

Biodiversité fongique et Développement Durable, Enjeux et Opportunités

Emmanuel Bertrand, Marie-Noelle Rosso

▶ **To cite this version:**

Emmanuel Bertrand, Marie-Noelle Rosso. Biodiversité fongique et Développement Durable, Enjeux et Opportunités. Revue francophone du développement durable, 2018. hal-02879598

HAL Id: hal-02879598
https://amu.hal.science/hal-02879598

Submitted on 24 Jun 2020

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.



BIODIVERSITE FONGIQUE ET DEVELOPPEMENT DURABLE, ENJEUX ET OPPORTUNITES

Emmanuel BERTRAND, Marie-Noëlle ROSSO

Revue Francophone du Développement Durable

2018 – Hors-série n°6
pages 1 – 13.

ISSN 2269-1464

Article disponible en ligne à l'adresse :

---

https://erasme.uca.fr/publications/revue-francophone-du-developpement-durable/

Pour citer cet article

Bertrand E., Rosso M.N (2018), Biodiversité fongique et Développement Durable, enjeux et opportunités, *Revue Francophone du Développement Durable*, hors-série, n°6, Décembre, p. 1 – 13.

Biodiversité fongique et Développement durable, enjeux et opportunités

Emmanuel BERTRAND, Marie-Noëlle ROSSO

Aix-Marseille Université, INRA, UMR 1163, Biodiversité et Biotechnologie Fongique

Résumé : On estime que 2,8 à 3,5 millions d'espèces de champignons existent sur Terre dont 3 à 8% seulement ont déjà été décrites. Les champignons constituent l'un des royaumes les plus divers parmi les Eucaryotes. Certains d'entre eux présentent une capacité extraordinaire à décomposer les matériaux lignocellulosiques ou à synthétiser des métabolites secondaires et biomolécules qui peuvent avoir un impact considérable sur notre qualité de vie. Ces champignons sont également sources d'inspiration pour la conception de procédés plus propres et durables de production des molécules et produits qui alimentent notre vie quotidienne.

Mots-clés : champignons filamenteux ; biodiversité ; criblage ; analyses multi-omiques ; biotechnologie

Introduction

L'un des plus anciens exemples de l'utilisation de champignons par l'homme à des fins non-alimentaires est la découverte d'Ötzi, l'homme de glace, en 1991 à la frontière austro-italienne dans les Alpes d'Ötzal. 5 300 ans avant J.-C., Ötzi transportait des fragments de deux champignons : le polypore de bouleau (Fomitopsis betulina) qu'il utilisait probablement comme antiparasitaire, et l'Amadou (Fomes fomentarius) dont la chair fibreuse et facilement inflammable facilitait l'allumage du feu (Peintner et al., 1998). À la même époque, sur le site archéologique néolithique de La Draga (Espagne), le Polypore *Ganoderma adspersum* avait été apporté intentionnellement au campement dans le but d'allumer le feu. Ce champignon a également été trouvé sur d'autres sites archéologiques européens, ce qui suggère que son utilisation comme allume-feu était répandue et partagée par les communautés humaines.

Les champignons ont continué à être utilisés dans toute l'humanité, non seulement pour l'alimentation (champignons comestibles et produits fermentés) et à des fins médicinales, mais aussi pour produire des vêtements ou des accessoires, et les champignons sont restés très présents dans les cultures traditionnelles, notamment en Asie et en Russie. Aujourd'hui, les champignons sont une source d'innovation dans de nombreux domaines, médicaux, cosmétiques, pharmaceutiques, alimentaires et pour la synthèse de molécules biosourcées (Meyer et al., 2016). Parmi les molécules les plus connues dérivées des champignons, citons la pénicilline (premier antibiotique β-lactame), la cyclosporine (agent immunosuppresseur utilisé pour prévenir le rejet aigu des allogreffes) ou les statines (utilisées pour traiter l'hypercholestérolémie) (Aly et al., 2011). Cependant, l'émergence de pathogènes (multi)-résistants aux médicaments ou

de cellules cancéreuses résistantes aux traitements est un problème mondial et un appel urgent à la découverte de nouvelles molécules ciblant différents modes d'action et de meilleurs protocoles d'administration.

Figure 1 : Carpophore de Fomes fomentarius (gauche, image Marie-Noëlle Rosso, INRA) et de Fomitopsis betulina (droite, image Pierre-Arthur Moreau, Université de Lille)



La question du nombre d'espèces fongiques présentes sur Terre fait l'objet d'intenses débats au sein de la communauté scientifique. L'une des dernières études de méta-analyse estime ce nombre entre 2,2 et 3,8 millions. Avec 120 000 espèces acceptées (deux fois plus que dans les années 1990), seulement 3 à 8 % de ces espèces ont été nommées et moins de 1 % est réellement étudié en laboratoire (Heitman et al., 2017). Environ 250-300 espèces fongiques ont été étudiées pour la production de composés biotechnologiques intéressants (Chambergo et Valencia, 2016). Parmi ceux-ci, *Penicillium* (van den Berg et al., 2008), *Trichoderma* (Keränen et Penttilä, 1995 ; Schuster et Schmoll, 2010) et *Aspergillus* (Brandl et al., 2018 ; Cairns et al., 2018 ; Frisvad et al., 2018) sont les plus utilisés en laboratoire et en industrie. Parmi les raisons expliquant pourquoi le nombre d'espèces fongiques étudiées est si faible par rapport à la diversité totale, citons (i) la difficulté de collecter les champignons dans leur milieu naturel : les habitats fongiques comprennent le sol, l'eau et les milieux extrêmes dont l'Antarctique (Chávez et al., 2015 ; Gomes et al., 2018) ou même le tractus intestinal (Borges et al, 2018), (ii) la difficulté de cultiver ces espèces fongiques en milieu synthétique dans des conditions de laboratoire (Vartoukian et al., 2010) et (iii) les pratiques historiques qui ont longtemps centré la recherche portant sur les champignons et les bactéries vers les micro-organismes pathogène d'intérêt médical (Vitorino et Bessa, 2018). La démocratisation de nouvelles techniques issues de la révolution « Omic » permet (i) de commencer à étudier ces espèces et leurs métabolites sans nécessairement avoir à cultiver ces micro-organismes comme préalable (Brakhage et Schroeckh, 2011 ; Harvey et al, 2018 ; Mao et al, 2018 ; Ren et al, 2017 ; Scharf et Brakhage, 2013), (ii) de fournir de nouvelles perspectives sur la phylogénie et l'évolution des champignons (Ahrendt et al., 2018) et (iii) de partager une partie de ces données avec la communauté scientifique (Basenko et al., 2018 ; Grigoriev et al., 2014). Cependant, 130 espèces animales et végétales disparaissent chaque jour (Vitorino et Bessa, 2018). En 1992, les

