

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou Faculté des Sciences
Biologiques et des Sciences Agronomiques Département de Biochimie-
Microbiologie



Mémoire de fin d'études

Présenté en vue de l'obtention du diplôme de Master

Filière : Sciences biologiques

Spécialité : Biochimie Appliquée

Thème

**Enzymes synthétisées par les champignons
endophytes : étude bibliographique**

Présenté par :

soutenu le : 20/09/2023

Chabane louiza

Hocine fatima

Lounes ziane

Devant le jury composé de :

Mme ZENNIA	Maître de conférence (A)	UMMTO	Présidente
Mme ISSELNANE	Maître assistant (A)	UMMTO	Examinatrice
Mme SALMI	Maître de conférence (B)	UMMTO	Promotrice

Année universitaire : 2022/2023

Remerciements

Nous tenons à remercier en premier DIEU le tout puissant de nous avoir accordé la force, le courage et la volonté afin de pouvoir accomplir ce modeste travail.

Nous tenons à exprimer nos vifs remerciements et notre profonde gratitude à notre promotrice Mme SALMI Djouza, Maître de conférence (B) à l'université Mouloud MAMMERI de Tizi-Ouzou (UMMTO), de nous avoir proposé le thème de ce mémoire et de n'avoir jamais lésiné à nous prodiguer conseils et assistance pour la bonne conception de celui-ci.

Nos remerciements vont à Mme ZENNIA , Maître de conférence (A) à l'UMMTO, pour avoir accepté de présider le jury , ainsi qu'envers Mme ISSELNANE , Maître assistant (A) à l'UMMTO, d'avoir accepté de siéger dans ce jury et d'avoir consacré une partie de son temps à examiner ce travail.

Un simple merci n'est pas suffisant pour nos très chers parents pour leurs contributions, leurs soutiens et leurs encouragements tout au long de nos études.

Enfin, nous remercions toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce travail

Dédicaces

Je dédie ce modeste travail :

✱ *À mes parents bien-aimés, qui m'ont constamment enveloppé d'affection et tendresse, qui ne cessent de me soutenir, de m'encourager, et de veiller à tous mes besoins, je souhaite exprimer mon amour immense ainsi que ma profonde gratitude pour leurs inlassables efforts et sacrifices en ma faveur.*

✱ *À Ma petite sœur Rima qui je souhaite tout le bonheur du monde et la réussite dans la vie ;*

✱ *À mes adorables oncles, tantes, cousins et cousines ainsi qu'à
Toute la famille ZIANE.*

✱ *À la mémoire de mes défunts grand-père et grand-mère, que DIEU les accueille dans son vaste paradis, qui resteront toujours présents dans mon esprit et que j'aime beaucoup.*

✱ *À mes très chers amis ;*

✱ *À toutes les personnes que j'aime et que je respecte.*

ZIANE LOUNES

Dédicaces

Je dédie ce modeste travail :

- * A mes très chers parents, qui ne cessent de me soutenir et de m'encourager tout au long mes années d'étude, que dieu les protège.*
- * A mes frères et à ma sœur.*
- * A mon cousin said chaouchi qui m'a tout le temps soutenu et encouragé.*
- * A tous ceux qui m'ont encouragé à poursuivre cette formation.*
- * A tous les enseignants que j'ai connus durant ce master.*

Chabane louiza

Dédicaces

Je dédie ce modeste travail :

✱ *À mes parents bien-aimés, qui m'ont constamment enveloppé d'affection et tendresse, qui ne cessent de me soutenir, de m'encourager, et de veiller à tous mes besoins, je souhaite exprimer mon amour immense ainsi que ma profonde gratitude pour leurs inlassables efforts et sacrifices en ma faveur.*

✱ *À tous les membres de ma famille.*

✱ *À tous mes amis.*

Hocine fatima

Résumé

Résumé

Les champignons endophytes représentent un modèle symbiotique très intéressant des plantes, ce sont des micro-organismes qui vivent à l'intérieur des tissus végétaux sans causer de symptômes visibles de maladie. Ils ont développé une relation symbiotique avec leurs plantes hôtes, ce qui les a conduits à développer des mécanismes biochimiques particuliers, notamment la synthèse enzymatique pour survivre et prospérer.

Ces dernières années, un intérêt croissant s'est porté sur l'utilisation des enzymes produites par les champignons endophytes. Parmi ces enzymes on cite les amylases, les protéases, les cellulases, les laccases et les chitinases. Elles peuvent catalyser des réactions chimiques complexes avec une grande efficacité et spécificité, leurs utilisations peut conduire à des processus plus efficaces et respectueux de l'environnement, ce qui est bénéfique pour de nombreuses applications industrielles telles que la production de biocarburants, l'industrie pharmaceutique, l'agroalimentaire et dans plusieurs autres domaines.

Dans ce contexte, le présent mémoire se propose d'explorer la synthèse enzymatique chez les champignons endophytes et de mettre en lumière leurs applications potentielles, ainsi qu'une meilleure compréhension des interactions entre les champignons endophytes et les plantes hôtes.

Mots clés : champignons endophytes, plante hôte, enzymes, applications industrielles.

