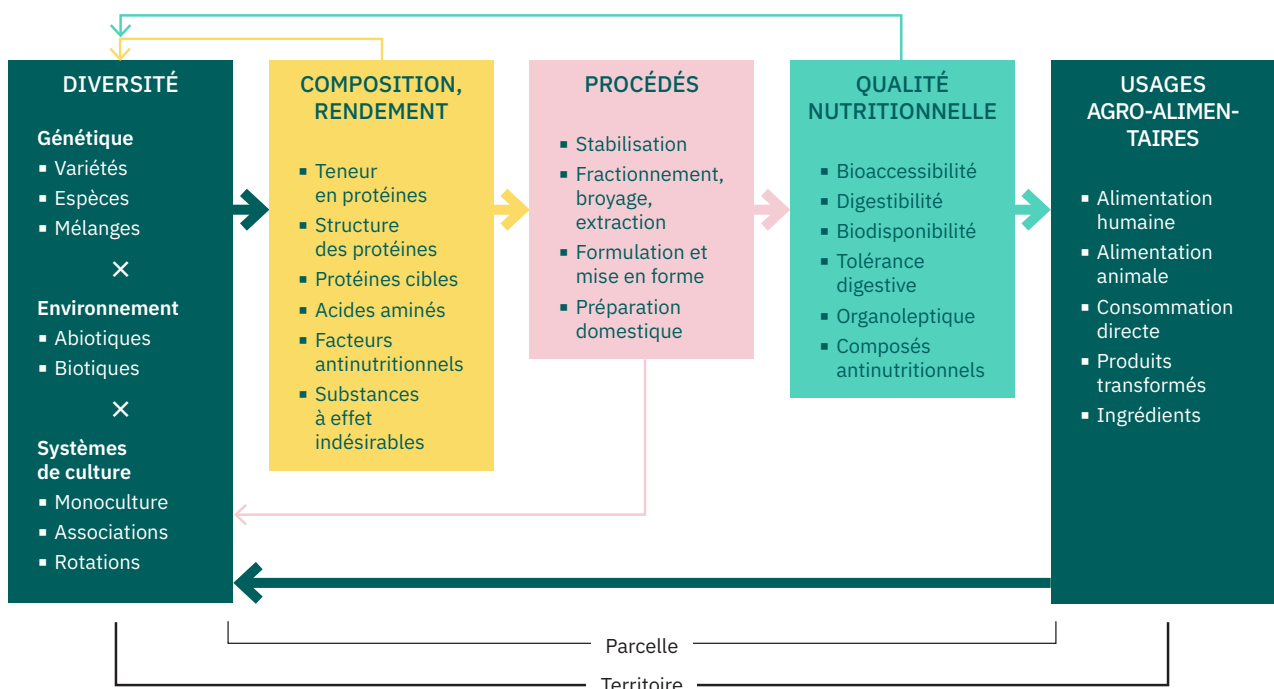


Figure 1. Représentation schématique des recherches nécessaires, de la production à la consommation, de la fourche à la fourchette. Sur la gauche figurent les différents niveaux de diversité des cultures, les croix symbolisent les interactions possibles entre ces niveaux. Le rendement et la composition des productions végétales sont des critères à prendre en compte, ainsi que l'aptitude aux divers procédés et la multiplicité des usages. Les choix de compositions, procédés et usages auront des rétroactions, symbolisées par les flèches sur la diversité cultivée, aux échelles des terroirs et des parcelles.

Modèle économique

Accompagnement de la transition du système agri-alimentaire vers la durabilité

L'engouement croissant des agroindustries pour le marché des protéines végétales est avéré par l'augmentation constante des investissements cumulés sur ces marchés en plein essor.

D'après le Groupement d'Études sur les Protéines Végétales (GEPV), le marché mondial des protéines végétales représentait 7 Mrds € en 2013, 10 Mrds € en 2018 et atteindrait 15 Mrds € en 2025. Cet engouement s'explique par la prise de conscience d'une nécessaire re-végétalisation des régimes alimentaires impliquant une plus grande consommation des protéines végétales au détriment des protéines animales. Pour autant, cette transition ne peut être durable que si la production de protéines végétales repose sur des agroécosystèmes diversifiés et fondés sur une faible utilisation d'intrants agrochimiques. Or, si on observe actuellement un fort développement des protéines issues des cultures mondiales majeures (blé, soja), celui-ci est moindre pour des cultures de diversification mineures comme les légumes secs. La protéine de pois reste néanmoins la plus utilisée après celles de blé et de soja. Des technologies issues des industries amidon-

nières ont permis de développer des alternatives à ces ressources majeures, qui pourraient aussi être déployées à d'autres légumineuses. La consommation de protéines végétales est en croissance⁴, de même que leur marché⁵, et devrait l'être jusqu'en 2035, selon certaines études. Des innovations se développent sur différentes ressources de protéines végétales, par exemple en France, DSM⁶ lance en 2022 la première usine d'isolats de protéines de colza issue d'une technologie évitant le recours aux solvants pour l'étape de déshuilage.

Les ressources en protéines de l'Europe à 27 restent essentiellement issues de céréales, comme peut le montrer le bilan des productions (*Tableau 1*), qui met en exergue cette spécialisation ainsi que la part limitée des légumineuses même en rapport aux oléoprotéagineuses.

Pour mettre ces données en perspective, on peut considérer une population Européenne (à 27 États membres) de 494 millions de personnes pour une masse corporelle moyenne de 70 kg nécessitant 0,83 g de protéines par jour et par kg, présentant un besoin de 10,5 Mt de protéines par an.

Source	Récolte annuelle (Mt)	% protéines	Masse protéines (Mt)
Blé et épeautre	131.60	10.9 %	14.34
Maïs grain et corn-cob-mix	66.87	8.1 %	5.42
Orge	53.12	10.0 %	5.31
Graines de colza et de navette	17.55	19.0 %	3.34
Triticale	11.26	9.9 %	1.11
Avoine et mélanges	10.14	9.2 %	0.94
Graines de tournesol	9.72	12.7 %	1.23
Seigle et mélange de céréales d'hiver	7.98	8.8 %	0.71
Riz	2.89	7.9 %	0.23
Soja	2.74	35.5 %	0.97
Pois secs	2.17	20.4 %	0.44
Fèves et féveroles	1.18	25.1 %	0.30
Sorgho	0.88	9.2 %	0.08
Lupins doux	0.22	33.5 %	0.07
Total	318.33		34.49

Tableau 1 : Ressources en protéines de l'Union Européenne à 27 (moyenne 2016-2020)

→ Sources : Eurostat⁷ pour la production EU27, Feedipedia⁸ pour les teneurs en protéines.

4 <https://www.fao.org/in-action/sustainable-and-circular-bioeconomy/resources/news/details/en/c/1507553/>

5 <https://www.alcimed.com/fr/explorations/protéines-vegetales/>; <https://www.bcg.com/fr-fr/publications/2021/the-benefits-of-plant-based-meats>

6 <https://www.dsm.com/village-neuf/fr>

7 Données extraites le 04/04/2022 17:40:24 depuis [ESTAT] – https://ec.europa.eu/eurostat/databrowser/view/APRO_CPSHR__custom_2435161/default/table?lang=fr

8 <https://www.feedipedia.org/>

Les légumes secs sont en compétition avec les espèces de rente majeures telles que blé et soja qui restent encore celles dont sont extraites la plupart des protéines végétales pour les innovations en alimentation. Cela est attesté par des travaux de recherche [5-7] ou des études de marché [8,9] (EUVEPRO⁹). Par exemple, en 2017 seuls 2 % des ingrédients utilisés pour remplacer la viande dans l'alimentation provenaient de légumineuses à graines autres que le soja [9].

Le développement d'une biodiversité cultivée pour les protéines végétales est donc un enjeu important questionnant la capacité du marché à dépasser les effets de dépendance du chemin¹⁰ conduisant au verrouillage de ce système [10,11]. La performance des choix productifs initiaux, renforcée au fil du temps sous l'effet de mécanismes d'auto-renforcement, dits de « rendements croissants d'adoption », a creusé l'écart de compétitivité entre les cultures majeures et mineures. Aujourd'hui, cet écart ne peut plus être renversé par le seul jeu des marchés. Le renversement d'un tel verrouillage appelle donc à des investissements spécifiques sur les cultures mineures pour que tous les opérateurs gagnent un intérêt économique à leur développement [12,13]. La diversité des espèces de légumineuses à graines est très large et entraîne une dispersion des investissements de recherche : pois d'hiver et de printemps, féverole d'hiver et de printemps, lupin blanc, lupin à feuilles étroites (bleu), lupin jaune, pois chiche, lentille, haricot sec, et bien sûr le soja avec toute sa gamme de précocité. Une étape importante pour développer les espèces peu cultivées aujourd'hui, serait d'accentuer l'effort de sélection en y consacrant des moyens spécifiques issus du public. En effet, les sélectionneurs privés sont peu enclins à investir pour des espèces dont le marché est étroit ou risqué parce que peu investi par l'aval des filières. Or les transformateurs y investissent peu parce que la production amont n'est pas assez stable et développée. Il convient donc que l'Etat soutienne des investissements le long des filières pour aider à consolider la compétitivité de ces espèces mineures jusqu'à alors moins investies.

Si les innovations de marchés sont nombreuses, ouvrir le champ des possibles suppose aussi que les entreprises aient d'abord accès à des informations stratégiques telles que celles fournies par une veille du marché. Or ces études sont aujourd'hui le fait des grands groupes agroindustriels et sont moins accessibles pour le tissu des PME qui constitue pourtant 98 % du secteur agroalimentaire en France [14]. Face à cette asymétrie d'information, le rôle des organismes intermédiaires et des interprofessions est crucial pour partager la connaissance du marché. Cette connaissance repose en particulier, sur les travaux de recherche récents, visant à analyser la biodiversité marchande au travers de la diversité des espèces végétales utilisées dans les innovations agroalimentaire mises sur le marché.

L'impact de l'information du consommateur à propos des bénéfices environnementaux des protéines végétales sur les prévisions d'achat est aussi à considérer. Pour autant, de récents travaux montrent que cette information environnementale a peu d'effets sur la transformation des habitudes de consommation envers les légumineuses [15] et que les déterminants sensoriels et la culture culinaire [16,17] restent majeurs. Insister sur des effets santé, avérés ou potentiels, porteurs de la perception d'un bénéfice individuel, pourrait aussi être une façon d'influencer ces choix.

Financement de la sélection pour stimuler l'innovation et le progrès génétiques

Répondre aux besoins de la société dans un contexte de transitions agroécologique et alimentaire, et de changement climatique requiert un fort investissement dans la recherche et l'innovation. Dans le secteur de la création variétale, l'écosystème d'innovation est structuré autour de trois ensembles complémentaires et interdépendants :

Encart 1

En France, la mise sur le marché d'une nouvelle variété repose sur son inscription au Catalogue officiel français, puis par extension européen. Cette inscription dépend d'une réglementation établie au niveau européen, dont la mise en œuvre en France est confiée à une instance paritaire publique-privée, participative, le Comité Technique Permanent de la Sélection des plantes cultivées (CTPS). Le CTPS joue un rôle majeur en mettant en œuvre et en faisant évoluer les procédures d'inscription de sorte à obtenir une adéquation entre les objectifs des différents acteurs que sont les agriculteurs, les utilisateurs, les entreprises et les pouvoirs publics et les capacités scientifiques et techniques des sélectionneurs pour répondre aux besoins de l'agriculture et de ses filières. Pour être inscrite, une nouvelle variété doit satisfaire aux épreuves dites DHS : Distinction, Homogénéité, Stabilité. C'est-à-dire

qu'une nouvelle variété doit se distinguer des variétés déjà commercialisées, être stable et homogène. De plus, pour certaines espèces, elle doit aussi apporter une amélioration par rapport à l'existant. C'est ce que cherche à qualifier officiellement l'examen de la Valeur Agronomique Technologique et Environnementale (VATE) qui est basé conjointement sur des critères agronomiques (dont le rendement, la résistance à des bioagresseurs, l'efficacité d'utilisation des nutriments...) et d'usage des produits de la récolte (teneur en protéine, en huile, qualité d'un fourrage...). Ces critères sont examinés au travers d'un réseau d'essais officiels mis en œuvre par l'office d'examen national, le GEVES. Les critères d'évaluation et le niveau de performance que les variétés nouvelles doivent atteindre par rapport aux variétés existantes permettent à la VATE d'orienter et de cadencer le progrès génétique.

9 <https://euvepro.eu/>

10 *Dépendance du chemin : désigne le fait que les décisions prises dans le passé peuvent générer des dynamiques auto-renforçantes, avec un coût de changement élevé à un instant donné empêchant des évolutions payantes à long terme.*

- 1 L'inscription au Catalogue officiel qui constitue une autorisation de mise sur le marché des nouvelles variétés. C'est un outil qui permet de garantir l'adéquation de l'offre variétale aux besoins des agriculteurs et des filières tout en servant de levier d'orientation et de cadencement du progrès génétique (cf encart 1).
- 2 Le régime de protection de la propriété intellectuelle (cf encart 2) des obtentions variétales basé sur le Certificat d'Obtention Végétale (COV), donne aux entreprises les moyens d'investir dans des travaux de R&D pour répondre aux besoins et aux enjeux selon les orientations de l'inscription.
- 3 Enfin, l'innovation variétale repose sur l'exploitation de la diversité génétique naturelle qui est conservée dans les centres de ressources biologiques et constitue la matière première du travail de sélection.

Ainsi, l'écosystème d'innovation construit autour de l'innovation variétale permet tout à la fois de qualifier et d'orienter le progrès génétique grâce à l'inscription tout en donnant les moyens aux obtenteurs d'innover pour répondre aux nouveaux critères d'inscription (exemple du critère GPD+ cf. Encart 3). Ce cercle vertueux se retrouve néanmoins confronté à différentes limites pour lesquelles des solutions sont parfois trouvées.

Le régime d'exemption au COV permet aux agriculteurs d'utiliser une partie de leur récolte issue d'une variété protégée pour réensemencer leurs propres champs, contre une rémunération juste et équitable à l'obtenteur de la variété. C'est la pratique des semences de ferme, très répandue chez les espèces autogames comme le blé ou le pois. La mise en œuvre de ce régime en France, prévue dans le cadre de l'article 14 du règlement 2100/94/CE¹¹, a été établie sur les céréales à paille¹² à travers un accord interprofessionnel, renouvelé en 2019, qui fixe les modalités et le montant d'une Contribution à la Recherche et à l'Innovation Variétale prélevée sur la collecte de céréales à paille. Les obtenteurs ont conjointement décidé d'investir 15 % du montant total du montant perçu à leur

bénéfice dans des projets de recherche publics-privés au service du progrès génétique de toutes les espèces de céréales à paille. Ces projets sont mis en œuvre dans le cadre du Fond de soutien à l'Obtention Végétale. Vertueux dans sa démarche de mutualisation de fonds privés pour soutenir des projets de recherche en collaboration avec la recherche publique, ce dispositif ne concerne que les céréales à paille.

Son implémentation pour les espèces de légumineuses à graines, également autogames, se retrouve confrontée (i) à la grande diversité de ces espèces, (ii) à leur faible surface de culture et (iii) à la limite de son coût de mise en œuvre qui devient trop important au regard du faible volume des récoltes. Tout comme d'autres mécanismes à l'œuvre, cette situation conduit à un renforcement de l'investissement en R&D sur l'amélioration des espèces majeures. Il accentue l'écart avec les espèces mineures, dont la compétitivité et l'attractivité relative pour les obtenteurs privés et pour les producteurs, diminuent, alimentant une logique de désengagement collectif.