Nations Unies ont créé la Convention sur la diversité biologique pour promouvoir la préservation de la biodiversité non seulement pour des raisons éthiques mais également pour préserver les fonctions et services écosystémiques qu'elle fournit. Par conséquent, des stratégies de remédiation et de résilience doivent être mises en œuvre pour prévenir cette extinction d'espèces (Kuussaari et al., 2009) et préserver notre propre capacité d'adaptation aux changements climatiques et maintenir ces changements dans des limites compatibles avec la vie sur Terre (Huppmann et al., 2018 ; Steffen et al, 2015 ; Montoya et al, 2018).

Le concept de bioéconomie (circulaire) est une économie dont les sources de matières, de produits chimiques et d'énergie proviennent de ressources biologiques renouvelables (Organisation de coopération et de développement économique 2009 ; Commission européenne 2012). Fin 2014, au moins 164 pays se sont fixé des objectifs en matière d'énergies renouvelables ; 145 ont déjà engagé des politiques en la matière et plus de 60 d'entre eux ont également engagé des stratégies pour le développement d'une bioéconomie (REN21, 2015). L'Union européenne a récemment publié la mise à jour 2018 de sa stratégie pour la bioéconomie dans le but d'accélérer son déploiement et de contribuer aux objectifs du Développement Durable et à l'Accord de Paris (Commission européenne, 2018). Dans ce contexte, il est impératif de mettre au point des processus de transformation plus économes en ressources, plus sûrs et moins polluants. La biotechnologie pourrait jouer son rôle pour relever ces défis. Les innovations biotechnologiques réduisent la dépendance aux combustibles fossiles dans les secteurs de la chimie et de l'énergie, contribuent à l'amélioration des médicaments dans le secteur de la santé, augmentent l'offre alimentaire et les revenus agricoles en réduisant les dommages causés à l'environnement (Lokko et al., 2018). Dans ce contexte, les parois cellulaires végétales sont une ressource renouvelable et le substrat principal de cette bioéconomie en plein essor avec un fort potentiel pour la production des biocarburants de 2e génération, des synthons de faible poids moléculaire pour l'industrie chimique, et des molécules plus complexes, dont les aromatiques pour les cosmétiques (antioxydants naturels), les produits pharmaceutiques et les biomatériaux (arômes, colles, biopolymères).

Exemples de criblages de la diversité fongique pour l'amélioration des applications biotechnologiques

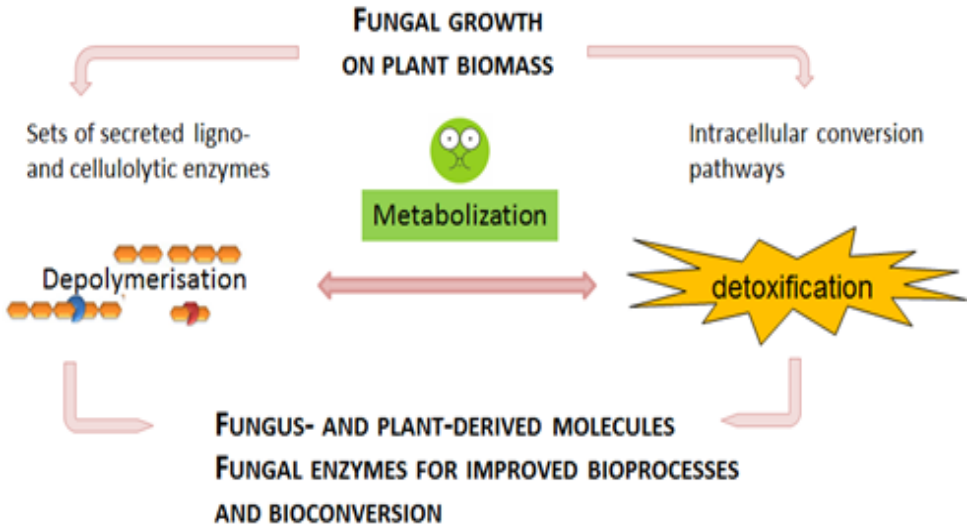
Découverte de nouveaux cocktails enzymatique pour une meilleure déconstruction des parois lignocellulosiques

La transformation de la biomasse nécessite un prétraitement physique et chimique pour séparer les différents polymères (cellulose, hémicellulose et lignine). Le traitement physique (broyage, traitement à la vapeur) présente un coût énergétique élevé, tandis que le traitement chimique (acide ou basique) a un coût environnemental important. Après le prétraitement, la biomasse est transformée par des enzymes ou

des microorganismes cellulolytiques. Les champignons les plus couramment utilisés : *Trichoderma reesei* et *Aspergillus niger* peuvent sécréter de grandes quantités d'enzymes dégradant la lignocellulose. Aujourd'hui, la recherche dans ce domaine vise à élargir la gamme des champignons utilisés pour prétraiter les diverses biomasses disponibles et les molécules à produire, ou pour améliorer l'efficacité des cocktails enzymatiques (Poidevin et al, 2013). La diversité des enzymes sécrétés par les champignons et leurs diverses spécificités de substrat font de ces microorganismes une source majeure d'enzymes de haute performance pour la chimie verte. Parce qu'elles permettent de traiter la biomasse en milieu aqueux (non polluant par rapport aux solvants organiques), ces enzymes sont des acteurs majeurs pour le développement de filières économiquement viables basées sur des sources de carbone renouvelables.