Abstract

Abstract

Endophytic fungi represent a very interesting symbiotic model of plants; they are microorganisms that live inside plant tissues without causing visible symptoms of disease. They have developed a symbiotic relationship with their host plants, which has led them to develop particular biochemical mechanisms, including enzyme synthesis, to survive and thrive.

In recent years, there has been a growing interest in the use of enzymes produced by endophytic fungi. Among these enzymes, mention is made of amylases, proteases, cellulases, laccases and chitinases. They can catalyze complex chemical reactions with high efficiency and specificity; their uses can lead to more efficient and environmentally friendly processes, which is beneficial for many industrial applications such as biofuel production, pharmaceutical industry, agri-food and many other fields.

In this context, this thesis proposes to explore enzymatic synthesis in endophytic fungi and to highlight their potential applications, as well as a better understanding of the interactions between endophytic fungi and host plants.

Key words: endophytic fungi, host plant, enzymes, industrial applications.



SOMMAIRE

Sommaire

Résumé	
Abstract	
Liste des abréviations	
Liste des tableaux	
Liste des figures	
Introduction	1
1. Champignons endophytes	3
1.1. Définition des champignons endophytes	3
1.2. Historique sur les champignons endophytes	3
1.3. Diversité de champignons endophytes	4
1.3.1. Spécificité de l'hôte	5
1.3.2. Spécificité des tissus	6
1.4. Modes de transmission des champignons endophytes	7
1.5. Classification des champignons endophytes	9
1.5.1. Famille des <i>Clavicipitaceae</i>	9
1.5.2. Famille des Non <i>Clavicipitaceae</i>	9
1.6. Interaction plante hôte-champignons endophytes	11
1.7. Rôles des champignons endophytes	13
1.7.1. Rôles écologiques	13
1.7.1.1. Adaptation à l'habitat.....	13
1.7.1.2. Production de sidérophores	14
1.7.1.3. Production de phytohormones	14
1.7.1.4. Solubilisation du phosphore	15
1.7.2. Rôles biologiques.....	15
1.7.2.1. Activité anti bactérienne	16
1.7.2.2. Activité anti fongique	16
1.7.2.3. Activité insecticide	17
1.7.2.4. Activité anti virale	17
1.7.2.5. Activité anticancéreuse	17
1.7.2.6. Activité antioxydante.....	19
1.7.2.7. Production des enzymes	19

2. Synthèse des enzymes par les champignons endophytes.....	24
2.1. Définition des enzymes	24
2.2. Histoire des enzymes	24
2.3. Marché des enzymes.....	25
2.4. Structure des enzymes	27
2.1.4.1. Notion du site actif et le mécanisme d'action des enzymes.....	27
2.5. Classification des enzymes	28
2.6. Sources des enzymes industrielles.....	29
2.7. Synthèse des enzymes par les champignons endophytes.....	30
2.8. Facteurs influençant la production des enzymes par les champignons endophytes	31
2.8.1. Génétique du champignon.....	31
2.8.2. Interaction avec la plante hôte.....	31
2.8.3. Conditions environnementales	31
2.8.4. Interactions avec d'autres microorganismes	33
2.9. Enzymes synthétisées par les champignons endophytes.....	33
2.9.1. Protéases.....	34
2.9.2. Lipases.....	34
2.9.3. Amylases	35
2.9.4. Cellulase.....	36
2.9.5. Laccase	37
2.9.6. Chitinase.....	37
2.10. Caractéristiques des enzymes secrétées par les champignons endophytes	39
2.11.1. Stabilité thermique	39
2.11.2. Stabilité du pH.....	40
2.11. Mise en évidence de la production des enzymes chez les champignons endophytes	41
2.11.1. Echantillonnage	41
2.11.2. Isolement des champignons endophytes	41
2.11.3. Identification micro-macroscopiques des champignons endophytes	41
2.11.4. Révélation de l'activité enzymatique	42
2.12. Extraction et purification des enzymes produites par les champignons endophytes	46
2.12.1. Extraction	46

2.12.2. Purification	47
2.13. Applications des enzymes produites par les champignons endophytes	48
2.13.1. Industries alimentaires.....	48
2.13.2. Industrie pharmaceutique et médicale.....	50
2.13.3. Industrie des détergents	50
2.13.4. Industrie cosmétique et parfumerie	52
2.13.5. Industrie biotechnologique environnementale	52
2.13.6. Autres applications	54
2.14. Avantages d'utilisation des enzymes extraits des champignons endophytes	55
2.15. Inconvénients d'utilisation des enzymes extraits des champignons endophytes ...	56
Conclusion.....	62
Références bibliographiques	63