Toutefois, des dispositifs de soutiens innovants ont été inventés à travers le monde pour encourager l'investissement R&D sur les espèces mineures [18].

Dans un contexte de défaillance du marché, l'intervention publique se justifie pour corriger les déséquilibres observés. C'est ainsi que la création variétale sur les espèces mineures s'appuie traditionnellement sur les forces de recherche et d'innovation publiques, notamment mises en œuvre au sein d'INRAE à travers les programmes « Innovation Variétale et Diversification » en partenariat avec sa filiale Agri Obtentions. Les moyens investis restent néanmoins en deçà des enjeux. Il pourrait être imaginé des appuis spécifiques, dédiés à des programmes de création variétale publics, en provenance de l'Union Européenne dans le cadre de la stratégie Farm to Fork du Green Deal. La diversification des espèces cultivées constitue en effet un enjeu de sécurité alimentaire et d'adaptation au changement climatique à l'échelle européenne. Ces soutiens devraient s'inscrire sur un pas de temps compatible avec la création variétale qui est de 7 à 15 ans, loin des 3 an-

Encart 2

Afin de permettre aux entreprises qui investissent dans la R&D en amélioration des plantes de se rémunérer sur leurs efforts de recherche et d'encourager ces investissements, un système de protection de la propriété intellectuelle (PI) a été construit et mis en œuvre spécifiquement pour les obtentions végétales, dans le cadre de l'Union pour la Protection des Obtentions Végétales (UPOV). Il permet à l'obtenteur de revendiquer la propriété d'une variété comme un assemblage original de traits à travers l'examen DHS.

Régime de protection de la PI sui generis, le Certificat d'Obtention Végétale (COV) est un levier de promotion

de l'innovation. Il permet en particulier de rémunérer l'effort de R&D des entreprises en donnant accès à tout l'écosystème d'innovation aux nouvelles variétés (exemption de l'obtenteur). En effet, une nouvelle variété protégée peut être utilisée par n'importe quel autre obtenteur comme géniteur dans ses schémas de sélection sans que le créateur initial puisse revendiquer un droit sur les variétés qui en proviennent. Ce dispositif est un levier fort d'incitation à l'investissement en R&D des entreprises du secteur qui y consacrent entre 13 et 15 % de leur chiffre d'affaire.

11 Règlement (CE) n°2100/94 du Conseil du 27 juillet 1994 instituant un régime de protection communautaire des obtentions végétales
 12 le blé tendre, le blé dur, l'orge, le triticale, l'avoine, l'épeautre, le seigle et le riz

nées traditionnelles des appels à projets. Des innovations organisationnelles et en termes de financement sont attendues pour permettre le déverrouillage socio-technique [19] du handicap dont sont victimes les espèces mineures.

Sur la décennie précédente, la France a largement contribué à l'appui à la création variétale par le biais de projets de recherche ambitieux lancés dans le cadre de Programmes d'Investissement d'Avenir (PIA) comme Breedwheat pour le blé, Amaizing pour le maïs, Peamust pour le pois protéagineux, Sunrise pour le tournesol ou Phenome pour le développement d'infrastructures de phénotypage... Ces programmes basés sur un partenariat public/privé pour optimiser des ressources consenties ont

conduit à des avancées conséquentes pour des cultures majeures comme le montre pour le blé la revue de Paux et al. [20]. Néanmoins, les résultats des travaux conduits dans le cadre des PIA ne se sont traduits en transferts et innovations pour les entreprises et les filières que dans de très rares cas. Le challenge auquel nous sommes confrontés aujourd'hui, dans le cadre de la mise en œuvre de la quatrième édition de PIA, des stratégies d'accélération et des Programmes (et Équipements) Prioritaires de Recherche (PPR et PEPR) qui en découlent, est de traduire les résultats de ces recherches de haute qualité en innovations, marchés et solutions au bénéfice des agriculteurs et des filières.

Encart 3

Pour ce qui est du blé, compte tenu des épreuves de la VATE, toute nouvelle variété doit répondre à des critères de rendement en grains, de résistances aux bioagresseurs, ainsi que de concentration en protéines et de qualité technologique. Cependant, l'amélioration conjointe du rendement et de la concentration en protéines est difficile compte tenu d'une corrélation négative forte entre ces deux caractères (Fig. 2). Pour y parvenir, les sélectionneurs travaillent sur l'écart à la corrélation négative « déviation rendement en grains/protéines » ou GPD (Grain Protein Deviation) dont les bases génétiques ont été analysées.

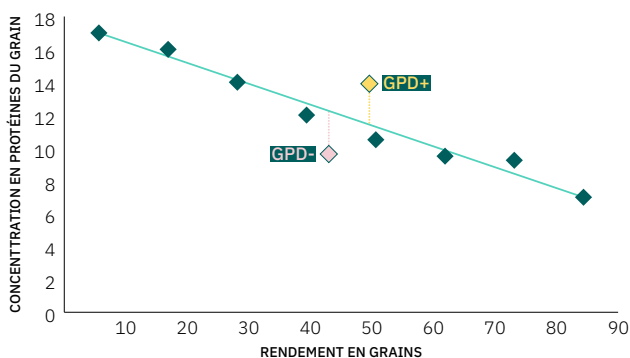


Figure 2 La relation négative rendement – concentration en protéines et le GPD (d'après J. Le Gouis). Chaque carré représente une variété. En bleu, vert et rouge : variétés se comportant comme attendu, avec une concentration en protéines supérieure à la prédiction (GPD+), ou avec une concentration en protéines inférieure à la prédiction (GPD-), respectivement

Le GPD est pris en compte par le CTPS grâce à un système de bonus/malus permettant de moduler la note finale à l'inscription et d'encourager la sélection de variétés productives avec une concentration en protéines supérieure à celle prédite par la régression (variétés GPD+). Le CTPS a donc la possibilité d'orienter la sélection afin que les nouvelles variétés répondent au mieux aux attentes d'un marché, aujourd'hui fortement segmenté. Tous les segments du marché du blé (sauf celui des blés biscuitiers) demandent une concentration élevée en protéines et sont donc très dépendants des engrais pour assurer une nutrition azotée non limitante. Globalement, le système de bonus a bien fonctionné et les variétés françaises d'aujourd'hui satisfont le double enjeu de la productivité et de la concentration en protéines. Mais ces efforts pour dépasser la corrélation négative entre le rendement en grains et la teneur en protéines nécessiteraient de mieux payer la production de blés riches en protéines. Le GPD est très utilisé par le généticien et par le conseil aux cultivateurs. Il peut contribuer à l'amélioration du modèle économique en aidant à ajuster le choix variétal aux segments de marché, dans les différents territoires (blé fourragers, blés panifiables, blés de force, export, circuits courts...), dans une optique agroécologique, c'est-à-dire sans rechercher systématiquement une teneur en protéines élevée au prix d'une forte dépendance aux engrais azotés.

Chez le blé, aucun critère de qualité concernant l'alimentation humaine n'est aujourd'hui pris en compte. Intégrer de tels critères pourrait être l'objet d'une réflexion au niveau du CTPS.

Diversité pour une multiplicité de territoires et d'usages

Diversité de la composition en acides aminés des protéines

La qualité des protéines pour la nutrition humaine peut être caractérisée par sa composition en acides aminés (AA).

Pour différentes tranches d'âge, un profil d'AA est recommandé [21]. La qualité des protéines dépend aussi de la biodisponibilité des AA, en particulier de leur digestibilité. Quand la composition relative en AA est corrigée par leur digestibilité, il est possible de déterminer les AA indispensables alors disponibles pour la synthèse des protéines après leur absorption intestinale. Le ratio DIAA (Digestible Indispensable AA) indique pour chaque AA si son niveau est supérieur ou inférieur aux besoins, le ratio le plus bas parmi les 9 ratio d'AA indispensables définissant le DIAAS (DIAA Score, [22]). Les DIAAS des protéines de plantes sont souvent inférieurs à 1 [23] parce que la plupart d'entre elles présentent au moins un AA limitant. La lysine est l'AA le plus limitant parmi les protéines végétales provenant de céréales mais aussi de fruits à coque ou d'oléagineux. Les légumineuses présentent généralement des déficiences moindres, la méthionine étant l'AA le plus limitant, mais d'autres AA sont parfois en faible quantité, comme par exemple, valine, leucine et isoleucine pour la féverole. Quelques protéines de plantes ne présentent pas ou peu de déficiences. C'est le cas des protéines de colza, de pomme de terre, du quinoa, de pois et du soja, bien que les données varient selon la matrice (les isolats de protéines étant plus digestibles que les graines, par exemple) et le profil d'AA recommandé (enfants entre 0,5 et 3 ans par exemple).

Si le profil de composition en AA est un facteur clé de l'équilibre nutritionnel, la plupart des protéines végétales ne sont pas consommées pures mais au sein de matrices transformées qui en affectent la biodisponibilité et déterminent l'attractivité pour le consommateur. Des facteurs comme le goût, la texture, la facilité d'utilisation, la couleur, la présence de galactosides générateurs de flatulences sont bien plus déterminants sur le comportement d'achat que les considérations d'équilibre nutritionnel. La valorisation en circuits courts par un tissu de PME territoriales sera probablement le plus à même de promouvoir les améliorations variétales et développer la segmentation du marché pour créer de la valeur en portant des innovations de niche d'un bout à l'autre de la filière. Cette approche est à la fois complémentaire et concurrente de celle qui consiste à produire des ingrédients plus purifiés, transformés tels que les isolats et les concentrats.

Diversité au niveau de chaque espèce

Les protéines du grain sont essentiellement stockées dans les tissus de réserve. Thomas Burr Osborne (1859 – 1929) a posé les bases de la biochimie des protéines végétales et défini une classification

basée sur leur solubilité dans différents solvants sur laquelle reposent les procédés d'extraction encore utilisés de nos jours.

On distingue ainsi 4 classes de protéines : les albumines solubles dans l'eau, les globulines solubles en milieu salin et majoritaires dans les graines de légumineuses, les prolamines solubles dans une solution alcoolique et les glutélines solubles en conditions alcalines. Ces deux dernières sont majoritaires dans les céréales [6]. Chez le blé, les gliadines et les gluténines constituent les protéines de réserve (PR) du grain et sont capables de s'agréger après hydratation et pétrissage pour former le réseau de gluten à l'origine des qualités technologiques des pâtes. Elles sont aussi à l'origine d'allergie, de la maladie cœliaque et pourraient être impliquées dans l'hypersensibilité au gluten. Chacun de ces groupes de protéines est encore subdivisé en plusieurs fractions protéiques. Pour les protéines du grain, on distingue donc la teneur en protéines totales du grain et sa composition, c'est-à-dire la contribution de chaque classe de protéines. Il existe plusieurs niveaux de variations pour ces deux caractères :

- le niveau interspécifiques avec par exemple les espèces de légumineuses qui ont des teneurs en protéines plus élevées que les céréales.
- le niveau de l'espèce avec des variétés qui ont des teneurs et des compositions différentes en PR.

Les protéines sont produites par des gènes qui sont régulés notamment au niveau transcriptionnel. Leur synthèse dépend de facteurs génétiques, ce qui rend possible l'action du sélectionneur, mais aussi de facteurs environnementaux (disponibilité en azote et en soufre qui influencent fortement la teneur et la composition en protéines totales du grain, stress hydrique, stress thermique...).

La capacité des légumes secs à offrir une haute teneur en protéines en absence de fertilisation azotée les rend particulièrement attractifs en tant que source de protéines végétales, contribuant simultanément aux transitions agroécologique et nutritionnelle. La sélection variétale chez les légumineuses a eu pour objectif d'éliminer certains composés antinutritionnels ou nocifs des graines, par exemple des inhibiteurs de trypsine en pois [24], tannins ou vicine/convicine chez la féverole [25, 26]. La biosynthèse de saponines qui contribue à l'amertume des protéines extraites des graines de légumes secs a récemment été inhibée dans des lignées obtenues par mutagenèse aléatoire chez le pois [27]. Cette collection de lignées permet d'accéder à de nouveaux allèles notamment pour l'amélioration des propriétés organoleptiques des variétés.

Cependant, des progrès restent à faire concernant la quantité et la qualité nutritionnelle des protéines de légumes secs. Il existe de grandes variations intra- et inter-spécifiques quant à la teneur en fractions protéiques, allant de 16 à 32 % chez le pois, 18 à 32 % chez la lentille,

22 à 38 % chez la féverole et 26 à 57 % chez le soja [28]. Ces grandes variations au sein de chaque espèce ouvrent la voie à l'amélioration de la teneur en protéines, sans diminuer le rendement. Contrairement à ce qui est observé chez les céréales (Fig. 2), la corrélation négative entre teneur en protéines et rendement en grain est très faible, voire nulle [29, 30]. Toutefois, la corrélation entre ces deux caractères varie avec l'environnement et le fond génétique [31]. Les locus et les régions des génomes qui contrôlent la teneur en protéines ont été identifiés chez le pois et le soja [31-33]. Ces locus peuvent être utilisés pour améliorer la teneur en protéines.

La nécessité d'étudier la qualité des protéines de légumes secs apparaît de plus en plus clairement, en particulier pour les besoins en AA indispensables de l'Homme. La quantité de protéines issues de légumes secs à consommer pour couvrir les besoins quotidiens d'un adulte pour chaque AA indispensables est donnée par Leinonen et al. [34]. Elle suggère que cet équilibre peut être atteint en augmentant de 30 % la proportion d'AA soufrés (AA-S). La variabilité génétique pour la quantité d'AA-S dans les légumes secs [35,36] peut être exploitée pour en comprendre les bases génétiques utilisables en sélection comme cela a été fait chez le soja [32, 37].

Les gènes contrôlant la synthèse des protéines de réserve plus ou moins riches en AA indispensables figurent parmi les gènes candidats à considérer pour améliorer l'équilibre entre AA. Chez le pois, les variations de la composition en PR entre génotypes [38-40] a été exploitée pour identifier les régions du génome qui contrôlent ce caractère [41]. La légumineuse modèle *Medicago truncatula*, dont le génome présente une bonne synténie avec celui du pois [42], a été utilisée pour proposer des gènes candidats à ces locus [43]. Parmi eux, se trouvent des régulateurs potentiels de la synthèse des globulines [43], dont le facteur de transcription ABA Insensitive 5 (ABI5) qui contrôle la synthèse de globuline 7S chez le haricot [44,45]. Chez le pois, des mutations dans le gène ABI5 réduisent significativement le taux de globulines 7S de type viciline [43], qui sont pauvres en AA-S et moins avantageuses que les globulines 11S pour la formation d'émulsions [46]. Des travaux sont encore nécessaires pour identifier les réseaux de gènes contrôlant la composition en AA et en protéines des graines et pouvoir ainsi proposer une combinaison d'allèles pour l'amélioration des variétés de légumes secs à haute valeur protéique. Les techniques de génotypage à haut débit permettent d'accélérer la découverte de marqueurs génétiques utilisables en sélection [42]. Des millions de polymorphismes de séquence peuvent être utilisés dans des études d'association à l'échelle du génome pour rechercher les locus responsables des variations de la qualité des graines. L'identification des gènes causaux est facilitée par la connaissance de la séquence d'un génome de référence pour les espèces étudiées, comme le pois et le soja [47,48]. Une telle approche a été utilisée chez le soja où des gènes candidats pour améliorer la teneur en méthionine des graines ont été identifiés [37].