Certains enzymes fongiques, hydrolases et oxydases, améliorent significativement la dégradation enzymatique de la biomasse végétale, en particulier les fractions les plus récalcitrantes des polymères pariétaux. En effet, le criblage de souches de différents groupes taxonomiques a montré que les cocktails enzymatiques actuels peuvent être améliorés par des sécrétions fongiques et que cette amélioration est due à la présence dans ces sécrétions d'enzymes oxydant les sucres (Berrin et al., 2017) ou les lignines (Martínez et al., 2017). En effet, les métalloenzymes contenant du cuivre, du fer ou du manganèse comme agents oxydants ont prouvé leur capacité à oxyder la cellulose cristalline, l'hémicellulose ou la lignine et à fournir de nouveaux biocatalyseurs pour la dégradation ou la fonctionnalisation des polymères issus de la biomasse. Les champignons filamenteux et leurs enzymes constituent ainsi un réservoir exceptionnel d'outils pour les biotechnologies blanches, pour la production de molécules et matériaux biosourcés, ainsi que pour la bioremédiation (Figure 2).

Figure 2: Schematic representation of Fungal extracellular enzymatic systems and intracellular detoxification pathways as sources of innovation for the deconstruction and valorisation of plant cell wall



Prétraitement fongique à l'état solide pour la déconstruction sélective des biomasses végétales

Le prétraitement fongique pourrait être une alternative peu coûteuse et respectueuse de l'environnement aux prétraitements chimiques et physico-chimiques couramment utilisés dans la production d'énergie renouvelable (Rouches et al, 2016). Dans ce contexte, un total de 176 souches de la collection CIRM-CF[1] ont été examinées pour leur capacité à pousser sur de la paille de blé et du miscanthus avec une faible consommation de sucre pour la croissance propre du champignon et pour améliorer la saccharification. À cette fin, une nouvelle méthode de fermentation à l'état solide (SSF) à plaques multi-puits a été utilisée pour sélectionner les champignons les plus prometteurs (Zhou et al, 2015). Les six souches les plus efficaces ont ensuite fait l'objet d'une mise à l'échelle de la SSF pour effectuer des analyses plus fines. Le champignon le plus efficace pour améliorer l'hydrolyse enzymatique était *Polyporus brumalis* BRFM 985. L'addition de métaux, le temps et la température de culture et la teneur initiale en eau ont été optimisés à l'aide d'une méthodologie de surface de réponse D-optimale, combinée à une optimisation multicritères (Zhou et al., 2018). Pour identifier les systèmes enzymatiques impliqués dans la dégradation sélective de la lignine au cours de la SSF, le génome de *P. brumalis* a été séquencé et une analyse temporelle du transcriptome et du sécrétome a été effectuée lors du prétraitement de la paille de blé. *P. brumalis* présentait une extension de la famille des gènes, une surrégulation sécrétion d'un ensemble abondant de peroxydases versatiles et de manganèse peroxydases, en comparaison avec d'autres espèces de Polyporales., ce qui pourrait contribuer aux capacités exceptionnelles de délignification du champignon (Myauchi, et al. 2018).

Criblage de la diversité fongique pour la production d'acide lactique

La production d'acides organiques de faible poids moléculaire par des champignons filamenteux (par exemple les acides citrique, gluconique, malique, itaconique, lactique et fumarique) a suscité une attention considérable en raison de leur rôle dans le métabolisme et de leurs applications industrielles potentielles. L'acide lactique est utilisé depuis plusieurs décennies comme agent de conservation, acidifiant ou tampon dans de nombreux secteurs industriels. En tant que molécule bifonctionnelle, elle possède également des propriétés intéressantes pour produire des détergents écologiques et des plastiques biodégradables comme l'acide polylactique (PLA). Toutefois, le développement de ces produits respectueux de l'environnement est encore limité par un prix plus élevé que celui de leurs équivalents pétrochimiques. Il est donc nécessaire de développer des bioprocédés plus compétitifs pour produire de l'acide lactique. Afin de tirer parti de la capacité des champignons filamenteux à dégrader la biomasse lignocellulosique, 40 souches d'Ascomycètes et 26 souches de

[1] https://www6.inra.fr/cirm/Champignons-Filamenteux

Basidiomycètes de la collection CIRM-CF ont été examinées afin d'évaluer leur potentiel pour la production d'acide organique et d'éthanol. Considérant le schéma et le niveau de production d'acide organique, dans un milieu liquide de glucose basal, ce travail a illustré la polyvalence de la production de métabolites dans le règne fongique (Liaud et al., 2014a ; Liaud et al., 2014b).

De plus, il a permis de sélectionner *Aspergillus brasiliensis* BRFM103 pour répondre à certaines problématiques industrielles de bioconversion de biomasse lignocellulosique en acide lactique. Le BRFM103 a été génétiquement modifié avec succès par l'intégration multicopie d'un gène hétérologue de lactate déshydrogénase NAD-dépendant pour dévier la voie métabolique vers l'acide lactique plutôt que l'éthanol (Liaud et al., 2015). Des essais préliminaires sur des substrats complexes ont mis en évidence que le transformant était prometteur pour la bioconversion de la lignocellulose. L'adaptation des cultures en fermenteurs a permis ensuite d'étudier l'impact de la source d'azote, de l'aération et du pH. Le sulfate d'ammonium était une meilleure source d'azote que le nitrate de sodium pour produire de l'acide lactique. La production d'acide lactique et de biomasse est fortement influencée par le stress de cisaillement et dans une moindre mesure par l'aération. Ainsi, la production d'acide lactique augmente à mesure que les contraintes d'aération et de cisaillement diminuent. Le meilleur rendement obtenu dans les fermenteurs est de 38% dans les fermenteurs et le pH optimal pour la production d'acide lactique est de 4. Cependant, l'augmentation du rendement en acide lactique à pH 4 est limitée par l'apparition de 7,7% d'acide gluconique comme co-produit. Les rendements en acide lactique sont également limités par la forte production de glycérol. Les résultats de cette étude démontrent le potentiel d' *A. brasiliensis* à produire de l'acide lactique à pH acide en utilisant des déchets agro-industriels ou des résidus lignocellulosiques comme substrat. Ils révèlent également différents moyens d'améliorer encore les performances des souches par le génie génétique et l'optimisation des processus (Liaud et al., 2015).