Liste des abréviations

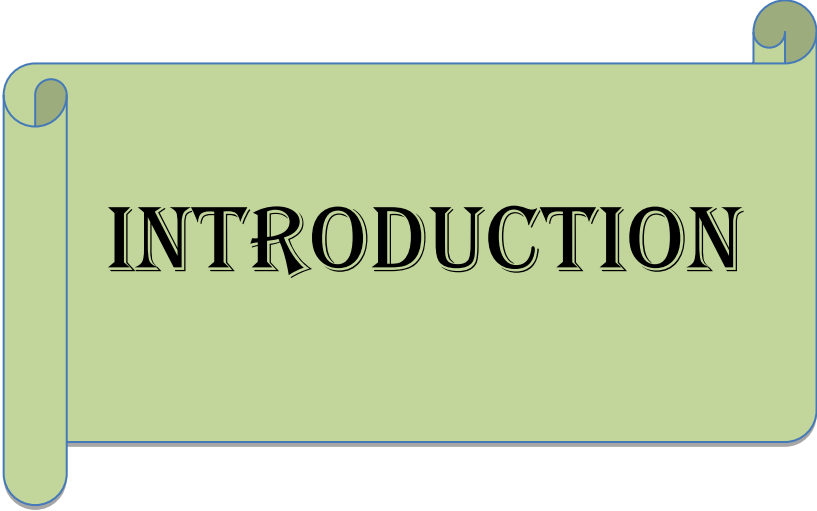
Abréviation	Désignation
NAH	Non adapté à l'habitat
AH	Adapté à l'habitat
IAA	Acide indole acétique
CMI	Concentration minimale inhibitrice
VIH	Virus de l'immunodéficience humaine
VMT	Virus de la mosaïque du tabac
DV3	virus de la dengue humaine de type 3
IUB	Union internationale de biochimie
EC	Commission des enzymes
GYP	Glucose Yeast Peptone agar
PAGE	Électrophorèse sur gel polyacrylamide
PFEG	Électrophorèse en champ pulsé
EMAG	Esters méthyliques d'acides gras
PDA	Gélose dextrosée à la pomme de terre

Liste des tableaux

Tableau I: Plantes hôtes et leurs champignons endophytes	7
Tableau II: Classification des endophytes fongiques	10
Tableau III: Composés bioactifs isolés à partir de certains champignons endophytes	20
Tableau IV: Classification des enzymes	29
Tableau V : Certains endophytes fongiques qui produisent diverses enzymes et leurs plantes hôtes.	38
Tableau VI: Certains endophytes fongiques qui ont été signalés pour produire diverses enzymes avec leurs applications thérapeutiques	51
Tableau VII: Quelques endophytes fongiques et leurs enzymes utilisées en agriculture.....	53

Liste des figures

Figure 1 : Modes de croissance des champignons endophytes dans les tissus des plantes hôtes -----	5
Figure 2 : Cycle de vie du champignon endophytes <i>Neotyphodium</i> transmis verticalement --	8
Figure 3 : Principaux modes de transmission chez les champignons endophytes -----	8
Figure 4 : Classes d'endophytes selon la localisation des tissus colonisées-----	11
Figure 5 : Développement symbiotique d'endophytes fongiques-----	12
Figure 6 : Structures de molécules bioactives produites par des champignons endophytes --	21
Figure 7 : Projection de la part du marché mondiale des enzymes industrielles en fonction de leurs applications pour la période de 2020 à 2024 . -----	26
Figure 8 : Augmentation prévu de la production de divers enzymes industrielles -----	27
Figure 9 : Mécanisme d'hydrolyse d'une liaison ester -----	35
Figure 10 : Révélation de l'activité protéolytique sur un milieu gélosé (gélose peptonée) ---	43
Figure 11 : Révélation de l'activité amylolytique sur un milieu gélosé -----	44
Figure 12 : Révélation de l'activité lipolytique sur un milieu gélosé peptoné -----	44
Figure 13 : Révélation de l'activité cellulytique sur un milieu gélosé -----	45
Figure 14 : Révélation de l'activité de la laccase sur un milieu gélosé -----	46



INTRODUCTION

Introduction

Il existe dans le monde vivant, diverses associations entre les micro-organismes et les macroorganismes (plantes et animaux), l'une d'elle impliquant les plantes et les microorganismes est appelée endophytisme. Des preuves de cette association ont été trouvées dans les tiges et les feuilles fossilisées qui datent de plus de 400 millions d'année (Toghueo et *al.*, 2020).

Les champignons endophytes représentent une trame fongique importante qui vient d'être étudiée comme modèle symbiotique. Ce sont des microorganismes microscopiques qui vivent à l'intérieur des tissus végétaux sans provoquer le moindre signe d'infection pendant tout ou partie du cycle de vie de la plante hôte (Schulz et *al.*, 2002). Ils sont présents dans toutes les espèces végétales étudiées et ils peuvent être trouvés dans les tissus internes des racines, tiges, feuilles, fleurs, fruits ou graines (Tanapichatsakul et *al.*, 2018). Ils reçoivent l'habitat et les nutriments de leurs hôtes et protègent chimiquement ces derniers contre les herbivores, les insectes et les microorganismes phytopathogènes (Ibrahim et *al.*, 2018).

Les champignons endophytes peuvent représenter un réservoir sous-exploré de nouvelles ressources biologiques destinées à être exploitées dans les secteurs pharmaceutique, industriel et agricole (Zheng et *al.*, 2016).