Les produits à base de soja qui passent par la formation de suspensions colloïdales (tonyu) représentent la majeure partie des usages alimentaires du soja en France : ils sont à l'origine d'une consommation de 45 000 tonnes de graines par an [49]. Une enquête réalisée par Terres Inovia auprès des¹³ principaux industriels de cette filière a fait ressortir un certain nombre d'attentes en matière de qualité des graines. L'acceptabilité organoleptique est un facteur critique. Aucun lot, si intéressant fût-il ne pouvant être utilisé s'il ne passe pas le test sensoriel. Cette qualité est indissociable d'un procédé de fabrication, les flaveurs négatives résultant en grande partie de la dégradation oxydative des matières grasses de la graine par la lipoxygénase (LOX), enzyme clé de la voie de dégradation oxydative des lipides. Cette voie de la LOX conduit notamment à des aldéhydes tel l'hexanal, responsables d'odeurs « herbacée » ou « verte » [50, 51]. Elle est traditionnellement inactivée par chauffage mais ces traitements ont pour effet indésirable de réduire la solubilité des protéines [52-54]. Les saponines du groupe A entièrement acétylées situées généralement au niveau de l'hypocotyle sont la principale cause d'amertume et astringence indésirables dans les aliments à base de soja. Le degré d'acétylation affecte l'intensité des caractéristiques indésirables de ces produits, telles que le goût amer, l'astringence et la saveur de haricot vert [55-57].

Les rendements de production tonyu / okara¹⁴ dépendent, outre de la teneur en protéines des graines, du rapport entre les globulines 11S et 7S [58]. Ce rapport 11S/7S est également important pour la formation de tofu (tonyu caillé), le tofu riche en 11S étant plus ferme et retenant mieux l'eau [59]. La présence d'isoflavones, aux propriétés phytoœstrogènes donc perturbateurs endocriniens, est également un sujet de préoccupation des industriels. Un rapport de l'AFSSA¹⁵ de 2005 recommande une dose journalière limite de 1 mg/j/kg qui semble atteinte par certains des consommateurs ayant remplacé les produits laitiers par la famille des dérivés de soja¹⁶. Les isoflavones jouant un rôle dans la nodulation [60], il reste possible qu'en réduire la teneur dans les graines puisse induire des effets négatifs sur la vigueur végétative de la plante. Les lectines et les facteurs antitrypsiques semblent peu préoccupants pour cette filière.

Pour les céréales, améliorer la concentration en protéines sans diminuer le rendement est difficile. De plus, la synthèse de protéines dépend fortement de la fertilisation azotée. Cependant, des études récentes ont permis d'identifier chez les blés un locus qui augmente la concentration en protéines sans diminuer le rendement. Ce locus, en jouant sur la senescence des plantes, améliore la remobilisation d'éléments nutritifs comme l'azote, le fer et le zinc des feuilles vers le grain. Le locus porte le gène *NAMB1* qui code pour un facteur de transcription [61]. En termes de qualité nutritionnelle, les protéines de céréales sont toutes pauvres en lysine [62]. Riz, orge et blé sont bien pourvus en AA-S ce qui n'est pas le cas du maïs. Comme chez les légumineuses, il est donc nécessaire de travailler

13 Tonyu : « jus » obtenu par broyage de graines de soja dans l'eau puis centrifugation

14 Okara : partie solide résiduelle après centrifugation lors de la préparation du tonyu ou lait de soja

15 <https://www.anses.fr/fr/system/files/NUT-Ra-Phytoestrogenes.pdf>

16 <https://www.quechoisir.org/action-ufc-que-choisir-perturbateurs-endocriniens-dans-les-produits-a-base-de-soja-l-ufc-que-choisir-saisit-l-anses-et-la-dgcrf-n66983/>

sur la qualité des protéines. Des travaux de génétique ont été réalisés pour corriger la carence en lysine des céréales, mettant à profit la variabilité génétique. Par exemple chez le blé, la teneur en lysine varie de 0,36 à 0,51 mg pour 100 g de farine complète et cette teneur est plus élevée chez des blés diploïdes ou tétraploïdes [63]. Des études de mutants riches en lysine ont montré le rôle de certains facteurs de transcription impliqués dans la synthèse de PR, comme Opaque2 chez le maïs ou PBF chez l'orge et le blé [64]. Des mutations rendant ces facteurs de transcription non fonctionnels génèrent des génotypes avec moins de PR dans lesquels on observe une augmentation d'autres protéines riches en lysine [63,65,66]. D'autres approches basées sur la transgénèse ont été utilisées chez les céréales et aussi chez les dicotylédones pour augmenter la concentration en lysine. Deux cibles ont été visées :

1 les enzymes de la voie de biosynthèse de la lysine, par exemple, l'enzyme catalysant la première étape de cette voie connue comme étant peu active notamment chez le maïs et inhibée par la lysine elle-même. Frizzi et al. [67] ont multiplié par 40 la concentration en lysine des grains de maïs transformés pour l'expression de plusieurs enzymes de la voie de biosynthèse ;

2 la surexpression de protéines riches en lysine.

Enfin, tous les outils nécessaires (marqueurs, séquence d'un génome de référence) étant disponibles chez la plupart des céréales, des approches de génétique d'association à l'échelle du génome peuvent également être réalisées pour déterminer les régions chromosomiques, voire les gènes, impliqués dans la concentration en lysine (ou tout autre caractère). Pour conduire à des résultats fiables, ces études nécessitent de travailler avec des effectifs importants (> 200 individus). Leur limite est donc généralement le phénotype du caractère étudié.

Les tourteaux d'oléagineux (colza, soja et tournesol) qui sont habituellement destinés à l'alimentation animale présentent un gisement potentiel de protéines concentrées pour l'alimentation humaine. Ces tourteaux pourraient servir de base à la fabrication d'ingrédients riches en protéines permettant d'accompagner légumes et céréales pour équilibrer les apports en AA.

Actuellement peu d'utilisations de ce type sont recensées. On trouve sur le marché des protéines de soja texturées par extrusion après dégraissage mécanique et qui sont incorporées dans des préparations humides pour apporter une texture proche de celle de hachés de viande [68]. L'inconvénient de ces produits est qu'ils restent assez riches en lipides oxydables, en isoflavones et en oligosaccharides. Des traitements complémentaires seraient nécessaires pour en réduire la concentration.

Les tourteaux d'oléagineux issus du procédé conventionnel présentent une qualité insuffisante pour un usage en alimentation humaine. Plusieurs facteurs interviennent dans cette inadaptation.

• La première en est la dégradation thermique des protéines qui intervient lors de l'étape de désolvantation des tourteaux au cours de laquelle le produit est exposé à des températures de l'ordre de 105°C pendant plusieurs dizaines de minutes [69]. Il en résulte un brunissement non enzymatique, la perte d'une partie de la lysine dans le colza (15-20 %), une réduction de la digestibilité des protéines liée à la formation de complexes avec les phytates et les fibres ainsi que la formation de saveurs toastées a priori peu attractives [70].

• Une autre caractéristique indésirable est la présence des enveloppes ligneuses des graines (colza et tournesol), produit non comestible et responsable de texture désagréable.

Le colza contient aussi plusieurs substances indésirables responsables d'astringence (tannins), d'amertume (dérivés des glucosinolates, sinapine et polyphénols), de mauvaise odeur et d'activité antinutritionnelle (goitrine). En conséquence, la protéine de colza requiert un assez haut niveau de purification pour être utilisée sans problèmes en alimentation humaine et ne semble pas une cible pour les transformations simples [69]. Cependant une usine de production de protéines de colza pour l'alimentation qui devrait être opérationnelle en 2022 avec un procédé nouveau, a ouvert à Dieppe¹⁷. En termes d'amélioration génétique, il n'existe pas de route simple pour améliorer significativement les perspectives dans ce domaine tant les traits à introduire sont nombreux. Un programme de sélection soutenu par la filière française met l'accent sur l'amélioration de la teneur en protéines des colzas d'hiver au détriment de la richesse en fibres et en lignine (Terres Univia, 2020)¹⁸. En revanche, les teneurs en glucosinolates stagnent depuis plus d'une décennie. Les sélectionneurs éprouvent des difficultés à améliorer les traits en lien avec la productivité et la résistance aux agresseurs de la plante, tout en réduisant les glucosinolates de la graine.

Le tournesol en revanche ne contient pas de facteurs antinutritionnels. Cependant deux points limitent son intérêt :

1 Il serait nécessaire de décortiquer les akènes complètement puis d'éliminer autant que possible l'huile par extraction mécanique. Or la première étape est actuellement impossible à réaliser avec des rendements de production corrects. En effet l'augmentation des teneurs en huile dans les hybrides commerciaux a été atteinte en modifiant une composition des akènes privilégiant une réduction de la proportion du péricarpe par rapport à celle de l'embryon [71]. Un effet secondaire est que ces akènes sont beaucoup plus résistants au décortiquage, notamment du fait de phénomènes d'adhérence entre coque et amandes. Il existe des variations importantes d'aptitude au décortiquage au sein des cultivars [72] qui pourraient être exploitée pour limiter l'adhérence.

2 Le tournesol noircit pendant la trituration à cause de phénomènes d'oxydation de l'acide chlorogénique [73]. Ce phénomène naturel n'a a priori pas d'effets indésirables sur la qualité nutritionnelle.

Un déshuilage mécanique peut réduire la teneur en huile résiduelle à moins de 7 % et le tourteau contenir plus

¹⁷ <https://www.saipol.com/actualites/avril-et-dsm-finalisent-leur-partenariat-pour-lancer-en-france-le-developpement-de-la-proteine-de-colza-a-partir-du-site-industriel-saipol-de-dieppe/>

¹⁸ <https://www.terresunivia.fr/decouvrir-terres-univia/actualites/un-tourteau-de-colza-plus-riche-en-protéines-afin-de-repondre-aux>

de 50 % de protéines. La farine ainsi obtenue pourrait s'employer texturée ou telle-quelle pour être incorporée dans de nombreuses préparations pourvu qu'une couleur blanche ne soit pas recherchée. Ce produit est proposé dans les filières « agriculture biologique » en Allemagne¹⁹. Une version plus concentrée et délipidée par CO₂ supercritique est également disponible laquelle présente une coloration moins prononcée.

Notons le développement de la culture du chanvre pour la consommation de ses graines en alimentation humaine ou pour l'extraction de protéines²⁰.

Multipllicité des génotypes (G), des environnements (E), des pratiques culturales (P) et interactions (GxExP)

Les stress abiotiques, qu'ils soient climatiques (élévation de la concentration atmosphérique en CO₂, sécheresse, fortes températures...) ou nutritionnels (carences en azote ou en soufre) influencent fortement l'accumulation et la composition des protéines de la graine chez les espèces cultivées [40,74-78].

Par exemple, chez le soja, le stress hydrique affecte la quantité de protéines par graine, sans toutefois diminuer la concentration en protéines car l'huile est aussi fortement diminuée [79]. Le déficit hydrique entraînant la fermeture des stomates réduit la photosynthèse et donc l'accumulation de l'amidon, en particulier chez le blé. Il accélère la sénescence des feuilles et donc la remobilisation de l'azote des feuilles vers les grains. Selon l'intensité, la durée et autres caractéristiques des stress ressentis par la plante, la concentration en protéines du grain peut parfois se trouver augmentée [80]. Des interactions significatives génotype*environnement ont été observées pour la teneur en protéines chez diverses espèces : soja [81], lentille [82], pois [31] et blé [83]. Comprendre les bases génétiques de ces interactions renseignerait sur les gènes contribuant à la plasticité phénotypique, c'est-à-dire la capacité d'un génotype à changer son phénotype selon des paramètres de l'environnement. Une étude conduite chez *Medicago truncatula* suggère que la plasticité des globulines en réponse à l'environnement repose sur l'aptitude de la plante à recycler la méthionine [84]. Comparées à d'autres stress abiotiques, les carences en soufre ont un fort impact négatif sur la composition en protéines des graines puisqu'elles diminuent massivement la proportion de protéines riches en AA-S [77,78,85]. Chez le blé, la modification de composition en PR dépend de l'équilibre entre fertilisations azotée et soufrée [86,87]. Chez cette espèce, la diminution en AA-S modifie non seulement la qualité nutritionnelle des graines, mais aussi leur aptitude à la panification [88]. Des gènes candidats pour la réponse des graines en cours de développement aux carences en soufre ont été identifiés à l'aide d'approches « omiques » chez le blé et le pois [85,86,89,90]. De plus, Cartelier et al. [84] montrent qu'un de ces gènes candidats code une homocystéine S-méthyltransferase3 (HMT-3), qui régénère de la méthionine à partir de S-méthylméthionine, et contribue à l'accumulation de globulines 11S, même en

condition de carence en soufre. Des résultats similaires ont été rapportés chez le blé [87]. Un apport adéquat en soufre augmente le rendement en grains et le rendement en protéines du grain grâce à une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'azote. De plus, le rôle d'une HMT (HMT-1) dont l'expression est régulée par un facteur de transcription myb lui-même contrôlé par la disponibilité en soufre est rapporté. Un apport adéquat en soufre conduit à une surexpression des gènes codant le facteur myb et la HMT-1, ce qui favorise la biosynthèse de la thréonine et de la glycine qui favoriseront à leur tour la synthèse des gluténines [87].

Cependant la littérature est limitée quant aux déterminants génétiques et moléculaires de la plasticité de la composition en protéines des graines. Une meilleure connaissance de ces déterminismes permettrait de réduire l'impact des variations de l'environnement : un effort de recherche serait bienvenu dans cette direction. Par ailleurs, dans le contexte de la transition agroécologique, il est essentiel d'évaluer l'impact des pratiques de culture minimisant les intrants sur la composition et la qualité des protéines de graines et de déterminer comment les cultures en association et leur diversification contribuent à cette qualité.

Diversité des territoires et des systèmes de culture

Dans les années 2005-2010, des travaux basés sur des essais multi-partenariaux mettent en lumière l'intérêt des associations blé (tendre ou dur) / légumineuses (pois protéagineux, pois chiche) sur la quantité et la qualité de la récolte [91].

En effet, la légumineuse s'alimente en azote essentiellement grâce à ses nodosités qui fixent l'azote atmosphérique. Un blé cultivé en association avec une légumineuse a un nombre d'épis et de grains/m² réduit par rapport à une monoculture, mais son rendement en grains n'est que peu diminué (le rendement de la parcelle est même supérieur si l'on considère la double récolte blé + pois). On observe aussi une augmentation du taux de protéines du blé sans utilisation supplémentaire d'azote minéral. En effet, le fonctionnement azoté de la parcelle est amélioré car du fait de la concurrence au niveau racinaire, la légumineuse a une activité de fixation symbiotique de l'azote accrue alors que le blé dispose de plus de ressources en raison de sa plus faible densité.

Dans une moindre mesure, les mélanges de variétés peuvent également conférer des avantages en termes de composition protéique. Ainsi, chez le blé tendre, les travaux effectués dans le cadre du projet Wheatamix [92,93] ont montré que si les mélanges de variétés permettaient un gain de rendement modeste, ils pouvaient contribuer à améliorer la qualité de panification (Gauffreteau, communication personnelle), et effacer les défauts d'un composé du mélange.

En pratique, les associations ne présentent pas que des avantages, et demandent à être intégrées dans des rotations. L'équilibre entre les cultures associées est difficile à

19 <https://www.all-organic-treasures.com/food/heliaflor/sunflowerprotein-application.html>

20 [doi:10.3390/nu12071935](https://doi.org/10.3390/nu12071935)

gérer car elles sont en concurrence, et les proportions d'espèces récoltées peuvent être très variables entre deux années ou deux sites. Des méta-analyses récentes montrent des gains de rendement de l'ordre de 20 % dans ces associations interspécifiques, par comparaison aux cultures pures [91,94,95]. Les céréales étant généralement plus compétitives que les légumineuses vis-à-vis des adventices, elles permettent généralement un meilleur contrôle que la culture pure de légumineuses. Enfin, la pression des maladies et des adventices est généralement diminuée. La concordance des précocités dans la maturité des grains de blé et de légumineuses pour la récolte est difficile à gérer et le tri des grains après moisson représente une contrainte. Ainsi, malgré l'intérêt de ces pratiques, celles-ci sont très peu mises en œuvre, mais sont en forte progression actuellement comme observé en agriculture durable, grâce notamment à des projets qui ont promu leur développement (H2020 ReMIX²¹, Diversify, et Mobidiv²² par exemple).