Approches multi-omiques et criblage de la biodiversité fongique pour une déconstruction fine et sélective de la biomasse végétale

Une part importante des recherches actuelles pour la transformation de la biomasse végétale par les champignons filamenteux utilise une approche "-omique". Il s'agit d'une analyse non ciblée de l'ensemble des fonctions potentiellement impliquées dans la capacité du champignon à dégrader la lignocellulose et à en transformer les composés dérivés. Cette analyse peut être conduite sur le plan génomique, transcriptomique (après transcription d'un gène dans un ARNm donné), protéomique (après traduction d'un ARNm en protéine) ou métabolomique (après modification enzymatique des molécules présentes dans le compartiment cytoplasmique et en milieu externe). Lorsque plusieurs de ces niveaux d'étude sont intégrés, on parle d'approches multi-omiques. Plus récemment, les mêmes niveaux d'analyse ont été

utilisés pour étudier les fonctions de communautés microbiennes. On parle alors d'approches méta-omiques.

Au niveau d'un génome, il est possible d'identifier tous les gènes codant pour les enzymes dégradant ou modifiant les lignocelluloses. L'analyse comparative de ces répertoires de gènes permet d'identifier des souches fongiques particulièrement riches en gènes d'intérêt. Par exemple, les génomes des champignons saprophytes présentent des répertoires de gènes intéressants par leur nombre et la diversité des activités enzymatiques codées par ces gènes, ciblant Cette diversité d'enzymes cible les différentes liaisons covalentes qui structurent la lignocellulose. Plus spécifiquement, les champignons dégradeurs du bois de la pourriture blanche possèdent des répertoires génétiques avec un nombre élevé d'enzymes agissant sur la cellulose, les hémicelluloses et la lignine (Floudas et al., 2015 ; Levasseur et al., 2013). Parmi les enzymes agissant sur la cellulose, les Glycosides Hydrolases des familles 6 et 7 selon la classification CaZy (www.cazy.org, Lombard et al., 2014) et les Lytic Polysaccharides Monooxygénases de la famille AA9 agissent sur la cellulose cristalline, qui est plus récalcitrante à la dégradation que la cellulose amorphe habituellement clivée par des β-1,4-endoglucanases. L'activité des enzymes cellulolytiques sur les substrats insolubles est renforcée par la présence de modules de fixation aux carbohydrates de la famille CBM1. Ces modules CBM1 peuvent être fusionnés à des modules catalytiques ou exprimés sous forme de modules libres. Ces champignons présentent également dans leurs génomes des répertoires enzymatiques actifs sur les chaînes principales (xylanases, mannanases), et secondaires (glucuronidases, arabinofuranosidases, acétyl estérases, galactosidases) d'hémicelluloses. Bien qu'elles soient moins représentées, les enzymes dégradant la pectine complètent le répertoire des gènes codant pour les enzymes actives sur les polysaccharides.

Bien que les enzymes lignocellulosiques dégradant la lignocellulose soient activement étudiées depuis plusieurs décennies, des enzymes présentant de nouvelles spécificités de substrat et/ou des mécanismes catalytiques sont encore régulièrement découvertes dans la diversité fongique. Récemment, l'analyse comparative des génomes de champignons saprotrophes collectés sur bois a permis d'identifier une nouvelle famille de LPMO (AA14) active sur les chaînes de xylane en contact avec la cellulose (Couturier et al., 2018). Cette découverte démontre une fois de plus la puissance des approches génomiques comparatives pour la découverte de nouveaux biocatalyseurs dans la diversité fongique.

Les données de séquences de génomes peuvent faire l'objet d'un examen plus poussé afin d'identifier la présence des enzymes d'intérêt pour les applications biotechnologiques. Par exemple, certains composés aromatiques dérivés de la dégradation de la lignine représentent des molécules de commodité pouvant remplacer les molécules issues de la pétrochimie. Les enzymes dégradant la lignine sont généralement non spécifiques et permettent la dégradation d'un large spectre de

composés naturels ou non naturels de structure similaire résultant des activités humaines (colorants, polluants aromatiques polycycliques). Les champignons de la pourriture blanche peuvent dégrader la lignine par la sécrétion de laccase et/ou de peroxydases de classe II ; manganèse peroxidases (MnP), lignine peroxidases (LiP) et versatiles peroxidases (VP). D'autres peroxydases (Heme-Thiolate Peroxidases HTP, et Dye Peroxidases DyP) pourraient contribuer à poursuivre la transformation des composés résultant de la dégradation primaire de la lignine. Le mécanisme d'action de ces enzymes et leur coopération avec d'autres oxydoréductases font actuellement l'objet d'intenses recherches (Garajova et al., 2016 ; Kracher et al., 2016).

Plus récemment, le séquençage de génomes de taxa fongiques inexplorés a montré l'énorme potentiel de diversité qui peut être exploité pour la bioconversion de la biomasse végétale. Par exemple, les champignons éricoïdes établissent des symbioses avec les plantes de la famille des Éricacées en formant des pelotons dans la couche cellulaire externe de leurs racines. Les répertoires génétiques codant pour les enzymes dégradant les parois cellulaires des plantes dans ces génomes se sont révélés aussi riches que ceux des champignons de la pourriture blanche (Perotto et al., 2018). Il a été proposé que cet arsenal enzymatique leur permette d'adopter un mode de vie saprotrophe ou symbiotique selon leurs niches écologiques.

Des champignons marins et des champignons de mangrove font l'objet d'études pour l'identification d'enzymes tolérantes au sel, un facteur limitant de l'activité enzymatique dans les procédés conduits en liquides ioniques (Arfi et al., 2013).