En association avec leurs plantes hôtes, les champignons endophytes sécrètent plusieurs enzymes telles que les pectinases, les cellulases, les amylases, les laccases, les protéases et les lipases etc., comme l'un des mécanismes de résistance contre les organismes pathogènes et également pour obtenir des nutriments de l'hôte (Vasundhara et *al.*, 2019). En raison de leur stabilité, leur facilité de production et leur optimisation ces enzymes ont un énorme potentiel dans divers secteurs industriels tels que la production pharmaceutique, la production alimentaire, l'industrie des détergents, le traitement du cuir et le papier (in Bhadra et *al.*, 2022).

À la lumière de ces connaissances, nous avons exprimé un vif intérêt à entreprendre une étude de recherche sur la synthèse des enzymes par les champignons endophytes qui est un domaine de recherche émergent et prometteur.

Introduction

L'objectif de ce travail est centré sur :

- ✓ Le premier chapitre sera consacré à la description :
 - Des caractéristiques générales des champignons endophytes en particulier leur diversité, classification, mode de transmission et interaction avec leur plante hôte.
 - L'importance et la capacité des champignons endophytes à produire des substances thérapeutiques (réservoir de métabolites secondaires biologiquement actifs) et plusieurs enzymes.
- ✓ Le deuxième chapitre sera consacré à la description :
 - Des généralités sur les enzymes.
 - Des enzymes sécrétés par les champignons endophytes, leur caractéristique, des espèces productrices de ces enzymes, leurs mise en évidence ainsi leurs méthodes d'extraction et de purification.
 - Des applications industrielles des enzymes produites par les endophytes fongiques ainsi leurs avantages par rapport aux enzymes d'autres sources.

Chapitre1.
Champignons endophytes

1. Champignons endophytes

1.1. Définition des champignons endophytes

Les endophytes sont des micro-organismes présents à l'intérieur de la plupart des végétaux supérieurs (Müller, 2004). Le terme endophytes dérive du grec « endo » ou « endon », qui signifie « intérieur », et « phyte » ou « phyton », qui signifie « plante ».

En 1866, De Bary a introduit le terme « endophytes » pour décrire tout microorganisme vivant à l'intérieur d'une plante. La définition la plus répandue est celle de Lu et *al.*, (2018) qui ont défini les endophytes comme des micro-organismes présents à l'intérieur des tissus des végétaux sans causer de dommages ou de symptômes évidents chez l'hôte qui les héberge. Cette association entre les plantes et les endophytes est bénéfique pour eux (Rodriguez et *al.*, 2009). Bien que les archées, les bactéries, les champignons puissent être des endophytes, cependant, les champignons sont les plus répandus (Patil et *al.*, 2016 ; Yan et *al.*, 2018).

De ce fait les champignons endophytes sont des champignons microscopiques qui vivent à l'intérieur des plantes de manière asymptomatique, c'est-à-dire sans causer de dommages à leur hôte (Petrini, 1991). Ils peuvent être présents dans tous les tissus des plantes tels que les feuilles, les branches, les troncs et les racines (Bérubé, 2007).

Le mode de vie de ces champignons est l'endophytisme qui est une interaction biologique mutuellement positive ou à défaut, au moins non délétère pour la plante hôte, auquel cas cette interaction pourrait être qualifiée de mutualisme. A la différence de la symbiose, l'endophytisme n'est pas une interaction systématiquement durable (Crozet et Canard, 2016).

1.2. Historique sur les champignons endophytes

L'ubiquité des champignons endophytes chez les plantes et au sein de leur tissu démontre que les champignons ont été associés avec les plantes depuis la première colonisation de la terre. Cela suggère également que les plantes et les champignons partagent une longue et intime histoire (Heckmen et *al.*, 2001).

Les preuves de cette association sont confirmées par la présence de champignons endophytes dans les tissus fossiles (feuille et tige) des plantes, ce qui suggère que cette relation mutualiste a évolué au fil du temps depuis l'apparition des plantes sur Terre (Strobel, 2003 ; Zhang et *al.*, 2006).

Au fil des années, on a longtemps cru que les champignons endophytes n'avaient aucune utilité ni intérêt pour les plantes hôtes. Cependant, des recherches plus récentes ont commencé à se concentrer sur ces microorganismes (Moricca et Ragazzi, 2008), qui sont maintenant considérés comme une source de nombreux composés utiles tels que des composés antimicrobiens, antioxydants, anticancéreux, insecticides... etc., aussi concourent à améliorer la croissance et la santé des plantes, et à augmenter leur biomasse, notamment en les rendant plus résistantes aux maladies (Maheshwari, 2006).

Beaucoup de champignons endophytes sont considérés comme des phytopathogènes opportunistes qui peuvent induire des symptômes infectieux sur la plante hôte, une fois que cette dernière soit fragilisée ou stressée dans son environnement par un ou plusieurs facteurs de nature abiotique ou biotique (Carroll, 1988).

1.3. Diversité de champignons endophytes

Les champignons endophytes représentent un groupe très diversifié, la majorité appartiennent à l'embranchement des Ascomycètes, mais certains appartiennent également à d'autres taxons tels que les Deutéromycètes, Basidiomycètes, Zygomycètes et les Oomycètes (Saar et *al.*, 2001). Selon les estimations, le nombre de champignons endophytes est environ un million sur la base du rapport espèces fongiques-plantes (Sun et Guo, 2012). Cependant, le chiffre réel peut être beaucoup plus élevé que cela, étant donné que seule une petite fraction des quelque 5 % d'espèces fongiques ont été décrites à ce jour (Chávez et *al.*, 2015).