L'adoption des cultures associées céréale/légumineuse, notamment avec la lentille, repose sur plusieurs raisons :

- La demande du marché : on observe une demande forte pour des lentilles d'origine France, produites en « circuit

court », de préférence en culture biologique, avec un prix rémunérateur déconnecté du cours mondial.

- La levée d'un verrou technologique : la plupart des organismes de collecte sont maintenant équipés de trieurs optiques de grande capacité utilisés pour la séparation des grains céréale/légumineuse.
- Une évolution des coopératives et négoce, même de petite taille, vers l'aval des filières : malgré les contraintes logistiques administratives et commerciales que cela comporte, des filières de diversification allant jusqu'au consommateur ont été créées pour répercuter la valeur ajoutée sur les producteurs.
- Un changement complet de vision des producteurs quant à la technique d'association : imaginée au départ par le monde de la recherche pour la céréale en tant que culture principale, c'est la lentille qui devient rémunératrice. Les effets bénéfiques de l'association pour la lentille sont observés : la céréale joue le rôle de « tuteur » ce qui facilite la récolte, elle occupe l'espace donc diminue la pression d'adventices. La rentabilité de la production est conditionnée par la réussite de la lentille, et le blé récolté constitue un complément de revenu.



© David Alvarez

21 <https://www.remix-intercrops.eu/>

22 <https://plant-teams.org/> <https://www6.inrae.fr/mobidiv/>

Diversité des demandes du consommateur

Optimisation de la digestibilité des protéines pour l'alimentation humaine

Les protéines de céréales ont une bonne digestibilité : autour de 90 % pour la farine de blé chez l'Homme [96]. Pour le grain complet, la digestibilité est généralement plus faible [97], le son et les fibres mais aussi les phytates interférant avec les protéines et diminuant l'accès des protéases. De même, les légumes secs, comme pour le pois ou le soja, présentent des protéines hautement digestibles (90 % au moins) sous forme d'isolats ou de concentrats [62,98-100]. Consommés sous forme de graines, leur digestibilité diminue et atteint 60 à 85 % selon l'espèce et la préparation. Par exemple, la digestibilité iléale standardisée chez le porc de six cultivars de féverole se situe entre 70 et 81 % [101]. Comme pour les céréales, les fibres et les facteurs antinutritionnels sont responsables de cette faible digestibilité. Notamment, les β -glucanes forment des agrégats avec les protéines de lentille et de pois diminuant ainsi fortement leur digestibilité in vitro [102]. Quelques pratiques, notamment le décorticage et l'extrusion, peuvent moduler la digestibilité des protéines de légumes secs [103] et augmenter de 6 % la digestibilité des AA du haricot mungo [104] et de 15 % celle des AA du pois chiche [105]. Le trempage et le mode de cuisson sont aussi des leviers pour moduler le contenu en phytates, tannins et inhibiteurs de trypsine, et en conséquence la digestibilité des AA [106].

Les connaissances quant à la digestibilité des protéines chez des populations spécifiques sont encore lacunaires. Chez les enfants en retard de croissance [104], la digestibilité des AA semble supérieure à celle des adultes [105], mais cela reste à prouver par une étude dédiée. La biodisponibilité des protéines chez les personnes âgées est un enjeu majeur dans le contexte de la transition protéique et du vieillissement de la population. Alors que l'apport protéique est souvent inférieur aux besoins dans cette population, la digestibilité et plus largement la qualité des protéines sont des questions cruciales. Si l'effet de l'âge sur la motilité intestinale et les sécrétions pancréatiques est bien documenté [107], les conséquences en termes d'efficacité de la digestion restent très peu explorées chez l'Homme et chez les animaux modèles. Seule une étude chez des rats jeunes et des rats âgés de 20 mois [108] montre que la digestibilité des protéines décroît avec l'âge, en particulier pour les aliments les moins digestibles incluant le soja ou les haricot crus ou cuits, mais l'impact de l'âge est faible sur la digestibilité des protéines déjà hautement digestibles, telles que celles du lait.

Depuis quelques décennies, la complémentation entre plusieurs sources de protéines incomplètes est devenue un paradigme. Un avantage du DIAAS est qu'il permet de calculer le ratio DIAA pour une combinaison d'ingrédients dans un aliment ou un repas. L'additivité des DIAAS a été démontrée expérimentalement [109]. Herreman et al. [23]

ont optimisé virtuellement le DIAAS avec une combinaison de plantes, par exemple, une ration de pomme de terre (65 %) optimisée avec du maïs (20 %) et de la féverole (15 %) pour obtenir un DIAAS de 100 %. Ce principe peut s'appliquer à diverses combinaisons de repas afin que les régimes alimentaires apportent les AA digestibles en quantité suffisante, de manière compatible avec la zone de production des cultures.

Attractivité des protéines végétales pour le développement des marchés

Une augmentation de la proportion des protéines végétales dans nos régimes alimentaires implique d'accroître notre consommation de légumes secs, de céréales et de substituts végétaux de produits animaux. Alors que les céréales occupent déjà une part importante de notre alimentation, l'offre de légumes secs ou d'aliments enrichis en protéines végétales doit être augmentée. De même, il est envisageable de développer les usages du soja sous les formes asiatiques traditionnelles en remédiant à leurs inconvénients. Dans cet objectif, cinq possibilités peuvent être envisagées selon le type d'alimentation, le type de transformation, en termes de tradition ou d'innovation (tableau 2) :

- 1 La transformation pour améliorer des légumes secs consommés de manière traditionnelle,
- 2 Le développement de nouveaux aliments grâce à des procédés traditionnels tels que la fermentation
- 3 L'adoption de produits « exotiques », éventuellement adaptés aux goûts et pratiques culinaires locaux
- 4 L'adaptation de procédés au mélange de légumes secs et de céréales dans les aliments traditionnels,
- 5 L'utilisation de technologies plus récentes, telle l'extrusion pour développer de nouveaux aliments.

		Aliment	
		Traditionnel	Nouveau
Procédé	Traditionnel	1 Pré-cuits	2 « Camenvert »
	Traditionnel exotique	3 Tofu, houmous, tempeh et leurs déclinaisons « pois » ou « lentille »	
	Adapté ou nouveau	4 Mélanges légumes secs / céréales	5 Analogues de viande

Tableau 2 : Pistes principales pour le développement d'aliments à base de légumes secs.
→ Les numéros font appel au paragraphe précédent.

Quelle que soit la voie suivie, la transformation modifiera la structure complexe du grain. Celle-ci peut être représentée schématiquement par un ensemble d'enveloppes dont le péricarpe, un tissu de réserve (albumen chez les céréales ou cotylédons pour les légumineuses, où s'accumulent amidon, protéines ou lipides) et le germe de la future plantule. Les enveloppes de légumes secs sont recouvertes de cire et sont donc moins perméables que celles des céréales. L'albumen des céréales est constitué de cellules entourées de parois hémi-cellulosiques. Au niveau du cotylédon, les composés de réserve sont stockés dans des cellules dont l'arrangement permet la circulation de l'eau. Pour les céréales aussi bien que pour les légumes secs, l'accessibilité à l'eau par capillarité est favorisée par des compartiments tels que le hile ou le germe.

1 La transformation pour améliorer des légumes secs dans le cadre d'une consommation traditionnelle

L'obstacle principal à la consommation traditionnelle de légumes secs par les ménages est le temps requis pour leur préparation, qui nécessite parfois une étape de trempage pour hydrater la graine, ce qui permet d'ailleurs d'éliminer une part des facteurs antinutritionnels. Pour diminuer le temps de préparation dans les foyers, quelques entreprises alimentaires réalisent un prétraitement hydrothermique des graines qui sont alors précuites à des températures suffisamment élevées pour favoriser leur hydratation et initier le gonflement des granules d'amidon.

La température de ce prétraitement dépend du contenu en eau de la graine brute et peut être prédite d'après un diagramme d'état (Fig. 3). La diffusivité de la chaleur étant plus élevée que la diffusivité de l'eau, autour de 10^{-7} contre 10^{-10} m²/s respectivement, l'hydratation du gain est le mécanisme limitant aussi bien pour la cuisson que pour la germination [110]. Bien que la cinétique d'hydratation puisse être contrôlée et modélisée simplement, le rôle des différentes entités (paroi cellulaire, tissu de réserve) dans la diffusion de l'eau est encore méconnu, le contrôle du prétraitement des légumes secs nécessite donc des études approfondies.

2 Le développement de nouveaux analogues de produits laitiers grâce à des procédés traditionnels

Les protéines de légumes secs sont de bonnes candidates pour la conception d'aliments sains et durables, avec des applications possibles très diversifiées, similaires par exemple aux produits laitiers. Pour cela, les graines de légumineuses peuvent être transformées en ingrédients tels que des farines, des concentrats et des isolats. Ces ingrédients sont obtenus, par exemple, par séchage à l'air, décorticage, broyage des graines, extraction des protéines, qui, à leur tour, peuvent subir des étapes de modifications supplémentaires par des procédés et des conditions appropriées. L'utilisation de ces ingrédients peut cependant être freinée par des défauts sensoriels : une odeur et un goût désagréables, souvent liés à un arôme vert, herba-

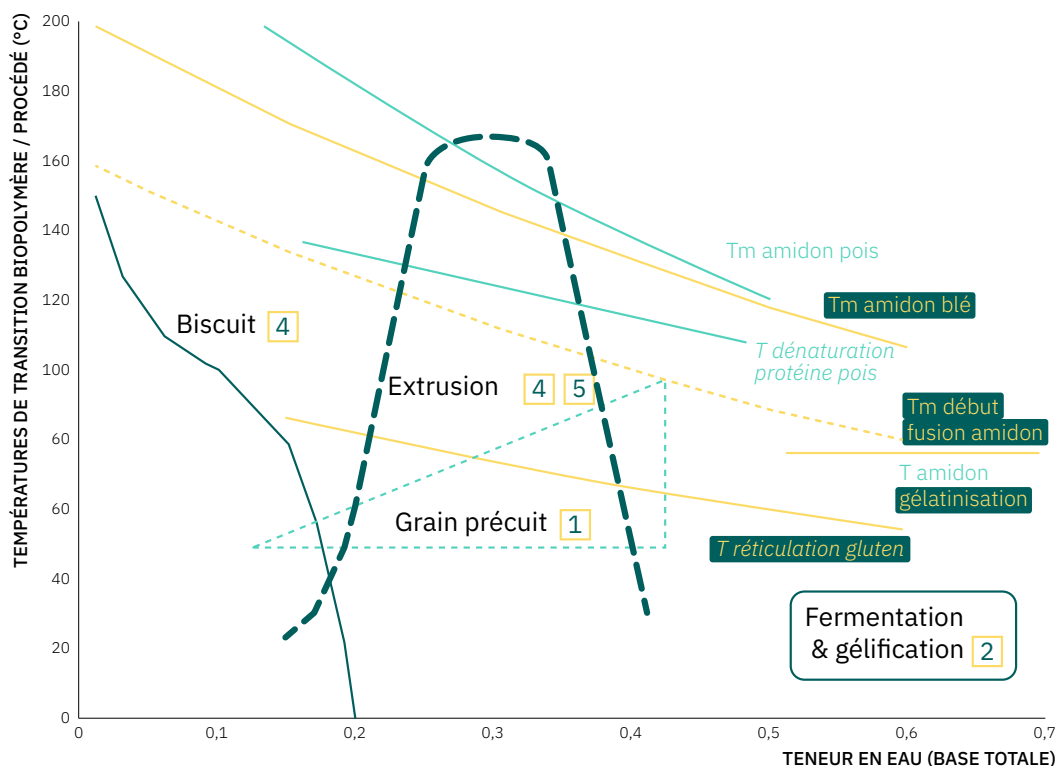


Figure 3 : Diagramme d'état représentant les variations des températures de fusion et de dénaturation de l'amidon et des protéines de blé et de pois, complété par des itinéraires thermiques (en pointillés) de différents procédés rapportés au tableau 2 :

1) Pré-cuisson 2) Fermentation

4) ex. de cuisson de mélanges céréales-légumineuses analogues de viande par cuisson-extrusion en milieu humide

5) analogues de viande par cuisson-extrusion en milieu humide

→ D'après [111,112].

■ Blé ■ Pois - - - Itinéraires thermiques

cé ou de haricot (notamment attribué à des aldéhydes, alcools et cétones dérivés de l'action de la lipoxygénase), mais aussi des saveurs amère et astringente potentiellement apportées par des composés sapides tels que des saponines et des composés phénoliques (isoflavones, flavonols, tannins, acides hydroxycinnamiques, etc.) [113].

Toutefois, le processus de fermentation d'aliments élaborés avec des légumes secs, utilisant des flores bactériennes connues et utilisées pour des produits laitiers fermentés a été peu étudié. La fermentation lactique améliore le goût des protéines de pois en réduisant ou en masquant la « note de vert » désagréable (green note off-flavour). Ainsi, les protéines de légumes secs pourraient élargir les sources de nutriments soumises à des microorganismes protéolytiques. Ces protéines peuvent être mélangées ou non à du lait et fermentées par divers consortiums microbiens pour modifier les composés aromatiques, y compris ceux qui sont à l'origine de la « note de vert », avec des conséquences sur la perception du consommateur [114, 115]. Récemment, ces travaux ont conduit au développement d'un analogue de fromage à base de protéines de légumes secs, dénommé « camemvert ». Mais les interactions entre les consortiums microbiens et le métabolisme adaptatif des microorganismes doivent être étudiées, en combinant des analyses sensorielles, biochimiques, physiologiques et méta-omiques, afin de mieux contrôler leur croissance dans des gels de protéines végétales.



Figure 4 : Camenverts

3 Aliments traditionnels exotiques

Les procédés traditionnels développés par exemple en Asie du Sud-Est tels que la fermentation, par exemple le tempeh²³ à partir du soja, peuvent être un levier intéressant pour pallier ces défauts sensoriels et développer des produits alimentaires aux propriétés diversifiées. Il existe d'ailleurs une grande diversité d'aliments à base de soja, qu'il s'agisse d'un simple gel (tofu), de graines entières (natto) ou de gels fermentés (furu, misozuke, chao...), avec des goûts et arômes typiques.

Dans le cas des dérivés de soja, le mode de préparation

influe notamment sur la teneur en isoflavones [116]. L'ultrafiltration par exemple permet de réduire le ratio isoflavones/protéines de 6.5 à 1.2. La fermentation du tonyu par des microorganismes équipées d' α -galactosidases permet de réduire la présence des oligosaccharides [117].