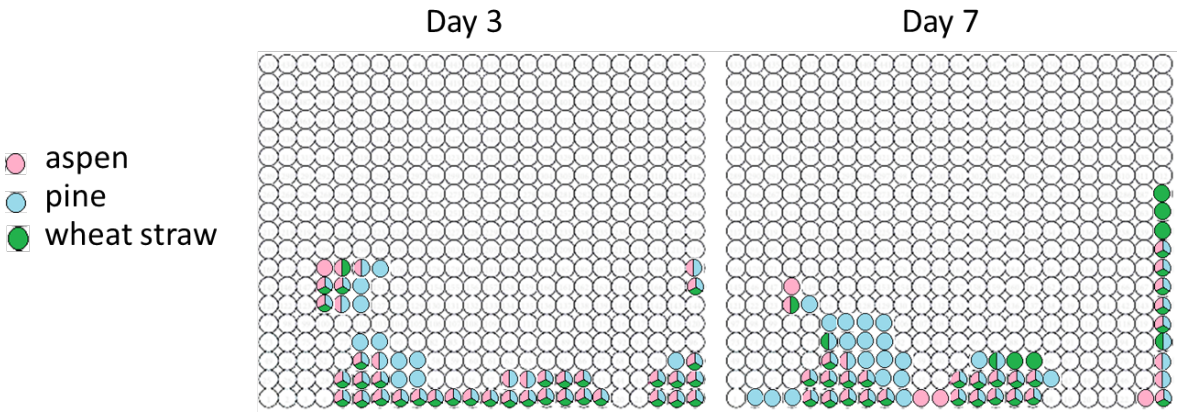
Plusieurs génomes de champignons présents dans le symbiote intestinal de vertébrés ou d'insectes ont récemment été séquencés et se sont révélés riches en enzymes de dégradation de la cellulose, des hémicelluloses et de la pectine. Tandis que les enzymes des champignons aérobies sont sécrétées dans le milieu extracellulaire, les enzymes de ces champignons anaérobies sont assemblées dans des échafaudages ancrés dans la membrane de la même manière que les « cellulosomes » des bactéries anaérobies du genre *Clostridium* (Haitjema et al., 2017). La caractérisation de ces enzymes accroît le potentiel d'application biotechnologique dans des conditions de procédés variés.

Tous les gènes ne sont pas exprimés simultanément par les cellules et leur transcription en ARN répond aux signaux dans l'environnement ou dans l'organisme. L'étude du transcriptome permet d'identifier et de quantifier toutes les transcriptions produites par le micro-organisme dans une condition de culture donnée et à un moment donné. Cette analyse fournit une image des gènes transcriptionnellement actifs dans la culture. L'analyse comparative de transcriptomes à différents temps de fermentation permet d'identifier les ensembles de gènes transcrits successivement au cours de la croissance sur un substrat lignocellulosique donné ou des ensembles de gènes communément ou différentiellement transcrits sur différents substrats lignocellulosiques. Ces analyses permettent de mieux comprendre la coopération enzymatique et les synergies impliquées dans la dégradation de la lignocellulose ainsi que leur coordination dans le temps. L'étude cinétique des transcriptomes de

champignons de la pourriture brune a révélé l'utilisation séquentielle de mécanismes oxydatifs et enzymatiques de modification des parois végétales au cours de la colonisation du bois par le champignon. La production d'espèces réactives de l'oxygène à l'extrémité des hyphes agirait comme un prétraitement des parois avant l'action des glycosyl-hydrolases (Zhang et al., 2016).

Des études transcriptomiques de champignons de la pourriture blanche cultivés sur différents types de biomasses végétales ont montré une activation transcriptionnelle simultanée d'une large gamme de gènes codant pour des enzymes ciblant une grande variété de liaisons saccharidiques dans les trois premiers jours du contact avec le substrat lignocellulosique (Figure 3, Miyauchi et al., 2017). Alors que l'activité transcriptionnelle des glycosides hydrolases, des AA9 LPMO et des carbohydrates esterases augmente dans les jours suivant, les peroxydases de type II actives sur la lignine sont régulées finement dans le temps, comme le confirme l'analyse des protéines sécrétées au cours de la culture (Hori et al, 2014 ; Kuuskeri et al, 2016 ; Qin et al, 2018).

Figure 3: Mapping of the induction of Pycnoporus coccineus BRFM 310 genes during cultivation on wheat straw, poplar wood, and pine wood compared to a culture in controlled conditions. Each map represents the 11,430 genes encoding proteins identified in the genome. The genes are grouped into 456 nodes, each containing on average 25 genes with similar transcription profiles under the conditions tested. Transcription levels were determined by RNA-Seq Illumina sequencing. Genes are considered overexpressed if 1) their transcription level exceeds a threshold set at > 11.7 log2 or 2) their transcription level on lignocellulosic substrates is 4 times higher than the transcription level under controlled conditions. The maps show that some nodes contain genes specifically regulated when grown on poplar, pine or wheat straw. More substrate-specific regulations appear on Day 7. Details of the analysis can be found in (Miyauchi et al., 2017).



Dans les environnements naturels, la lignocellulose est dégradée par des communautés microbiennes composées de bactéries et de champignons qui évoluent avec le temps et à mesure de la modification du substrat. L'action concertée ou séquentielle d'enzymes bactériennes et fongiques dans les consortiums microbiens pourrait améliorer les efficacités de dégradation (Wei et al., 2012). Les travaux de méta-

omique sur ces consortiums permettront d'identifier de nouvelles combinaisons d'enzymes actives sur la lignocellulose et les mécanismes de dégradation intracellulaire pour la détoxification et la modification des composés aromatiques dérivés de la lignine.