Les champignons endophytes ne sont pas limités à un type de plante ou à un type d'environnement spécifique, ils ont été trouvés dans toutes les espèces végétales étudiées, y compris les algues marines, les fougères, les lichens, les mousses et les plantes vasculaires (Arnold et *al.*, 2001; Tan et Zou, 2001; Li et *al.*, 2007). Ils ont également été détectés dans des plantes des régions tropicales, subtropicales, tempérées et les forêts boréales (Zhang et *al.*, 2006).

Les variations géographiques sont les facteurs qui contribuent le plus souvent à la diversité des champignons endophytes. Ces derniers s'ils sont isolés d'un même hôte, tendent à changer d'une zone géographique à une autre (Collado et *al.*, 1999). Dans un contexte géographique, les champignons endophytes semblent être plus divers dans les zones tropicales que dans les zones tempérées ou froides du monde (Fisher et *al.*, 1995 ; Arnold et Lutzoni, 2007).

L'âge de la plante hôte influe aussi sur la diversité des champignons endophytes ; il apparaît que les plantes âgées hébergent plus d'endophytes dans leurs tissus que les plantes jeunes (Arnold et *al.*, 2003).

La colonisation des tissus internes des plantes-hôtes par les endophytes, peut se faire de trois manières (voir figure 01) (Stone et *al.*, 2004):

- intracellulaire et limitée à quelques cellules individualisées ;
- intercellulaire localisée ou systémique ;
- à la fois intra- et intercellulaire.

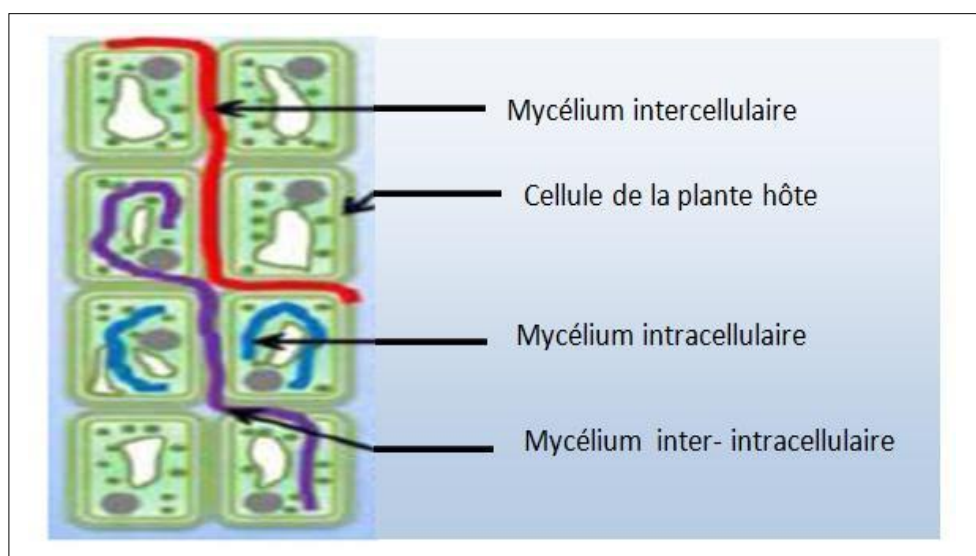


Figure 1 : Modes de croissance des champignons endophytes dans les tissus des plantes hôtes
(Kusari et Spiteller, 2012).

1.3.1. Spécificité de l'hôte

Des études récentes ont suggéré que les champignons endophytes ne seraient pas spécifiques à l'hôte (Cohen, 2006). En général, les communautés endophytes diffèrent significativement entre les espèces d'hôtes, même les hôtes qui sont étroitement liés (Arnold, 2007 ; Hoffman et Arnold, 2008).

Les relations des champignons endophytes avec une ou plusieurs plantes peuvent être décrites en termes de spécificité de l'hôte, récurrence de l'hôte, sélectivité de l'hôte et préférence d'hôte (Zhou et Hyde, 2001 ; Cohen, 2006).

Spécificité de l'hôte : est la relation qui lie le champignon avec un seul hôte ou un groupe mais d'espèce apparentées, et pas avec d'autres plantes indépendantes dans le même habitat (Huang et *al.*, 2008).

La récurrence de l'hôte : est la fréquence ou la prédominance d'un champignon sur une plante ou une gamme de plantes mais peut également se produire, mais rarement sur d'autres plantes dans le même habitat (Zhou et Hyde, 2001).

Quand un champignon endophytes peut se lier avec deux espèces de plantes apparentées, mais avec une préférence pour l'une d'elle, la relation est appelé sélectivité de l'hôte.

La préférence de l'hôte, quant à elle, est souvent utilisée pour indiquer la dominance ou la survenance unique d'un champignon sur un hôte particulier, elle est aussi utilisée pour indiquer les différences dans les compositions des communautés fongiques et les fréquences d'isolement des différentes plantes hôtes (Suryanarayanan et Kumaresan, 2000 ; Bettucci et *al.*, 2004).