4 L'adaptation de procédés au mélange de légumes secs et de céréales dans les aliments traditionnels

La recherche en agriculture a démontré les avantages potentiels de cultures associées céréales/légumineuses. Il y a un réel intérêt à promouvoir l'usage de farines mélangées qui favoriseraient l'élaboration d'aliments enrichis en protéines végétales. Cependant les propriétés rhéologiques et donc l'aptitude à la transformation des farines de céréales sont modifiées par l'addition de farines de légumes secs. Cela a été illustré dans le cas particulier de la fabrication d'aliments essentiellement issus de céréales [118, 119] tels que des snacks [120], des pâtes [121, 122], des biscuits, des gâteaux [123] et du pain [124], où les modifications structurales aboutissent à des changements de texture. Pour élaborer et transformer des produits céréaliers enrichis en légumes secs, des outils et des concepts tels que des diagrammes d'état de biopolymères seront utiles pour prédire la gélatinisation et les températures de dénaturation de l'amidon et des protéines respectivement, en fonction de la teneur en eau (Fig. 3). Ainsi, il sera possible de pratiquer les ajustements nécessaires à la transformation, par exemple, compenser la dilution du réseau de gluten dans le cas du pain ou des pâtes, ou d'améliorer l'aération des pâtes de génoise, ou encore moduler la viscosité et l'expansion à la fusion de snacks élaborés par extrusion par voie sèche [125]. Clairement, les effets sensoriels négatifs freinent la consommation de ces aliments, mais ils peuvent être compensés par des formulations aromatiques adéquates.

5 L'utilisation de technologies récentes, telle que l'extrusion pour développer de nouveaux aliments

La demande pour des produits « analogues de viande » à base de végétaux, en tant qu'aliment alternatif, illustre l'intérêt de la technologie pour développer des aliments nouveaux. Les analogues de viande, relativement bon marché comparés à la viande traditionnelle, sont des produits strictement dérivés de plantes, souvent fabriqués avec des isolats de protéines végétales. Ils sont conçus pour avoir une texture similaire à la viande en utilisant un procédé cuisson-extrusion à haute teneur en eau [68,126]. Le travail de la texture des protéines végétales à l'aide de ce procédé comprend une première étape à température supérieure à 120° (Fig. 3) où les protéines sont dénaturées par le cisaillement imposé par la rotation des vis de l'extrudeuse. Ensuite, la formation de liaisons entre les chaînes de protéines dénaturées, telles que des ponts disulfures ou des liaisons hydrogène, démarre à proximité de la sortie d'extrudeuse. Alors que le « fondu » des protéines s'écoule dans la filière de l'extrudeuse, le flux axial crée une structure fibreuse en alignant les chaînes de pep-

23 Graines de soja cuites et dépelliculées, fermentés par une moisissure du genre *Rhizopus*

tides alors réticulées [127]. Les produits texturés obtenus par procédé d'extrusion humide ne sont pas séchés, ils sont réfrigérés et peuvent être consommés directement. Ainsi, la structure et la texture peuvent être contrôlées en modifiant les paramètres de l'extrusion. Cependant des travaux sont encore nécessaires pour améliorer les propriétés sensorielles et pour vérifier que la dénaturation ne diminue pas la qualité nutritionnelle des graines, même si l'effet de l'extrusion serait positif sur la digestibilité du pois chiche [105].

Une meilleure compréhension des modifications structurales des aliments, aux différents niveaux d'organisation de la matière, au cours du procédé, permettrait aux industriels de mieux satisfaire les attentes des consommateurs. De plus, la production d'ingrédients à base de légumes secs permet d'envisager des substituts aux additifs alimentaires, en adéquation avec les allégations « Clean Label », pour des produits moins transformés et plus sains. Assurément, les voies de recherche qui contribueraient à une consommation plus importante d'aliments à base de protéines végétales, nécessitent une approche interdisciplinaire et intégrative. Cependant, quelle que soit la voie de transformation envisagée, toutes reposent sur un approvisionnement stable et une sélection des matières premières végétales.

Les microalgues, une niche à haute valeur ajoutée

Ces dernières années, les microalgues ont été développées comme de nouvelles sources de protéines d'intérêt. Le terme de « microalgue » au sens commun comprend des algues eucaryotes, donc des végétaux, mais aussi des Archées, qui en sont très éloignées d'un point de vue phylogénétique.

Les composés issus d'algues contiennent de nombreux nutriments et constituants d'intérêt (protéines, acides gras, caroténoïdes, ou vitamines). Les microalgues ont attiré l'attention de par leur contenu important en protéines qui peut atteindre 70 % de la biomasse sèche [128]. La production de spiruline a d'ailleurs été préconisée par la FAO depuis plus de 20 ans [129] pour participer à la satisfaction des besoins en suppléments alimentaires et aliments pour animaux dans les pays défavorisés. Autre exemple, les oligo-polysaccharides issus des microalgues sont considérés comme des candidats pour des vertus prébiotiques [130].

La production de microalgues a été en expansion cette dernière décennie avec une augmentation de 150 % du nombre d'entreprises impliquées en Europe [131] pour une large gamme d'applications, surtout à haute valeur ajoutée : alimentation, nutraceutiques, cosmétiques, pharmaceutiques. Les marchés de l'alimentation humaine utilisent la plupart de la biomasse des microalgues produite dans le monde, qui est estimée à 20 000 tonnes/an. Cette production s'accroît d'environ 10 % chaque année [132]. Les microalgues acceptées pour l'alimentation humaine en Europe sont listées dans le tableau 3 (Centre d'Étude et de Valorisation des Algues, 2019).

Des microalgues, autres que celles citées dans le tableau, sont autorisées par la DGCCRF uniquement pour la nutra-

ceutique (compléments alimentaires). Leurs fortes teneurs en protéines et autres nutriments dont les vitamines du groupe B, le fer et le zinc, en font des espèces attractives pour des applications biologiques et/ou pour les substituer dans des aliments afin d'améliorer le profil nutritionnel. Les protéines de *Chlorella* sp. et la *Arthrospira* sp. ont le potentiel de pouvoir réduire les risques d'anémie [133]. On prête à la spiruline de nombreux bénéfices sur la santé : ses protéines amélioreraient les systèmes immunitaires et lymphatiques et apporteraient une protection supplémentaire contre les ulcères. Quant à celles issues d'*Arthrospira maxima*, elles pourraient réduire les risques d'ulcère, de constipation, d'anémie, d'hypertension, de diabète et de malnutrition infantile [134]. La phycocyanine qui est une phycobiliprotéine spécifique extraite des microalgues a déjà été utilisée en complément alimentaire et dans l'industrie alimentaire en tant que colorant bleu et pour ses propriétés biologiques d'intérêt : elle possède des activités anti-oxydantes, anti-inflammatoires [135], antiallergiques [136] et immunitaires [137, 138].

Les protéines isolées de microalgues ont un profil en AA qui leur confère une bonne qualité nutritionnelle [139]. Deux espèces sont particulièrement riches en arginine, *Nannochloropsis salina* et *Dunaliella salina*, sachant que cet AA contribue à limiter les maladies cardio-vasculaires. Les microalgues marines sont connues pour leur profil en AA plus équilibré que celui des algues d'eau douce [140].

Les protéines de microalgues présentent des digestibilités in vitro de 50 à 80 % selon la source, le modèle et la méthode utilisés : la digestibilité de protéines non-extraites de *Chlorella vulgaris*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Arthrospira platensis* et *Nannochloropsis oceanica* atteint 79 %, 77 %, 74 % et 54 % [141]. Ainsi, bien qu'ayant des profils d'AA intéressants, leur digestibilité reste plus faible que pour des sources protéiques animales ou végétales de bonne qualité (digestibilités > 90 %). Elle peut être améliorée par extraction, ce qui les rend plus facilement accessibles aux enzymes de la digestion [142]. Les études réalisées in vivo indiquent des valeurs de digestibilité des protéines de la spiruline entière de 82 % chez le rat [143], et de 86 % chez l'Homme [104]. Certaines microalgues peuvent présenter des propriétés fonctionnelles (émulsifiante, stabilisante, moussante) prometteuses pour des applications en alimentation humaine [144].

Cependant la production de microalgues doit encore relever d'importants défis pour qu'elles soient pleinement intégrées dans les systèmes alimentaires, et plus seulement en tant que compléments.

1 — Leur prix est un premier enjeu. À titre d'exemple, un kg de biomasse sèche de Spiruline, cultivée en bassins ouverts, dont le contenu en protéines est de 70 %, coûte de 3 à 10 € [145]. Le prix varie en fonction du type de microalgue [132], ou du type de réacteur utilisé. Allant de 10 à 100 \$/kg pour une production en bassins ouverts, il ne peut être inférieur à 30 \$/kg pour une production en photobioréacteurs. De plus, le coût d'extraction de certaines molécules est à prendre en compte.

2 En second lieu, les procédés de production ne pourront pas tous être dimensionnés pour une échelle industrielle, en termes de rendement, de coût ou d'outillage [128].

3 Enfin, les caractéristiques organoleptiques restent un verrou [146]. Des procédés sont développés pour produire des ingrédients de microalgues avec moins d'odeur, moins de couleur et moins de goût, tels ceux issus de *Chlorella vulgaris* (mis sur le marché par Allmicroalgae). Une autre limite est le risque potentiel de réactions indésirables dues aux peptides ou à des composés toxiques issus des microalgues.

4 Les hydrolysats de microalgues doivent être traités chimiquement, si nécessaire, pour assurer leur innocuité et leur conformité aux standards réglementaires [147].

En Europe, les nouvelles souches de microalgues ou leurs extraits à destination de l'alimentation humaine entrent dans le cadre réglementaire de la directive Novel Food. Quelques microalgues (*Nannochloropsis gaditana*, *Euglena gracilis*) sont examinées actuellement pour être validées à travers cette procédure.

Espèce, entité biologique, produit	Applications alimentaires
<i>Aphanizomenon flos aquae</i> *	Sans restrictions
<i>Arthrospira</i> sp. (spiruline)*	Sans restrictions
<i>Arthrospira platensis</i> (spiruline)*	Sans restrictions
<i>Chlorella</i> sp.	Sans restrictions
<i>Chlorella luteoviridis</i>	Sans restrictions
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	Sans restrictions
<i>Chlorella vulgaris</i>	Sans restrictions
<i>Haematococcus pluvialis</i>	Condiments
<i>Odentella aurita</i>	Condiments dans les produits finis
<i>Tetraselmis chuii</i>	Sauces, condiments
Extraits de <i>Schizochytrium</i> sp.	Huile
Extraits de <i>Ulkenia</i> sp.	Huile

Tableau 3 : Microalgues approuvées pour des usages alimentaires en Europe

→ *Archée.



Conclusion

Au regard des enjeux pour la santé globale (One Health), et notamment la santé de l'environnement et la santé humaine, des besoins de recherche majeurs existent pour rendre opérationnel le rééquilibrage des apports protéiques entre protéines animales et protéines végétales. Deux points cruciaux sont d'une part l'identification de l'équilibre entre productions végétales et productions animales et d'autre part la valorisation sous forme d'aliments intégrant d'autres composants bénéfiques pour la santé, présents dans les végétaux tels des polyphénols ou acides gras polyinsaturés. Dans ce cadre, il apparaît urgent d'y consacrer une part significative des moyens de la recherche publique et du soutien à l'innovation, notamment au regard de l'engouement et des investissements colossaux actuels dans des solutions aléatoires telles les protéines de synthèse ou les viandes in vitro. Les protéines de synthèse constituent une production de protéines industrielle, hors-sol, pour laquelle nous manquons de données quant à leur effet sur la santé, et les bénéfiques en termes environnementaux et sociaux sont contestés.

Les leviers d'amélioration de l'offre quantitative et qualitative en protéines végétales sont nombreux. Leur implémentation doit être construite sur une base transdisciplinaire permettant de coupler les enjeux de la production en amont, génétique, agronomie et de la transformation en aval, process, biochimie, microbiologie, nutrition... Comprendre les verrous à leur adoption demande de mobiliser les sciences humaines, sociales et économiques pour identifier les déterminants des comportements des cultivateurs-producteurs aux consommateurs, sans oublier les transformateurs, et ainsi engager de futures innovations vers leur succès. C'est pourquoi des approches multi-dimensionnelles et multi-acteurs sont à favoriser pour intégrer les contraintes et leviers possibles et pour favoriser le développement d'une nouvelle offre qui contribue à la transition de nos systèmes alimentaires.

Dans ce contexte, des pratiques culturales, des espèces, des variétés et des souches doivent être étudiées et renouvelées afin d'atteindre le double objectif d'être compatibles avec les filières de la fourche à la fourchette et avec la réduction de l'usage des intrants. Le processus d'idéotypage variétal constitue une approche en mesure de combiner les visions des obtenteurs, des producteurs et des transformateurs, tout en intégrant les difficultés anticipées. Les sciences de l'alimentation interviennent tout au long de la filière. Elles doivent déterminer la qualité nutritionnelle et organoleptique des produits désirés et veiller au maintien ou à l'amélioration de cette qualité au

cours des processus de transformation. Un besoin clé est donc de mieux relier l'amont et l'aval, de la sélection à la transformation pour optimiser l'ensemble, par exemple si des facteurs antinutritionnels sont éliminés par les procédés de transformation durables, il ne sera pas nécessaire de les contre-sélectionner lors de la création variétale.

Il existe une difficulté avérée pour que la conception d'une idée novatrice soit transformée en prototype, voire en produit sur le marché. Cela se traduit par le franchissement critique des étapes amont de l'échelle TRL (Trade Readiness Level) aux étapes aval de développement, qui est communément appelée la « vallée de la mort » de l'échelle TRL. Ce passage compliqué est constitué de la mise en œuvre de preuves de concept et de projets de maturation. Différents outils sont aujourd'hui disponibles pour aider à surmonter ces difficultés. La mission des Instituts Carnot est précisément de mener et développer une activité de recherche partenariale au bénéfice de l'innovation des entreprises – de la PME au grand groupe - et des acteurs socio-économiques. Les instituts Carnot tels que Qualiment et Plant2Pro jouent un rôle central pour accélérer le transfert des connaissances, des résultats et des compétences selon une grande diversité de modalités. De même le consortium PlantAlliance rassemble de manière volontaire des acteurs publics et privés, pour répondre aux enjeux de l'agriculture de demain par la concertation et les efforts de recherche conjoints.

Par ailleurs, nous observons une période clé qui permet de combiner de nombreux acquis cognitifs et méthodologiques : génomique translationnelle, séquençage et phénotypage haut débit, génétique d'association, approches prédictives... dont les combinaisons pertinentes offrent des opportunités d'accélérer substantiellement le progrès génétique sur les espèces mineures. La réussite de telles approches reposera aussi sur un travail d'idéotypage variétal et cultural qui tiendra compte des attentes de l'aval des filières pour assurer une bonne valorisation des produits des récoltes tout en tenant compte des enjeux que la production doit relever pour appuyer les transitions en cours. Le dialogue amont-aval, mis en œuvre notamment au sein du CTPS doit être intensifié.

L'importance de l'enjeu et l'ampleur des travaux pour le bien commun, doivent mobiliser les acteurs publics et privés, avec des interactions renforcées. Ce besoin justifie pleinement l'intégration des Carnot Plant2Pro et Qualiment et de PlantAlliance dans cette réflexion. Les travaux de recherche identifiés doivent être engagés à court terme et ce sur des pas de temps compatibles avec la mise sur le marché de nouvelles variétés à moyen terme et des études d'impact sur l'environnement doivent être planifiées à long terme.

Remerciements

Nous remercions Christine Le Signor (UMR Agroécologie) pour sa relecture du document et ses remarques constructives concernant le déterminisme génétique de la valeur protéique des graines de pois, étudié dans le cadre du projet ANR-PEAVALUE (ANR-19-CE21-0008).