Références bilbiographiques

AHRENDT S.R., QUANDT C.A., CIOBANU D., CLUM A., SALAMOV A., ANDREOPOULOS B., CHENG J.-F., WOYKE T., PELIN A., HENRISSAT B., REYNOLDS N.K., BENNY G.L., SMITH M.E., JAMES T.Y., GRIGORIEV I.V. (2018), Leveraging single-cell genomics to expand the fungal tree of life. *Nature Microbiology*

ALY A.H., DEBBAB A., PROKSCH P. (2011), Fifty years of drug discovery from fungi. *Fungal Diversity*, 50, p3–19

ARFI Y., CHEVRET D., HENRISSAT B., BERRIN J.-G., LEVASSEUR A., RECORD E. (2013), Characterization of salt-adapted secreted lignocellulolytic enzymes from the mangrove fungus Pestalotiopsis sp. *Nature Communication* (4):1810.

BASENKO E., PULMAN J, SHANMUGASUNDRAM A., HARB O., CROUCH K., STARNS D., WARRENFELTZ S., AURRECOECHEA C., STOECKERT C., KISSINGER J., ROOS D., HERTZ-FOWLER C. (2018). FungiDB: An Integrated Bioinformatic Resource for Fungi and Oomycetes. *Journal of Fungi,* 4:1, p39.

BERRIN, J.-G., ROSSO, M.-N., ABOU HACHEM, M. (2017). Fungal secretomics to probe the biological functions of lytic polysaccharide monooxygenases. *Carbohydrate Research*, 448, p155–160

BORGES F.M., DE PAULA T.O., SARMIENTO M.R.A., DE OLIVEIRA M.G., PEREIRA M.L.M., TOLEDO I.V., NASCIMENTO T.C., FERREIRA-MACHADO A.B., SILVA V.L., DINIZ C.G. (2018). Fungal Diversity of Human Gut Microbiota Among Eutrophic, Overweight, and Obese Individuals Based on Aerobic Culture-Dependent Approach. *Current Microbiology*, 75, p726–735

BRAKHAGE A.A., SCHROECKH V. (2011). Fungal secondary metabolites – Strategies to activate silent gene clusters. *Fungal Genetics and Biology*, 48, p15–22.

BRANDL J., AGUILAR-PONTES M.V., SCHÄPE P., NOERREGAARD A., ARVAS M., RAM A.F.J., MEYER V., TSANG A., DE VRIES R.P., ANDERSEN M.R. (2018). A community-driven reconstruction of the *Aspergillus niger* metabolic network. *Fungal Biology and. Biotechnology*, 5:16

CAIRNS T.C., NAI C., MEYER V. (2018). How a fungus shapes biotechnology: 100 years of *Aspergillus niger* research. *Fungal Biology and Biotechnology,* 5:13

CHAMBERGO F.S., VALENCIA E.Y. (2016). Fungal biodiversity to biotechnology. *Applied Microbiology and Biotechnology,* 100, p2567–2577

CHÁVEZ R., FIERRO F., GARCÍA-RICO R.O., VACA I. (2015). Filamentous fungi from extreme environments as a promising source of novel bioactive secondary metabolites. *Frontiers in Microbiology*. 6:903

COUTURIER M., LADEVÈZE S., SULZENBACHER G., CIANO L., FANUEL M., MOREAU C., VILLARES A., CATHALA B., CHASPOUL F., FRANDSEN K.E., LABOUREL A., HERPOËL-GIMBERT I., GRISEL S., HAON M., LENFANT N., ROGNIAUX H., ROPARTZ D., DAVIES G.J., ROSSO M.-N., WALTON P.H., HENRISSAT B., BERRIN J.-G. (2018). Lytic xylan oxidases from wood-decay fungi unlock biomass degradation. Nature Chemical Biology, 14, p306-310.

EUROPEAN COMMISSION Innovating for sustainable growth: a bioeconomy for Europe; 781 final. (2012), Brussels, Available online at http://ec.europa.eu/research/bioecon-782 omy/pdf/bioeconomycommunicationstrategy_b5_brochure_web.pdf last accessed on September 2018.

FLOUDAS D., HELD B.W., RILEY R., NAGY L.G., KOEHLER G., RANSDELL A.S., YOUNUS H., CHOW J., CHINIQUY J., LIPZEN A., TRITT A., SUN H., HARIDAS S., LABUTTI K., OHM R.A., KÜES U., BLANCHETTE R.A., GRIGORIEV I.V., MINTO R.E., HIBBETT D.S. (2015). Evolution of novel wood decay mechanisms in Agaricales revealed by the genome sequences of *Fistulina hepatica* and *Cylindrobasidium torrendii*. *Fungal Genetic and Biology*. 76, p78–92

FRISVAD J.C., MØLLER L.L.H., LARSEN T.O., KUMAR R., ARNAU J. (2018). Safety of the fungal workhorses of industrial biotechnology: update on the mycotoxin and secondary metabolite potential of *Aspergillus niger*, *Aspergillus oryzae*, and *Trichoderma reesei*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 102(22), p. 9481–9515

GARAJOVA S., MATHIEU Y., BECCIA M.R., BENNATI-GRANIER C., BIASO F., FANUEL M., ROPARTZ D., GUIGLIARELLI B., RECORD E., ROGNIAUX H., HENRISSAT B., BERRIN J.-G (2016). Single-domain flavoenzymes trigger lytic polysaccharide monooxygenases for oxidative degradation of cellulose. *Scientific Reports*, 6:28276

GOMES E.C.Q., GODINHO V.M., SILVA D.A.S., DE PAULA M.T.R., VITORELI G.A., ZANI C.L., ALVES T.M.A., JUNIOR P.A.S., MURTA S.M.F., BARBOSA E.C., OLIVEIRA J.G., OLIVEIRA F.S., CARVALHO C.R., FERREIRA M.C., ROSA C.A., ROSA L.H. (2018). Cultivable fungi present in Antarctic soils: taxonomy, phylogeny, diversity, and bioprospecting of antiparasitic and herbicidal metabolites. *Extremophiles,* 22, p381–393.