1.3.2. Spécificité des tissus

Certains champignons endophytes peuvent être trouvés dans des parties spécifiques tels que les racines, feuilles ou brindilles, tandis que d'autres peuvent infecter plusieurs de ces pièces, comme les espèces systémiques *Neotyphodium* et *Epichloë* infectant les espaces intercellulaires des feuilles, les tiges reproductives et les graines de leurs hôte, ils peuvent être isolés à partir de différentes partie de la même plante (Zabalgogazcoa, 2008).

De nombreux champignons endophytes infectent localement des parties de la plante, se limitant à une petite zone du tissu (Zabalgogazcoa, 2008). Des différences d'assemblage des champignons endophytes ont été trouvés dans les différents tissus de la même espèce végétale, ou même dans les différents tissus d'une plante unique, ceci révèle une spécificité des tissus de certains champignons endophytes (Ganley et Newcombe, 2006 ; Collado et *al.*, 2011).

Parfois, la chimie de certains tissus peut altérer la colonisation de différents champignons endophytes, cependant certains de ces endophytes peuvent tolérer certaines toxines produites pas l'hôte, ce qui influe sur l'abondance, la diversité et la composition en

espèces des communautés fongiques (Hammerschmidt, 1999 ; Osbourn, 1999 ; VanEtten et *al.*, 2001 ; Osbourn et *al.*, 2003).

Tableau I : Plantes hôtes et leurs champignons endophytes

(Premjanu et Jayanthi, 2012)

Plante Hôte	Champignons endophytes
<i>Taxus brevifolia.</i>	<i>Taxomyces andreanae</i>
<i>Torreya taxifolia</i>	<i>Pestalotiopsis microspore</i>
<i>Tripterygium wilfordii</i>	<i>Rhinochrysiella sp.</i>
<i>Aphelandra tetragona</i>	<i>Fusarium sambucinum</i> <i>Plectosporium tabacinum</i> , <i>Gliocladium cibotii</i> , <i>Chaetosphaeria sp.</i>
<i>Paullinia paullinioides</i>	<i>Muscodora vitigena</i>
<i>Calotropis gigantea</i>	<i>Marssonina sp.</i>
<i>Guazuma ulmifolia</i>	<i>Muscodora alba</i> E-6
<i>Coffea arabica</i> L.	<i>Alternaria alternata</i>

1.4. Modes de transmission des champignons endophytes

Il existe deux principaux modes de transmission chez les champignons endophytes (voir figure 03) :

Le premier mode de transmission est la transmission verticale (figure 02) qui se fait via la croissance végétative des hyphes, la croissance se fait complètement à l'intérieur des tissus de la plante hôte (Selosse et Schardl, 2007), les hyphes du champignon sont transmis de la plante infectée vers la descendance via les biais des graines (Saikkonen et *al.*, 2004).

C'est le principal mode de transmission des champignons endophytes (Saikkonen et *al.*, 2010).

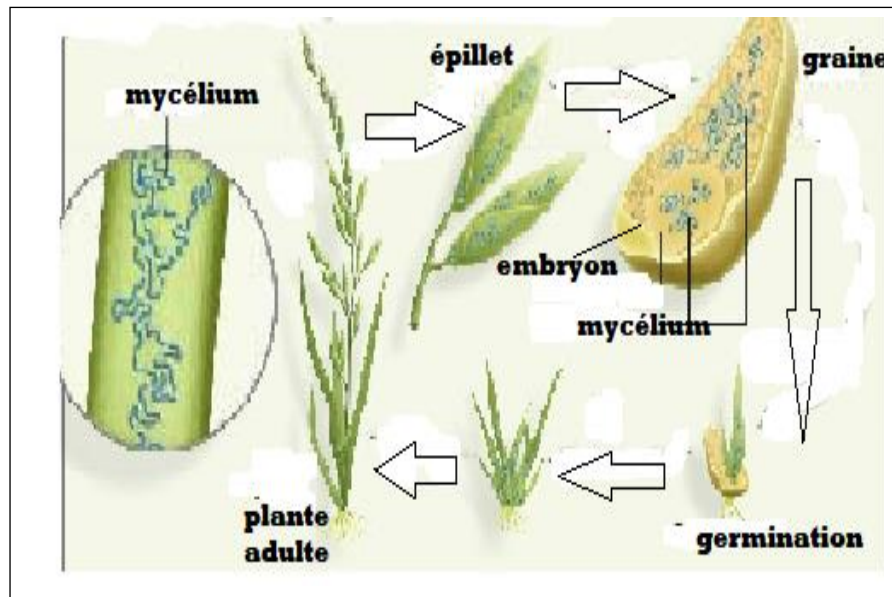


Figure 2 : Cycle de vie du champignon endophytes *Neotyphodium* transmis verticalement
(Selosse et Gibert, 2012).

Le second mode est la transmission horizontale qui se fait via les spores : c'est-à-dire le champignon peut être transmis soit par spores sexuées ou asexuées pour infecter d'autres plantes (Arnold et *al.*, 2003 ; Gallery et *al.*, 2007).