Glossaire

AA	acides aminés
ANIA	Association nationale des industries alimentaires
ANR	Agence nationale de la recherche
Arvalis-Institut du Végétal	Institut technique agricole de recherche appliquée, dédié aux grandes cultures
CA79	Chambre d'agriculture des Deux-Sèvres
Chao	Gel fermenté issu de soja
COV	Certificat d'obtention végétale
CRIV	Contribution recherche et innovation variétale
CTPS	Comité technique permanent de la sélection
DGCCRF	Direction générale de la concurrence, de la consommation et de la répression des fraudes du ministère chargé de l'économie
DHS	Distinction, homogénéité, stabilité,
DIAA	Digestible indispensable amino acids
DIAAS	Digestible indispensable amino acids score
EFSA	European Food Safety Authority
ESA	European Seed Association
EUVEPRO	European Vegetable Protein Association
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations (ou OAA)
Furu	Gel fermenté issu de soja
GEPV	Groupement d'études sur les protéines végétales
GPD	Grain Protein Deviation
INRA	Institut national de la recherche agronomique
INRAE	Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement, depuis 2020
Misozuke	Gel fermenté issu de soja
MRP	Matière riche en protéines
Natto	graines entières de soja
OAA	Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (ou FAO)
Okara	Partie solide restant après la production de tonyu
PI	Propriété intellectuelle
PIA	Programme d'investissement d'avenir
PR	Protéine de réserve
QTL	Quantitative Trait Locus, locus pour un trait quantitatif
R&D	Recherche et développement
RPC	Rapport protido-calorique
S-AA	Acides aminés soufrés
Tonyu	« jus » obtenu par broyage de graines de soja dans l'eau puis centrifugation
Tofu	gel issu de la graine de soja ou de gels fermentés (furu, misozuke, ...)
UFS	Union française des semenciers
UPOV	l'Union pour la protection des obtentions végétales
VATE	Valeur agronomique technologique et environnementale
Wheatamix	Projet de recherche soutenu par l'ANR 2014-2019

Références

- 1 FAO. *The future of food and agriculture – Trends and challenges*; FAO: Rome, 2017.
- 2 *Protein and amino acid requirements in human nutrition - Joint WHO/FAO/UNU Expert Consultation ISBN 92 4 120935 6*; Geneva, 2002; p. 284.
- 3 (GT), I.W.G. *Étude individuelle nationale des consommations alimentaires 3 (INCA 3) Avis de l'Anses*; ANSES: 2017; p. 566.
- 4 Kairo, C.; Zeghnoun, A. Description et distribution de la masse corporelle de la population française à partir de l'étude Esteban pour une utilisation en évaluation des risques sanitaires. *Environnement, Risques & Santé* 2019, 18, 129-134, doi:10.1684/ers.2019.1286.
- 5 Chardigny, J.-M.; Walrand, S. Plant protein for food: opportunities and bottlenecks. *OCL* 2016, 23.
- 6 Guéguen, J.; Walrand, S.; Bourgeois, O. Les protéines végétales : contexte et potentiels en alimentation humaine. *Cahiers de Nutrition et de Diététique* 2016, 51, 177-185, doi:https://doi.org/10.1016/j.cnd.2016.02.001.
- 7 Lam, A.C.Y.; Can Karaca, A.; Tyler, R.T.; Nickerson, M.T. Pea protein isolates: Structure, extraction, and functionality. *Food Reviews International* 2018, 34, 126-147.
- 8 Bashi, Z.; McCullough, R.; Ong, L.; Ramirez, M. Alternative proteins : The race for market share is on. 2019.
- 9 Rabobank. Strong growth global pulse production driven by Indian demand. 2017.
- 10 Magrini, M.-B.; al., e. The unbalanced development among legume species regarding sustainable and healthy agrifood systems in North-America and Europe: focus on food product innovations. *Food Security* 2022.
- 11 Conti, C.; Zanello, G.; Hall, A. Why are agrifood systems resistant to new directions of change? A systematic review. *Global Food Security* 2021, 31, 100576, doi:https://doi.org/10.1016/j.gfs.2021.100576.
- 12 Meynard, J.-M.; Charrier, F.; Fares, M.h.; Le Bail, M.; Magrini, M.-B.; Charlier, A.; Messéan, A. Socio-technical lock-in hinders crop diversification in France. *Agronomy for Sustainable Development* 2018, 38, 54, doi:10.1007/s13593-018-0535-1.
- 13 Magrini, M.-B.; Anton, M.; Chardigny, J.-M.; Duc, G.; Duru, M.; Jeuffroy, M.-H.; Meynard, J.-M.; Micard, V.; Walrand, S. Pulses for Sustainability: Breaking Agriculture and Food Sectors Out of Lock-In. *Frontiers in Sustainable Food Systems* 2018, 2, 64.
- 14 Association Nationale des Industries Alimentaires, A.N.d.I. Note de conjoncture. 2021.
- 15 Marette, S.; Roosen, J. Just a little bit more legumes! Results of an online survey in Europe. *International Food and Agribusiness Management Review* 2021, 1-18, doi:doi.org/10.22434/IFAMR2021.0071.
- 16 Melendrez-Ruiz, J.; Buatois, Q.; Chambaron, S.; Monnery-Patris, S.; Arvisenet, G. French consumers know the benefits of pulses, but do not choose them: An exploratory study combining indirect and direct approaches. *Appetite* 2019, 141, doi:10.1016/j.appet.2019.06.003.
- 17 Melendrez-Ruiz, J.; Chambaron, S.; Buatois, Q.; Monnery-Patris, S.; Arvisenet, G. A central place for meat, but what about pulses? Studying French consumers' representations of main dish structure, using an indirect approach. *Food Research International* 2019, 123, 790-800, doi:10.1016/j.foodres.2019.06.004.
- 18 Alston, J.M.; Gray, R.S.; Bolek, K. *Farmer-Funded R&D: Institutional Innovations for Enhancing Agricultural Research Investments*; Canadian Agricultural Innovation and Regulation Network: University of Saskatchewan, Canada, March 27, 2012 2012.
- 19 Magrini, M.-B.; Triboulet, P.; Bedoussac, L. Agricultural innovative practices and the supply chain of agricultural cooperatives. An ex-ante study of the acceptability of durum wheat - grain legumes intercrops Pratiques agricoles innovantes et logistique des coopératives agricoles Une étude ex ante sur l'acceptabilité de cultures associées blé dur-légumineuses. 2013, 338, 25-45.
- 20 Paux, E.; Lafarge, S.; Balfourier, F.; Deroiry, J.; Charmet, G.; Alaux, M.; Perchet, G.; Bondoux, M.; Baret, F.; Barillot, R.; et al. Breeding for Economically and Environmentally Sustainable Wheat Varieties: An Integrated Approach from Genomics to Selection. *Biology* 2022, 11, doi:10.3390/biology11010149.
- 21 Joint, F.A.O.W.H.O.U.N.U.E.C.o.P.; Amino Acid Requirements in Human, N.; Food; Agriculture Organization of the United, N.; World Health, O.; United Nations, U. Protein and amino acid requirements in human nutrition : report of a joint FAO/WHO/UNU expert consultation. 2007.
- 22 Consultation, F.E. *Dietary protein quality evaluation in human nutrition.*; FAO: Rome, 2013.
- 23 Herreman, L.; Nommensen, P.; Pennings, B.; Laus, M.C. Comprehensive overview of the quality of plant- And animal-sourced proteins based on the digestible indispensable amino acid score. *Food Sci Nutr* 2020, 8, 5379-5391, doi:10.1002/fsn3.1809.
- 24 Page, D.; Duc, G.; Lejeune-Henaut, I., I.; Dommey, C. Marker-assisted selection of genetic variants for seed trypsin inhibitor content in peas. *Pisum Genetics* 2003, 35, 19-21.
- 25 Duc, G.; Marget, P.; Esnault, R.; Le Guen, J.; Bastianelli, D. Genetic variability for feeding value of faba bean seeds (Vicia faba): Comparative chemical composition of isogenics involving zero-tannin and zero-vicine genes. *The Journal of Agricultural Science* 1999, 133, 185-196.
- 26 Ray, H.; Bock, C.; Georges, F. Faba Bean: Transcriptome Analysis from Etiolated Seedling and Developing Seed Coat of Key Cultivars for Synthesis of Proanthocyanidins, Phytate, Raffinose Family Oligosaccharides, Vicine, and Convicine. *The Plant Genome* 2015, 8, plantgenome2014.2007.0028, doi:https://doi.org/10.3835/plantgenome2014.07.0028.
- 27 Vernoud, V.; Lebeigle, L.; Munier, J.; Marais, J.; Sanchez, M.; Pertuit, D.; Rossin, N.; Darchy, B.; Aubert, G.; Le Signor, C.; et al. β -Amyrin Synthase1 Controls the Accumulation of the Major Saponins Present in Pea (*Pisum sativum*). *Plant and Cell Physiology* 2021, 62, 784-797, doi:10.1093/pcp/pcab049.
- 28 Burstin, J.; Gallardo, K.; Mir, R.R.; Varshney, R.K.; Duc, G. Improving protein content and nutrition quality. A Pratap, J.K., Ed.; CAB International, Wallingford, UK: 2011; pp. 314-328.
- 29 Cober, E.R.; D Voldeng, H. Developing High-Protein, High-Yield Soybean Populations and Lines. *Crop Science* 2000, 40, 39-42, doi:https://doi.org/10.2135/cropsci2000.40139x.
- 30 Burstin, J.; Marget, P.; Huart, M.; Moessner, A.; Mangin, B.; Duchene, C.; Desprez, B.; Munier-Jolain, N.; Duc, G. Developmental genes have pleiotropic effects on plant morphology and source capacity, eventually impacting on seed protein content and productivity in pea. *Plant Physiol* 2007, 144, 768-781, doi:10.1104/pp.107.096966.
- 31 Klein, A.; Houtin, H.; Rond-Coissieux, C.; Naudet-Huart, M.; Touratier, M.; Marget, P.; Burstin, J. Meta-analysis of QTL reveals the genetic control of yield-related traits and seed protein content in pea. *Sci Rep* 2020, 10, 15925-15925, doi:10.1038/s41598-020-72548-9.
- 32 Warrington, C.V.; Abdel-Haleem, H.; Hyten, D.L.; Cregan, P.B.; Orf, J.H.; Killam, A.S.; Bajjalieh, N.; Li, Z.; Boerma, H.R. QTL for seed protein and amino acids in the Benning \times Danbaekkong soybean population. *Theoretical and Applied Genetics* 2015, 128, 839-850, doi:10.1007/s00122-015-2474-4.
- 33 Teng, W.; Li, W.; Zhang, Q.; Wu, D.; Zhao, X.; Li, H.; Han, Y.; Li, W. Identification of quantitative trait loci underlying seed protein content of soybean including main, epistatic, and QTL \times environment effects in different regions of Northeast China. *Genome* 2017, 60, 649-655, doi:10.1139/gen-2016-0189.

- 34 Leinonen, I.; Iannetta, P.P.M.; Rees, R.M.; Russell, W.; Watson, C.; Barnes, A.P. Lysine Supply Is a Critical Factor in Achieving Sustainable Global Protein Economy. *Frontiers in Sustainable Food Systems* **2019**, *3*, 27.
- 35 Bastianelli, D.; Grosjean, F.; Peyronnet, C.; Duparque, M.; Régnier, J.M. Feeding value of pea (*Pisum sativum*, L.) 1. Chemical composition of different categories of pea. *Animal Science* **1998**, *67*, 609-619, doi:10.1017/S1357729800033051.
- 36 Gabriel, I.; Quillien, L.; Cassecuelle, F.; Marget, P.; Juin, H.; Lessire, M.; Sève, B.; Duc, G.; Burstin, J. Variation in seed protein digestion of different pea (*Pisum sativum* L.) genotypes by cecectomized broiler chickens: 2. Relation between in vivo protein digestibility and pea seed characteristics, and identification of resistant pea polypeptides. *Livestock Science* **2008**, *113*, 262-273, doi:https://doi.org/10.1016/j.livsci.2007.04.005.
- 37 Malle, S.; Eskandari, M.; Morrison, M.; Belzile, F. Genome-wide association identifies several QTLs controlling cysteine and methionine content in soybean seed including some promising candidate genes. *Sci Rep* **2020**, *10*, 21812, doi:10.1038/s41598-020-78907-w.
- 38 Gueguen, J.; Barbot, J. Quantitative and qualitative variability of pea (*Pisum sativum* L.) protein composition. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **1988**, *42*, 209-224, doi:https://doi.org/10.1002/jsfa.2740420304.
- 39 Tzitzikas, E.N.; Vincken, J.P.; de Groot, J.; Gruppen, H.; Visser, R.G. Genetic variation in pea seed globulin composition. *J Agric Food Chem* **2006**, *54*, 425-433, doi:10.1021/jf0519008.
- 40 Bourgeois, M.; Jacquin, F.; Savoies, V.; Sommerer, N.; Labas, V.; Henry, C.; Burstin, J. Dissecting the proteome of pea mature seeds reveals the phenotypic plasticity of seed protein composition. *Proteomics* **2009**, *9*, 254-271, doi:10.1002/pmic.200700903.
- 41 Bourgeois, M.; Jacquin, F.; Cassecuelle, F.; Savoies, V.; Belghazi, M.; Aubert, G.; Quillien, L.; Huart, M.; Marget, P.; Burstin, J. A PQL (protein quantity loci) analysis of mature pea seed proteins identifies loci determining seed protein composition. *Proteomics* **2011**, *11*, 1581-1594, doi:10.1002/pmic.201000687.
- 42 Tayeh, N.; Aubert, G.; Pilet-Nayel, M.L.; Lejeune-Hénaut, I.; Warkentin, T.D.; Burstin, J. Genomic Tools in Pea Breeding Programs: Status and Perspectives. *Front Plant Sci* **2015**, *6*, 1037, doi:10.3389/fpls.2015.01037.
- 43 Le Signor, C.; Aimé, D.; Bordat, A.; Belghazi, M.; Labas, V.; Gouzy, J.; Young, N.D.; Prospero, J.M.; Leprince, O.; Thompson, R.D.; et al. Genome-wide association studies with proteomics data reveal genes important for synthesis, transport and packaging of globulins in legume seeds. *New Phytol* **2017**, *214*, 1597-1613, doi:10.1111/nph.14500.
- 44 D, W.K.N.; Hall, T.C. PvALF and FUS3 activate expression from the phaseolin promoter by different mechanisms. *Plant Mol Biol* **2008**, *66*, 233-244, doi:10.1007/s11103-007-9265-5.
- 45 Pandurangan, S.; Diapari, M.; Yin, F.; Munnholland, S.; Perry, G.E.; Chapman, B.P.; Huang, S.; Sparvoli, F.; Bollini, R.; Crosby, W.L.; et al. Genomic Analysis of Storage Protein Deficiency in Genetically Related Lines of Common Bean (*Phaseolus vulgaris*). *Front Plant Sci* **2016**, *7*, 389, doi:10.3389/fpls.2016.00389.
- 46 Barac, M.; Cabrilo, S.; Pesic, M.; Stanovic, S.; Zilic, S.; Macej, O.; Ristic, N. Profile and functional properties of seed proteins from six pea (*Pisum sativum*) genotypes. *Int J Mol Sci* **2010**, *11*, 4973-4990, doi:10.3390/ijms11124973.
- 47 Kreplak, J.; Madoui, M.A.; Cápál, P.; Novák, P.; Labadie, K.; Aubert, G.; Bayer, P.E.; Galí, K.K.; Syme, R.A.; Main, D.; et al. A reference genome for pea provides insight into legume genome evolution. *Nat Genet* **2019**, *51*, 1411-1422, doi:10.1038/s41588-019-0480-1.
- 48 Xie, M.; Chung, C.Y.; Li, M.W.; Wong, F.L.; Wang, X.; Liu, A.; Wang, Z.; Leung, A.K.; Wong, T.H.; Tong, S.W.; et al. A reference-grade wild soybean genome. *Nat Commun* **2019**, *10*, 1216, doi:10.1038/s41467-019-09142-9.
- 49 Terres Univia, *Plantes riches en protéines 2020*; Paris, 2021.
- 50 Robinson, D.S.; Zecai, W.; Domoney, C.; Casey, R. Lipxygenases and the quality of foods. *Food Chemistry* **1995**, *54*, 33-43.
- 51 Baysal, T.; Demirdoven, A. Lipxygenase in fruits and vegetables: A review. *Enzyme Microb. Technol.* **2007**, *40*, 491-496, doi:10.1016/j.enzmictec.2006.11.025.
- 52 Adams, J. Review: Enzyme inactivation during heat processing of foodstuffs. *International Journal of Food Science & Technology* **2007**, *26*, 1-20, doi:10.1111/j.1365-2621.1991.tb01136.x.
- 53 Borhan, M.; Snyder, H.E. LIPOXYGENASE DESTRUCTION IN WHOLE SOYBEANS BY COMBINATIONS OF HEATING AND SOAKING IN ETHANOL. *Journal of Food Science* **1979**, *44*, 586-590, doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.1979.tb03842.x.
- 54 Liu, K. *Soybeans: chemistry, technology, and utilization*; Springer: 2012.
- 55 Okubo, K.; Iijima, M.; Kobayashi, Y.; Yoshikoshi, M.; Uchida, T.; Kudou, S. Components Responsible for the Undesirable Taste of Soybean Seeds. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* **1992**, *56*, 99-103, doi:10.1271/bbb.56.99.
- 56 Yoshiki, Y.; Kudou, S.; Okubo, K. Relationship between Chemical Structures and Biological Activities of Triterpenoid Saponins from Soybean. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* **1998**, *62*, 2291-2299, doi:10.1271/bbb.62.2291.
- 57 Chitisankul, W.T.; Takada, Y.; Takahashi, Y.; Ito, A.; Itabashi, M.; Varayanond, W.; Kikuchi, A.; Ishimoto, M.; Tsukamoto, C. Saponin composition complexities in hypocotyls and cotyledons of nine soybean varieties. *LWT* **2018**, *89*, 93-103, doi:https://doi.org/10.1016/j.lwt.2017.10.016.
- 58 Cai, T.; Chang, K.C. Processing effect on soybean storage proteins and their relationship with tofu quality. *J Agric Food Chem* **1999**, *47*, 720-727, doi:10.1021/jf980571z.
- 59 Saio, K.; Watanabe, T. DIFFERENCES IN FUNCTIONAL PROPERTIES OF 7S AND 11S SOYBEAN PROTEINS. *Journal of Texture Studies* **1978**, *9*, 135-157, doi:https://doi.org/10.1111/j.1745-4603.1978.tb01298.x.
- 60 Cleyet-Marel, J.-C.; Rome, S.; Salducci, X.; Wery, J. Importance des composés phénoliques dans les interactions entre plantes et microorganismes: exemple des relations Rhizobium/légumineuses. *Acta Botanica Gallica* **1996**, *143*, 521-529.
- 61 Uauy, C.; Distelfeld, A.; Fahima, T.; Blechl, A.; Dubcovsky, J. A NAC Gene Regulating Senescence Improves Grain Protein, Zinc, and Iron Content in Wheat. *Science* **2006**, *314*, 1298-1301, doi:10.1126/science.1133649.
- 62 Hertzler, S.R.; Lieblein-Boff, J.C.; Weiler, M.; Allgeier, C. Plant Proteins: Assessing Their Nutritional Quality and Effects on Health and Physical Function. *Nutrients* **2020**, *12*, 3704, doi:10.3390/nu12123704.
- 63 Singh, J.; Sharp, P.J.; Skerritt, J.H. A new candidate protein for high lysine content in wheat grain. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **2001**, *81*, 216-226, doi:https://doi.org/10.1002/1097-0010(20010115)81:2<216::AID-JSFA794>3.0.CO;2-X.
- 64 Moehs, C.P.; Austill, W.J.; Holm, A.; Large, T.A.G.; Loeffler, D.; Mullenberg, J.; Schnable, P.S.; Skinner, W.; van Bostel, J.; Wu, L.; et al. Development of Decreased-Gluten Wheat Enabled by Determination of the Genetic Basis of lys3a Barley. *Plant Physiol* **2019**, *179*, 1692-1703, doi:10.1104/pp.18.00771.
- 65 Vaag, P.; Munck, L. Immunochemical methods in cereal research and technology. *Cereal Chem.* **1987**, *64*, 59-72.
- 66 Habben, J.E.; Moro, G.L.; Hunter, B.G.; Hamaker, B.R.; Larkins, B.A. Elongation factor 1 alpha concentration is highly correlated with the lysine content of maize endosperm. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **1995**, *92*, 8640, doi:10.1073/pnas.92.19.8640.