GRIGORIEV I.V., NIKITIN R., HARIDAS S., KUO A., OHM R., OTILLAR R., RILEY R., SALAMOV A., ZHAO X., KORZENIEWSKI F., SMIRNOVA T., NORDBERG H., DUBCHAK I., SHABALOV I. (2014). MycoCosm portal: gearing up for 1000 fungal genomes. *Nucleic Acids Research* 42, D699–D704

HAITJEMA C.H., GILMORE S.P., HENSKE J.K., SOLOMON K.V., DE GROOT R., KUO A., MONDO S.J., SALAMOV A.A., LABUTTI K., ZHAO Z., CHINIQUY J., BARRY K., BREWER H.M., PURVINE S.O., WRIGHT A.T., HAINAUT M., BOXMA B., VAN ALEN T., HACKSTEIN J.H.P., HENRISSAT B., BAKER S.E., GRIGORIEV I.V., O'MALLEY M.A. (2017). A parts list for fungal cellulosomes revealed by comparative genomics. *Nature Microbiology,* 2:17087

HARVEY C.J., TANG M., SCHLECHT U., HORECKA J., FISCHER C.R., LIN H., LI J., NAUGHTON B., CHERRY J., MIRANDA M., FUGA LI Y., CHU A.M., HENNESSY J.R., VANDOVA G.A., INGLIS D., AIYAR R., STEINMETZ L.M., DAVIS R.W., MEDEMA M.H., SATTELY E., KHOSLA C., ST. ONGE R.P., TANG Y., HILLENMEYER M.E. (2018). HEx: a heterologous expression platform for the discovery of fungal natural products. *Science Advances,4(4),* eaar5459

HAWKSWORTH D, LÜCKING R. **(**2017). Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species, p 79-95. *IN* HEITMAN J, HOWLETT B, CROUS P, STUKENBROCK E, JAMES T, GOW N (eds), *The Fungal Kingdom*. ASM Press, Washington, DC

HUPPMANN D., ROGELJ J., KRIEGLER E., KREY V., RIAHI K. (2018) A new scenario resource for integrated 1.5 °C research. *Nature Climate Change*, 1.

KERÄNEN S., PENTTILÄ M. (1995). Production of recombinant proteins in the filamentous fungus *Trichoderma reesei*. *Current Opinion in Biotechnology*, 6, p534–537

KRACHER D., SCHEIBLBRANDNER S., FELICE A.K.G., BRESLMAYR E., PREIMS M., LUDWICKA K., HALTRICH D., EIJSINK V.G.H., LUDWIG R. (2016). Extracellular electron transfer systems fuel cellulose oxidative degradation. *Science*, 352(6289), p1098-1101

KUUSSAARI M., BOMMARCO R., HEIKKINEN R.K., HELM A., KRAUSS J., LINDBORG R., ÖCKINGER E., PÄRTEL M., PINO J., RODÀ F., STEFANESCU C., TEDER T., ZOBEL M., STEFFAN-DEWENTER I. (2009). Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, p564–571

LEVASSEUR A., DRULA E., LOMBARD V., COUTINHO P.M., HENRISSAT B. (2013). Expansion of the enzymatic repertoire of the CAZy database to integrate auxiliary redox enzymes. *Biotechnology for Biofuels*, 6,41

LIAUD N., GINIÉS C., NAVARRO D., FABRE N., CRAPART S., GIMBERT I., LEVASSEUR A., RAOUCHE S., SIGOILLOT J.-C. (2014a). Exploring fungal biodiversity: organic acid production by 66 strains of filamentous fungi. *Fungal Biology and Biotechnology* 1:1

LIAUD N., NAVARRO D., VIDAL N., SIGOILLOT J.-C., RAOUCHE S. (2014B). High throughput automated colorimetric method for the screening of l-lactic acid producing microorganisms. *MethodsX*, 1, p254–257.

LIAUD N., ROSSO M.-N., FABRE N., CRAPART S., GIMBERT I., SIGOILLOT J.-C., RAOUCHE S., LEVASSEUR A. (2015). L-lactic acid production by *Aspergillus brasiliensis* overexpressing the heterologous ldha gene from *Rhizopus oryzae*. Microbial Cell Factories 14:66

LOKKO Y., HEIJDE M., SCHEBESTA K., SCHOLTÈS P., VAN MONTAGU M., GIACCA M. (2018) Biotechnology and the bioeconomy—Towards inclusive and sustainable industrial development. *New Biotechnology,* 40, p5–10

LOMBARD V., GOLACONDA RAMULU H., DRULA E., COUTINHO P.M., HENRISSAT B. (2014). The carbohydrate-active enzymes database (CAZy) in 2013. *Nucleic Acids Research*, 42: D490–D495

MAO D., OKADA B.K., WU Y., XU F., SEYEDSAYAMDOST M.R. (2018) Recent advances in activating silent biosynthetic gene clusters in bacteria. *Current Opinion in Microbiology* 45, p156–163

MARTÍNEZ A.T., RUIZ-DUEÑAS F.J., CAMARERO S., SERRANO A., LINDE D., LUND H., VIND J., TOVBORG M., HEROLD-MAJUMDAR O.M., HOFRICHTER M., LIERS C., ULLRICH R., SCHEIBNER K., SANNIA G., PISCITELLI A., PEZZELLA C., SENER M.E., KILIÇ S., VAN BERKEL W.J.H., GUALLAR V., LUCAS M.F., ZUHSE R., LUDWIG R., HOLLMANN F., FERNÁNDEZ-FUEYO E., RECORD E., FAULDS C.B., TORTAJADA M., WINCKELMANN I., RASMUSSEN J.-A., GELO-PUJIC M., GUTIÉRREZ A., DEL RÍO J.C., RENCORET J., ALCALDE M. (2017) Oxidoreductases on their way to industrial biotransformations. *Biotechnology. Advances*. 35, p815–831

MEYER V., ANDERSEN M.R., BRAKHAGE A.A., BRAUS G.H., CADDICK M.X., CAIRNS T.C., DE VRIES R.P., HAARMANN T., HANSEN K., HERTZ-FOWLER C., KRAPPMANN S., MORTENSEN U.H., PEÑALVA M.A., RAM A.F.J., HEAD R.M. (2016). Current challenges of research on filamentous fungi in relation to human welfare and a sustainable bio-economy: a white paper. *Fungal Biology and Biotechnology*, 3:6

MIYAUCHI S., NAVARRO D., GRISEL S., CHEVRET D., BERRIN J.-G., ROSSO M.-N. (2017). The integrative omics of white-rot fungus *Pycnoporus coccineus* reveals co-regulated CAZymes for orchestrated lignocellulose breakdown. *Plos One* 12, e0175528.