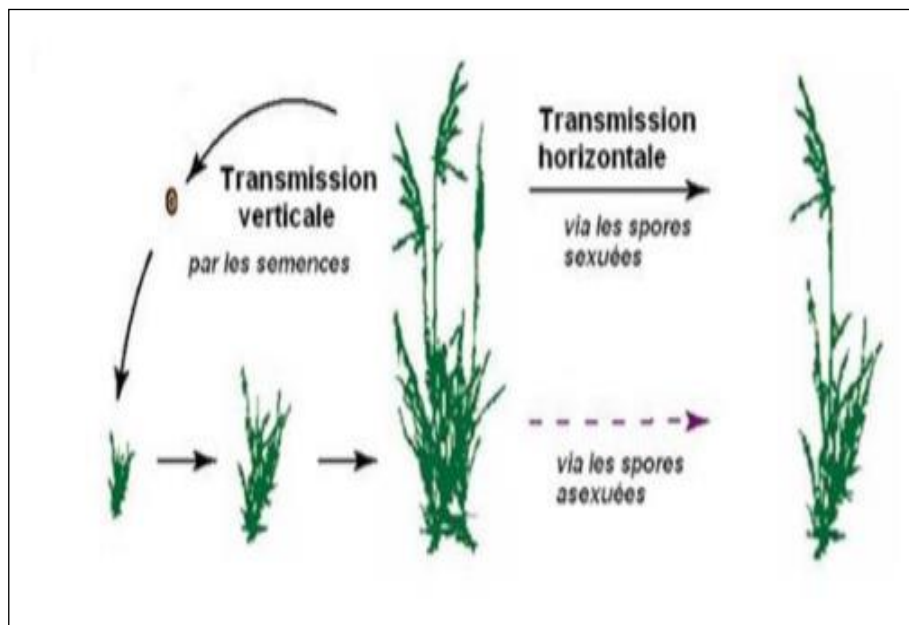


Figure 3 : Principaux modes de transmission chez les champignons endophytes
(Saikkonen et *al.*, 2004).

1.5. Classification des champignons endophytes

Les champignons endophytes peuvent être classés en deux groupes (voir tableau II) : les *Clavicipitaceae* et les Non *Clavicipitaceae* selon la colonisation des tissus, leur diversité in planta, les bénéfices pour les plantes hôtes et le mode de transmission du champignon (Rodriguez et al., 2009).

1.5.1. Famille des *Clavicipitaceae*

Cette famille comprend les Ascomycètes colonisateurs de bourgeons et des rhizomes. Ce sont des champignons essentiellement parasites des plantes et des insectes. Les champignons endophytes appartenant à ce groupe sont décrits en une seule classe qui inclut 22 genres tels qu'*Atkinsonella*, *Balansia* et *Epichloë* (Bischoff et White, 2005). Ils sont souvent transmis verticalement d'une génération à une autre et peuvent augmenter la survie de leurs plantes hôtes par de nombreux mécanismes, incluant la production de métabolites secondaires (Bacon et White, 2000 ; Rodriguez et al., 2009).

1.5.2. Famille des Non *Clavicipitaceae*

Les champignons appartenant à cette famille, ont été isolés à partir de bourgeons et/ou de racines de presque toutes les plantes étudiées (Rodriguez et al., 2009). Les champignons endophytes de ce groupe sont majoritairement des Ascomycètes et des Basidiomycètes (Saikkonen et al., 2010). Leurs effets bénéfiques potentiels incluent la protection des plantes hôtes contre les maladies, les herbivores, la tolérance au stress abiotiques. Ils sont répartis en trois classes : classe 2, 3 et 4 :

➤ Classe 2

Comprenant des champignons appartenant plus généralement aux *Ascomycota* et certains aux *Basidiomycota*, colonisant aussi bien les parties aériennes que souterraines de leurs hôtes, se transmettent aussi bien verticalement qu'horizontalement et se croissent de manière extensive principalement dans le milieu intercellulaire (Bao et Roossinck 2013 ; Mishra et al., 2015).

➤ Classe 3

Contenant principalement des membres appartenant aux *Ascomycota* ou *Basidiomycota*, se transmettent uniquement de façon horizontale et ne colonisent que les parties aériennes de leurs hôtes (Terhonen et al., 2019). Cette classe regroupe toutes les espèces fongiques colonisatrices des feuilles des arbres dont les plus fréquents sont *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Penicillium*, *Phoma*, *Cladosporium*, *Glomerella*, *Aureobasidium*, *Epicoccum*, *Fusarium*,

Acremonium, *Chaetomium*, *Acromoniella*, *Verticillium*, *Alternaria*, *Bipolaris*, *Cordyceps*, *Curvularia*, *Geotrichum*, *Monilia* et *Mucor* (BenfoddiL, 2015).

➤ Classe 4

Les individus de cette classe présentent un large spectre d'hôte. Ils colonisent uniquement les racines (principalement le cortex) de manière extensive. Ils sont caractérisés par la nature de leurs hyphes qui sont septés et sombres due à la présence de la mélanine. Ils colonisent symptomatiquement les milieux intra et extracellulaires de l'hôte. Ils se reproduisent de façon asexuée avec un mode de transmission strictement horizontal (Rodriguez et *al.*, 2009).