- 67** Frizzi, A.; Huang, S.; Gilbertson, L.A.; Armstrong, T.A.; Luethy, M.H.; Malvar, T.M. Modifying lysine biosynthesis and catabolism in corn with a single bifunctional expression/silencing transgene cassette. *Plant Biotechnol J* **2008**, *6*, 13-21, doi:10.1111/j.1467-7652.2007.00290.x.
- 68** Guyony, V.; Fayolle, F.; Jury, V. High moisture extrusion of vegetable proteins for making fibrous meat analogs: A review. *Food Reviews International* **2022**, 1-26.
- 69** Carré, P. Reinventing the oilseeds processing to extract oil while preserving the protein. *OCL* **2021**, 28.
- 70** Salazar-Villanea, S.; Bruininx, E.M.; Gruppen, H.; Hendriks, W.H.; Carré, P.; Quinsac, A.; van der Poel, A.F. Physical and chemical changes of rapeseed meal proteins during toasting and their effects on in vitro digestibility. *J Anim Sci Biotechnol* **2016**, *7*, 62, doi:10.1186/s40104-016-0120-x.
- 71** Denis, L.; Coelho, V.; Vear, F. Pericarp structure and hullability in sunflower inbred lines and hybrids. *Agronomie* **1994**, *14*, 453-461.
- 72** Dauguet, S.; Labalette, F.; Fine, F.; Carré, P.; Merrien, A.; Palleau, J.-P. Genetic impact on protein content and hullability of sunflower seeds, and on the quality of sunflower meal. *OCL* **2016**, 23.
- 73** Sastry, M.C.S.; Rao, M.S.N. Binding of chlorogenic acid by the isolated polyphenol-free 11 S protein of sunflower (*Helianthus annuus*) seed. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **1990**, *38*, 2103-2110, doi:10.1021/jf00102a001.
- 74** Chandler, P.M.; Spencer, D.; Randall, P.J.; Higgins, T.J. Influence of Sulfur Nutrition on Developmental Patterns of Some Major Pea Seed Proteins and Their mRNAs. *Plant Physiol* **1984**, *75*, 651-657, doi:10.1104/pp.75.3.651.
- 75** Tabe, L.; Hagan, N.; Higgins, T.J. Plasticity of seed protein composition in response to nitrogen and sulfur availability. *Curr Opin Plant Biol* **2002**, *5*, 212-217, doi:10.1016/s1369-5266(02)00252-2.
- 76** Dupont, F.M.; Altenbach, S.B. Molecular and biochemical impacts of environmental factors on wheat grain development and protein synthesis. *Journal of Cereal Science* **2003**, *38*, 133-146, doi:https://doi.org/10.1016/S0733-5210(03)00030-4.
- 77** D'Hooghe, P.; Dubousset, L.; Gallardo, K.; Kopriva, S.; Avice, J.C.; Trouverie, J. Evidence for proteomic and metabolic adaptations associated with alterations of seed yield and quality in sulfur-limited *Brassica napus* L. *Mol Cell Proteomics* **2014**, *13*, 1165-1183, doi:10.1074/mcp.M113.034215.
- 78** Bonnot, T.; Bancel, E.; Alvarez, D.; Davanture, M.; Boudet, J.; Pailloux, M.; Zivy, M.; Ravel, C.; Martre, P. Grain subproteome responses to nitrogen and sulfur supply in diploid wheat *Triticum monococcum* ssp. *monococcum*. *Plant J* **2017**, *91*, 894-910, doi:10.1111/tpj.13615.
- 79** Rotundo, J.L.; Westgate, M.E. Meta-analysis of environmental effects on soybean seed composition. *Field Crops Research* **2009**, *110*, 147-156, doi:https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.07.012.
- 80** Sehgal, A.; Sita, K.; Siddique, K.H.M.; Kumar, R.; Bhogireddy, S.; Varshney, R.K.; HanumanthaRao, B.; Nair, R.M.; Prasad, P.V.V.; Nayyar, H. Drought or/and Heat-Stress Effects on Seed Filling in Food Crops: Impacts on Functional Biochemistry, Seed Yields, and Nutritional Quality. *Frontiers in Plant Science* **2018**, 9.
- 81** Whaley, R.; Eskandari, M. Genotypic main effect and genotype-by-environment interaction effect on seed protein concentration and yield in food-grade soybeans (*Glycine max* (L.) Merrill). *Euphytica* **2019**, *215*, 33, doi:10.1007/s10681-019-2344-2.
- 82** Subedi, M.; Khazaei, H.; Arganosa, G.; Etukudo, E.; Vandenberg, A. Genetic stability and genotype × environment interaction analysis for seed protein content and protein yield of lentil. *Crop Science* **2021**, *61*, 342-356, doi:https://doi.org/10.1002/csc.2.20282.
- 83** Bnejdi, F.; Gazzah, M.E. Epistasis and genotype-by-environment interaction of grain protein content in durum wheat. *Genet Mol Biol* **2010**, *33*, 125-130, doi:10.1590/s1415-47572010000100021.
- 84** Cartelier, K.; Aimé, D.; Ly Vu, J.; Combes-Soia, L.; Labas, V.; Prosperi, J.M.; Buitink, J.; Gallardo, K.; Le Signor, C. Genetic determinants of seed protein plasticity in response to the environment in *Medicago truncatula*. *Plant J* **2021**, *106*, 1298-1311, doi:10.1111/tpj.15236.
- 85** Henriot, C.; Aimé, D.; Térézol, M.; Kilandamoko, A.; Rossin, N.; Combes-Soia, L.; Labas, V.; Serre, R.F.; Prudent, M.; Kreplak, J.; et al. Water stress combined with sulfur deficiency in pea affects yield components but mitigates the effect of deficiency on seed globulin composition. *J Exp Bot* **2019**, *70*, 4287-4304, doi:10.1093/jxb/erz114.
- 86** Bonnot, T.; Martre, P.; Hatte, V.; Dardevet, M.; Leroy, P.; Bénard, C.; Falagán, N.; Martin-Magniette, M.L.; Deborde, C.; Moing, A.; et al. Omics Data Reveal Putative Regulators of Einkorn Grain Protein Composition under Sulfur Deficiency. *Plant Physiol* **2020**, *183*, 501-516, doi:10.1104/pp.19.00842.
- 87** Yu, Z.; She, M.; Zheng, T.; Diepeveen, D.; Islam, S.; Zhao, Y.; Zhang, Y.; Tang, G.; Zhang, Y.; Zhang, J.; et al. Impact and mechanism of sulphur-deficiency on modern wheat farming nitrogen-related sustainability and gliadin content. *Communications Biology* **2021**, *4*, 945, doi:10.1038/s42003-021-02458-7.
- 88** Zhao, F.J.; Salmon, S.E.; Withers, P.J.A.; Monaghan, J.M.; Evans, E.J.; Shewry, P.R.; McGrath, S.P. Variation in the Breadmaking Quality and Rheological Properties of Wheat in Relation to Sulphur Nutrition under Field Conditions. *Journal of Cereal Science* **1999**, *30*, 19-31, doi:https://doi.org/10.1006/jcrs.1998.0244.
- 89** Bancel, E.; Bonnot, T.; Davanture, M.; Alvarez, D.; Zivy, M.; Martre, P.; Déjean, S.; Ravel, C. Proteomic Data Integration Highlights Central Actors Involved in Einkorn (*Triticum monococcum* ssp. *monococcum*) Grain Filling in Relation to Grain Storage Protein Composition. *Front Plant Sci* **2019**, *10*, 832, doi:10.3389/fpls.2019.00832.
- 90** Henriot, C.; Balliau, T.; Aimé, D.; Le Signor, C.; Kreplak, J.; Zivy, M.; Gallardo, K.; Vernoud, V. Proteomics of developing pea seeds reveals a complex antioxidant network underlying the response to sulfur deficiency and water stress. *J Exp Bot* **2021**, *72*, 2611-2626, doi:10.1093/jxb/eraa571.
- 91** Bedoussac, L.; Journet, E.-P.; Hauggaard-Nielsen, H.; Naudin, C.; Corre-Hellou, G.; Jensen, E.S.; Prieur, L.; Justes, E. Ecological principles underlying the increase of productivity achieved by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **2015**, *35*, 911-935, doi:10.1007/s13593-014-0277-7.
- 92** Barot, S.; Allard, V.; Cantarel, A.; Enjalbert, J.; Gauffreteau, A.; Goldringer, I.; Lata, J.C.; Le Roux, X.; Niboyet, A.; Porcher, E. Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology: a review. *Agronomy for Sustainable Development* **2017**, *37*, art. 13 [20], doi:10.1007/s13593-017-0418-x.
- 93** Borg, J.; Kiær, L.P.; Lecarpentier, C.; Goldringer, I.; Gauffreteau, A.; Saint-Jean, S.; Barot, S.; Enjalbert, J. Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures: A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps. *Field Crops Research* **2018**, *221*, 298-313, doi:https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.09.006.
- 94** Beillouin, D.; Ben-Ari, T.; Malézieux, E.; Seufert, V.; Makowski, D. Positive but variable effects of crop diversification on biodiversity and ecosystem services. *Global Change Biology* **2021**, *27*, 4697-4710, doi:https://doi.org/10.1111/gcb.15747.
- 95** Cernay, C.; Makowski, D.; Pelzer, E. Preceding cultivation of grain legumes increases cereal yields under low nitrogen input conditions. *Environmental Chemistry Letters* **2018**, *16*, 631-636, doi:10.1007/s10311-017-0698-z.
- 96** Bos, C.; Juillet, B.; Fouillet, H.; Turlan, L.; Daré, S.; Luengo, C.; N'Tounda, R.; Benamouzig, R.; Gausserès, N.; Tomé, D.; et al. Postprandial metabolic utilization of wheat protein in humans. *Am J Clin Nutr* **2005**, *81*, 87-94, doi:10.1093/ajcn/81.1.87.