MIYAUCHI S., RANCON A., DRULA E., HAGE H., CHADULI D., FAVEL A., GRISEL S., HENRISSAT B., GIMBERT I., RUIZ-DUEÑAS F.J., CHEVRET D., HAINAUT M., LIN J., WANG M., PANGILINAN J., LIPZEN A., LESAGE-MEESSEN L., NAVARRO D., RILEY R., GRIGORIEV I.V., ZHOU S., RAOUCHE S., ROSSO M.-N. (2018). Integrative visual omics of the white-rot fungus *Polyporus brumalis* exposes the biotechnological potential of its oxidative enzymes for delignifying raw plant biomass. *Biotechnology for Biofuels* 11:201

MONTOYA J.M., DONOHUE I., PIMM S.L. (2018). Planetary Boundaries for Biodiversity: Implausible Science, Pernicious Policies. *Trends in Ecology and Evolution*, 33, p71–73.

ORGANIZATION FOR ECONOMIC CO-OPERATION AND DEVELOPMENT (2009). The bioeconomy to 2030: designing a policy agenda. Paris.

PEINTNER U., PÖDER R., PÜMPEL T. (1998). The iceman's fungi. Mycology Research, 102, p1153–1162

PEROTTO S., DAGHINO S., MARTINO E. (2018). Ericoid mycorrhizal fungi and their genomes: another side to the mycorrhizal symbiosis? *New Phytologist*,1

POIDEVIN L., FELIU J., DOAN A., BERRIN J.-G., BEY M., COUTINHO P.M., HENRISSAT B., RECORD E., HEISS-BLANQUET S. (2013) Insights into Exo- and Endoglucanase Activities of Family 6 Glycoside Hydrolases from *Podospora anserina*. *Applied and Environmental Microbiology*, 79,p4220–4229

REN21 (2015) Renewables 2015 Global Status Report. Available online at 944 http://www.ren21.net/status-of-renewables/global-status-report/ last accessed on September 2018

REN H., WANG B., ZHAO H. (2017). Breaking the silence: new strategies for discovering novel natural products. *Current. Opinion in Biotechnology*, 48, p21–27.

ROUCHES E., GIMBERT I., STEYER J.P, CARRERE H. (2016), Improvement of anaerobic degradation by white-rot fungi pretreatment of lignocellulosic biomass: A review, *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 59, p. 179–198.

SCHARF D.H., BRAKHAGE A.A. (2013). Engineering fungal secondary metabolism: A roadmap to novel compounds. *Journal of Biotechnology,* 163, p. 179–183

SCHUSTER A., SCHMOLL M. (2010) Biology and biotechnology of *Trichoderma*. *Applied Microbiology and Biotechnology,* 87, p787–799

STEFFEN W., RICHARDSON K., ROCKSTROM J., CORNELL S.E., FETZER I., BENNETT E.M., BIGGS R., CARPENTER S.R., DE VRIES W., DE WIT C.A., FOLKE C., GERTEN D., HEINKE J., MACE G.M., PERSSON L.M., RAMANATHAN V., REYERS B., SORLIN S. (2015). Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science* 347, 1259855–1259855.

VAN DEN BERG M.A., ALBANG R., ALBERMANN K., BADGER J.H., DARAN J.-M., M DRIESSEN A.J., GARCIA-ESTRADA C., FEDOROVA N.D., HARRIS D.M., HEIJNE W.H.M., JOARDAR V., W KIEL J.A.K., KOVALCHUK A., MARTÍN J.F., NIERMAN W.C., NIJLAND J.G., PRONK J.T., ROUBOS J.A., VAN DER KLEI I.J., VAN PEIJ N.N.M.E.,

VEENHUIS M., VON DÖHREN H., WAGNER C., WORTMAN J., BOVENBERG R.A.L. (2008). Genome sequencing and analysis of the filamentous fungus *Penicillium chrysogenum*. *Nature Biotechnology,* 26, p1161–1168

VARTOUKIAN S.R., PALMER R.M., WADE W.G. (2010). Strategies for culture of 'unculturable' bacteria: Culturing the unculturable. FEMS Microbiology Letter 309(1), p1-7

VITORINO L., BESSA L. (2018). Microbial Diversity: The Gap between the Estimated and the Known. *Diversity*, 10:46

WEI H., TUCKER M.P., BAKER J.O., HARRIS M., LUO Y., XU Q., HIMMEL M.E., DING S.-Y. (2012). Tracking dynamics of plant biomass composting by changes in substrate structure, microbial community, and enzyme activity. *Biotechnology for Biofuels* 5:20

ZHANG J., PRESLEY G.N., HAMMEL K.E., RYU J.-S., MENKE J.R., FIGUEROA M., HU D., ORR G., SCHILLING J.S. (2016). Localizing gene regulation reveals a staggered wood decay mechanism for the brown rot fungus *Postia placenta*. *Proceedings of the National Academy of Science*,113, p10968–10973.

ZHOU S., RAOUCHE S., GRIESEL S., NAVARRO D., SIGOILLOT J.C., GIMBERT I. (2015), Solid-State Fermentation in Multi-Well Plates to AssessPretreatment Efficiency of Rot Fungi on Lignocellulose Biomass, *Microbial Biotechnology* 8(6), p. 940–49

ZHOU S., GIMBERT I., GRISEL S., SIGOILLOT J.-C., SERGENT M., RAOUCHE S. (2018). Biological wheat straw valorization: Multicriteria optimization of *Polyporus brumalis* pretreatment in packed bed bioreactor. *Microbiology Open* 7, e00530.