- 97** Han, F.; Han, F.; Wang, Y.; Fan, L.; Song, G.; Chen, X.; Jiang, P.; Miao, H.; Han, Y. Digestible indispensable amino acid scores of nine cooked cereal grains. *Br J Nutr* **2019**, *121*, 30-41, doi:10.1017/s0007114518003033.
- 98** Mariotti, F.; Pueyo, M.E.; Tomé, D.; Bérot, S.; Benamouzig, R.; Mahé, S. The influence of the albumin fraction on the bioavailability and postprandial utilization of pea protein given selectively to humans. *J Nutr* **2001**, *131*, 1706-1713, doi:10.1093/jn/131.6.1706.
- 99** Gaudichon, C.; Bos, C.; Morens, C.; Petzke, K.J.; Mariotti, F.; Everwand, J.; Benamouzig, R.; Daré, S.; Tomé, D.; Metges, C.C. Ileal losses of nitrogen and amino acids in humans and their importance to the assessment of amino acid requirements. *Gastroenterology* **2002**, *123*, 50-59, doi:10.1053/gast.2002.34233.
- 100** Guillin, F.M.; Gaudichon, C.; Guérin-De-remaux, L.; Lefranc-Millot, C.; Airinei, G.; Khodorova, N.; Benamouzig, R.; Pomport, P.H.; Martin, J.; Calvez, J. Real ileal amino acid digestibility of pea protein compared to casein in healthy humans: a randomized trial. *Am J Clin Nutr* **2022**, *115*, 353-363, doi:10.1093/ajcn/nqab354.
- 101** Jezierny, D.; Mosenthin, R.; Sauer, N.; Roth, S.; Piepho, H.P.; Rademacher, M.; Eklund, M. Chemical composition and standardised ileal digestibilities of crude protein and amino acids in grain legumes for growing pigs. *Livestock Science* **2011**, *138*, 229-243, doi:https://doi.org/10.1016/j.livsci.2010.12.024.
- 102** Boachie, R.T.; Commandeur, M.M.B.; Abioye, R.O.; Capuano, E.; Oliviero, T.; Fogliano, V.; Udenigwe, C.C. β -Glucan Interaction with Lentil (*Lens culinaris*) and Yellow Pea (*Pisum sativum*) Proteins Suppresses Their In Vitro Digestibility. *J Agric Food Chem* **2021**, *69*, 10630-10637, doi:10.1021/acs.jafc.1c03022.
- 103** Nosworthy, M.G.; Medina, G.; Franczyk, A.J.; Neufeld, J.; Appah, P.; Utioh, A.; Frohlich, P.; House, J.D. Effect of processing on the in vitro and in vivo protein quality of red and green lentils (*Lens culinaris*). *Food Chem* **2018**, *240*, 588-593, doi:10.1016/j.foodchem.2017.07.129.
- 104** Devi, S.; Varkey, A.; Sheshshayee, M.S.; Preston, T.; Kurpad, A.V. Measurement of protein digestibility in humans by a dual-tracer method. *Am J Clin Nutr* **2018**, *107*, 984-991, doi:10.1093/ajcn/nqy062.
- 105** Devi, S.; Varkey, A.; Dharmar, M.; Holt, R.R.; Allen, L.H.; Sheshshayee, M.S.; Preston, T.; Keen, C.L.; Kurpad, A.V. Amino Acid Digestibility of Extruded Chickpea and Yellow Pea Protein is High and Comparable in Moderately Stunted South Indian Children with Use of a Dual Stable Isotope Tracer Method. *J Nutr* **2020**, *150*, 1178-1185, doi:10.1093/jn/nxaa004.
- 106** Luo, Y.; Xie, W.-h. Effect of different processing methods on certain antinutritional factors and protein digestibility in green and white faba bean (*Vicia faba* L.). *CyTA - Journal of Food* **2013**, *11*, 43 - 49.
- 107** Rémond, D.; Shahar, D.R.; Gille, D.; Pinto, P.; Kachal, J.; Peyron, M.A.; Dos Santos, C.N.; Walther, B.; Bordoni, A.; Dupont, D.; et al. Understanding the gastrointestinal tract of the elderly to develop dietary solutions that prevent malnutrition. *Oncotarget* **2015**, *6*, 13858-13898, doi:10.18632/oncotarget.4030.
- 108** Gilani, G.S.; Sepehr, E. Protein digestibility and quality in products containing antinutritional factors are adversely affected by old age in rats. *J Nutr* **2003**, *133*, 220-225, doi:10.1093/jn/133.1.220.
- 109** Fanelli, N.S.; Bailey, H.M.; Guardiola, L.V.; Stein, H.H. Values for Digestible Indispensable Amino Acid Score (DIAAS) Determined in Pigs Are Greater for Milk Than for Breakfast Cereals, but DIAAS Values for Individual Ingredients Are Additive in Combined Meals. *J Nutr* **2021**, *151*, 540-547, doi:10.1093/jn/nxaa398.
- 110** Miano, A.C.; Augusto, P.E.D. The Hydration of Grains: A Critical Review from Description of Phenomena to Process Improvements. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety **2018**, *17*, 352-370, doi:https://doi.org/10.1111/1541-4337.12328.
- 111** Mitchell, J.R.; Areas, J.A.G.; Rasul, S. Modifications chimiques et texturation des protéines à faibles teneurs en eau. In *La Cuisson-Extrusion*, Colonna P, D.V.G., Ed.; Tec & Doc; Lavoisier, Paris: 1994; pp. 87-105.
- 112** Della Valle, G.; Chiron, H.; Le-Bail, A.; Saulnier, L. Chapter 7 Food Structure Development in Cereal and Snack Products. In *Handbook of Food Structure Development*; The Royal Society of Chemistry: 2020; pp. 151-172.
- 113** Sharan, S.; Zanghelini, G.; Zotzel, J.; Bonerz, D.; Aschoff, J.; Saint-Eve, A.; Maillard, M.N. Fava bean (*Vicia faba* L.) for food applications: From seed to ingredient processing and its effect on functional properties, antinutritional factors, flavor, and color. *Compr Rev Food Sci Food Saf* **2021**, *20*, 401-428, doi:10.1111/1541-4337.12687.
- 114** Ben-Harb, S.; Irlinger, F.; Saint-Eve, A.; Panouillé, M.; Souchon, I.; Bonnarme, P. Versatility of microbial consortia and sensory properties induced by the composition of different milk and pea protein-based gels. *LWT* **2020**, *118*, 108720, doi:https://doi.org/10.1016/j.lwt.2019.108720.
- 115** Saint-Eve, A.; Irlinger, F.; Pénicaud, C.; Souchon, I.; Marette, S. Consumer preferences for new fermented food products that mix animal and plant protein sources. *Food Quality and Preference* **2021**, *90*, 104117, doi:https://doi.org/10.1016/j.foodqual.2020.104117.
- 116** Fernandez-Lopez, A.; Lamothe, V.; Delamp, M.; Denayrolles, M.; Benne-tau-Pelissero, C. Removing isoflavones from modern soyfood: Why and how? *Food Chemistry* **2016**, *210*, 286-294, doi:https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.04.126.
- 117** Hati, S.; Vij, S.; Mandal, S.; Malik, R.K.; Kumari, V.; Khetra, Y.?-Galactosidase Activity and Oligosaccharides Utilization by Lactobacilli during Fermentation of Soy Milk. *Journal of Food Processing and Preservation* **2014**, *38*, 1065-1071.
- 118** Monnet, A.F.; Laleg, K.; Michon, C.; Micard, V. Legume enriched cereal products: A generic approach derived from material science to predict their structuring by the process and their final properties. *Trends in Food Science & Technology* **2019**, *86*, 131-143, doi:10.1016/j.tifs.2019.02.027.
- 119** Bresciani, A.; Marti, A. Using Pulses in Baked Products: Lights, Shadows, and Potential Solutions. *Foods* **2019**, *8*, doi:10.3390/foods8100451.
- 120** Kristiawan, M.; Della Valle, G.; Reguerre, A.L.; Micard, V.; Salles, C. Artificial Oral Processing of Extruded Pea Flour Snacks. *Food Engineering Reviews* **2021**, *13*, 247-261, doi:10.1007/s12393-020-09220-5.
- 121** Berrazaga, I.; Bourliou-Lacanal, C.; Laleg, K.; Jardin, J.; Briard-Bion, V.; Dupont, D.; Walrand, S.; Micard, V. Effect of protein aggregation in wheat-legume mixed pasta diets on their in vitro digestion kinetics in comparison to "rapid" and "slow" animal proteins. *Plos One* **2020**, *15*, doi:10.1371/journal.pone.0232425.
- 122** Berrazaga, I.; Salles, J.; Laleg, K.; Guillet, C.; Patrac, V.; Giraudet, C.; Le Bacquer, O.; Gueugneau, M.; Denis, P.; Pouyet, C.; et al. Anabolic Properties of Mixed Wheat-Legume Pasta Products in Old Rats: Impact on Whole-Body Protein Retention and Skeletal Muscle Protein Synthesis. *Nutrients* **2020**, *12*, doi:10.3390/nu12061596.
- 123** Monnet, A.F.; Saint-Eve, A.; Michon, C.; Jeuffroy, M.H.; Delarue, J.; Blumenthal, D. Tailoring the Properties of Pea-Enriched Soft Cakes Using a Multiobjective Model Based on Sensory-Relevant Instrumental Characterization. *Food and Bioprocess Technology* **2022**, *15*, 459-473, doi:10.1007/s11947-021-02679-y.
- 124** Atudorei, D.; Codina, G.G. Perspectives on the Use of Germinated Legumes in the Bread Making Process, A Review. *Applied Sciences-Basel* **2020**, *10*, doi:10.3390/app10186244.
- 125** Monnet, A.-F.; Laleg, K.; Michon, C.; Micard, V. Legume enriched cereal products: A generic approach derived from material science to predict their structuring by the process and their final properties. *Trends in Food Science & Technology* **2019**, *86*, 131-143, doi:https://doi.org/10.1016/j.tifs.2019.02.027.

- 126** Cheftel, J.C.; Kitagawa, M.; Queguiner, C. New protein texturization processes by extrusion cooking at high moisture levels. *Food Reviews International* **1992**, *8*, 235-275, doi:10.1080/87559129209540940.
- 127** Ryu, G., H., Extrusion cooking of high moisture meat analogues. In *Extrusion-cooking, cereal grains processing, 2nd edition*, Ganjyal, G., Ed.; Elsevier, Woodhead Publishing: UK, 2020; pp. 205-224.
- 128** Matos, Â.P. Chapter 3 - Microalgae as a Potential Source of Proteins. In *Proteins: Sustainable Source, Processing and Applications*, Galanakis, C.M., Ed.; Academic Press: 2019; pp. 63-96.
- 129** Habib, M.A.B.; Parvin, M.; Huntington, T.C.; Hasan, M.R. *A review on culture, production and use of spirulina as food for humans and feeds for domestic animals*; F. A. O.: Rome, 2008; p. 33.
- 130** Patel, A.K.; Singhania, R.R.; Awasthi, M.K.; Varjani, S.; Bhatia, S.K.; Tsai, M.-L.; Hsieh, S.-L.; Chen, C.-W.; Dong, C.-D. Emerging prospects of macro- and microalgae as prebiotic. *Microb Cell Fact* **2021**, *20*, 112-112, doi:10.1186/s12934-021-01601-7.
- 131** Araújo, R.; Vázquez Calderón, F.; Sánchez López, J.; Azevedo, I.C.; Bruhn, A.; Fluch, S.; Garcia Tasende, M.; Ghaderiardakani, F.; Ilmjärv, T.; Laurans, M.; et al. Current Status of the Algae Production Industry in Europe: An Emerging Sector of the Blue Bioeconomy. *Front. Mar. Sci.* **2021**, *7*, doi:10.3389/fmars.2020.626389.
- 132** Européenne, C.U. D1.2. Cost and Economic Feasibility Guide for Large Scale Microalgal Biorefineries—SABANA Project. **2018**.
- 133** Mohamed, A.G.; Abo-EL-Khair, B.E.; Shalaby, S.M. Quality of Novel Healthy Processed Cheese Analogue Enhanced with Marine Microalgae *Chlorella vulgaris* Biomass. *World Appl. Sci. J.* **2013**, *23*, 914-925, doi:10.5829/idosi.wasj.2013.23.07.13122.
- 134** Camacho, F.; Macedo, A.; Malcata, F. Potential Industrial Applications and Commercialization of Microalgae in the Functional Food and Feed Industries: A Short Review. *Mar Drugs* **2019**, *17*, doi:10.3390/md17060312.
- 135** Romay, C.; Gonzalez, R.; Ledon, N.; Ramirez, D.; Rimbau, V. C-Phycocyanin: A Biliprotein with Antioxidant, Anti-Inflammatory and Neuroprotective Effects. *Current Protein & Peptide Science* **2003**, *4*, 207-216, doi:http://dx.doi.org/10.2174/1389203033487216.
- 136** Ramirez, D.; Ledón, N.; González, R. Role of histamine in the inhibitory effects of phycocyanin in experimental models of allergic inflammatory response. *Mediators of Inflammation* **2002**, *11*, 5, doi:doi.org/10.1080/09629350220131926.
- 137** Capelli, B.; Cysewski, G.R. Potential health benefits of spirulina microalgae*. *Nutrafoods* **2010**, *9*, 19-26, doi:10.1007/BF03223332.
- 138** Khan, Z.; Bhadoruria, P.; Bisen, S.P. Nutritional and Therapeutic Potential of Spirulina. *Current Pharmaceutical Biotechnology* **2005**, *6*, 373-379, doi:http://dx.doi.org/10.2174/138920105774370607.
- 139** Černá, M. Chapter 24 - Seaweed Proteins and Amino Acids as Nutraceuticals. In *Advances in Food and Nutrition Research*, Kim, S.-K., Ed.; Academic Press: 2011; Volume 64, pp. 297-312.
- 140** Nguyen, T.T.; Heimann, K.; Zhang, W. Protein Recovery from Underutilised Marine Bioresources for Product Development with Nutraceutical and Pharmaceutical Bioactivities. *Marine Drugs* **2020**, *18*, doi:10.3390/md18080391.
- 141** Wild, K.J.; Steingafß, H.; Rodehutsord, M. Variability in nutrient composition and in vitro crude protein digestibility of 16 microalgae products. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition* **2018**, *102*, 1306-1319, doi:https://doi.org/10.1111/jpn.12953.
- 142** Barros de Medeiros, V.P.; da Costa, W.K.A.; da Silva, R.T.; Pimentel, T.C.; Magnani, M. Microalgae as source of functional ingredients in new-generation foods: challenges, technological effects, biological activity, and regulatory issues. *Crit Rev Food Sci Nutr* **2021**, 1-22.
- 143** Tessier, R.; Calvez, J.; Khodorova, N.; Gaudichon, C. Protein and amino acid digestibility of (15N) Spirulina in rats. *Eur J Nutr* **2021**, *60*, 2263-2269, doi:10.1007/s00394-020-02368-0.
- 144** McCarthy, A.L.; Callaghan, Y.C.; Brien, N.M. Protein Hydrolysates from Agricultural Crops—Bioactivity and Potential for Functional Food Development. *Agriculture* **2013**, *3*, doi:10.3390/agriculture3010112.
- 145** Delrue, F.; Alaux, E.; Moudjaoui, L.; Gaignard, C.; Fleury, G.; Perilhou, A.; Richaud, P.; Petitjean, M.; Sassi, J.-F. Optimization of *Arthrospira platensis* (Spirulina) Growth: From Laboratory Scale to Pilot Scale. *Fermentation* **2017**, *3*, doi:10.3390/fermentation3040059.
- 146** Sidari, R.; Tofalo, R. A Comprehensive Overview on Microalgal-Fortified/Based Food and Beverages. *Food Reviews International* **2019**, *35*, 778-805.
- 147** Apone, F.; Barbulova, A.; Colucci, M.G. Plant and Microalgae Derived Peptides Are Advantageously Employed as Bioactive Compounds in Cosmetics. *Front Plant Sci* **2019**, *10*, 756, doi:10.3389/fpls.2019.00756.



PlantAlliance

DES PLANTES AU SERVICE DES AGRICULTURES DE DEMAIN

Retrouvez plus d'informations sur nos activités

PlantAlliance.fr

[@PlantAllianceFR](https://PlantAllianceFR)

Mylène Durand-Tardif
mylene.durand-tardif@inrae.fr
Maxime Szambien
maxime.szambien@inrae.fr

PlantAlliance
c/o DPTI INRAE
28 rue du Docteur Finlay
75 015 Paris
+33 (0)1 42 75 95 83