Tableau II : Classification des endophytes fongiques

(Rodriguez et *al.*, 2009)

	<i>Clavicipitaceae</i>	<i>Non Clavicipitaceae</i>		
Critères	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
Gamme de plante hôte	Large	étroite	Etroite	Etroite
Tissus colonisés	Tige et rhizome	Tige, racines et rhizomes	Tige	Racines
Colonisation in <i>planta</i>	Etendu	étendu	Limité	Etendu
Biodiversité in <i>planta</i>	Basse	Basse	Elevé	Inconnu
Mode de transmission	V/H	V/H	H	H
Bénéfiques pour la plante hôte	NAH	NAH/AH	NAH	NAH

*Non adapté à l'habitat (NAH) : des avantages tels que la tolérance à la sécheresse et l'accélération de la croissance sont courants chez les champignons endophytes, quel que soit leur habitat d'origine.

* Adapté à l'habitat (AH) : les avantages résultent de pressions de sélection spécifiques à l'habitat telles que le pH, la température et la salinité. *(V) : verticale. *(H) : horizontale.

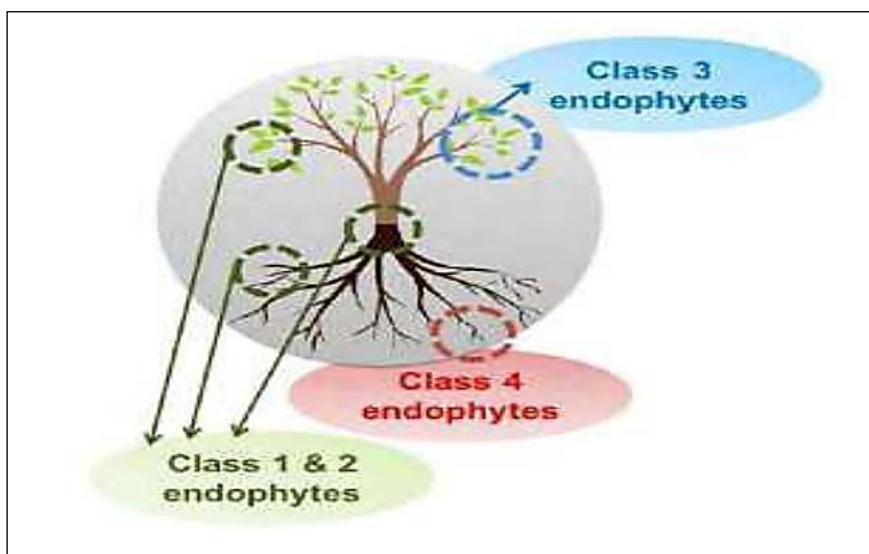


Figure 4 : Classes d'endophytes selon la localisation des tissus colonisées

(Kusari et Spiteller, 2012).

1.6. Interaction plante hôte-champignons endophytes

Les champignons endophytes établissent plusieurs types de relation avec leurs hôtes, allant du mutualisme, à l'antagonisme en passant par le commensalisme (Schulz et Boyle, 2005). La relation asymptomatique entre le champignon et son hôte est alors expliquée par une relation d'antagonisme équilibré, où le système immunitaire de l'hôte s'active dès l'entrée du champignon endophyte pour le contrer et limiter son développement ; en réponse à cela, l'endophyte synthétise des métabolites secondaires, le protégeant contre les défenses de l'hôte (Yan et *al.*, 2018).

Dans cet équilibre entre la virulence fongique et la défense de la plante, les deux partenaires tirent profit l'un de l'autre, le champignon tire ses nutriments de son hôte, et il lui procure à son tour une protection contre divers stress aussi bien biotiques qu'abiotiques (Patilet *al.*, 2016). Dans le cas où un déséquilibre se produit, dû à différents facteurs tels que les facteurs environnementaux, l'état nutritionnel des deux partenaires, l'hôte peut alors entraîner la mortalité de l'endophyte ou au contraire des symptômes de maladie apparaissent sur l'hôte à cause de l'endophyte (Sarasan et *al.*, 2017).

Toute interaction plante-champignon endophyte est précédée par un contact physique entre la plante et le champignon, suivie par plusieurs barrières physiques et chimiques qui doivent être surmontées pour établir une association réussie (Kusari et Spiteller, 2012).

L'établissement d'une relation symbiotique entre la plante et ces champignons endophytes s'effectue en plusieurs étapes (voir figure 05) :

- Une fois que les spores germent et approchent un appareil végétatif de l'hôte, la dominance apicale est abandonnée et le branchement d'hyphes est déclenché par le 5-désoxy-strigol ;
- Dès le premier contact physique, le champignon forme un appressorium qui paraît induire le mouvement du noyau de la plante vers le site du contact ;
- Les éléments cyto-squelettiques et le réticulum endoplasmique forment l'appareillage de la pré-pénétration le long de l'axe du mouvement nucléaire ;
- Quand le champignon atteint finalement le cortex intérieur, il pénètre la paroi cellulaire et forme une structure hyphale (comme un réseau filamenteux) ;
- La colonisation des tissus commence. L'infection initiale est accompagnée par une induction équilibrée de gènes de la défense de la plante (Akiyama et *al.*, 2005 ; Selim et *al.*, 2012).

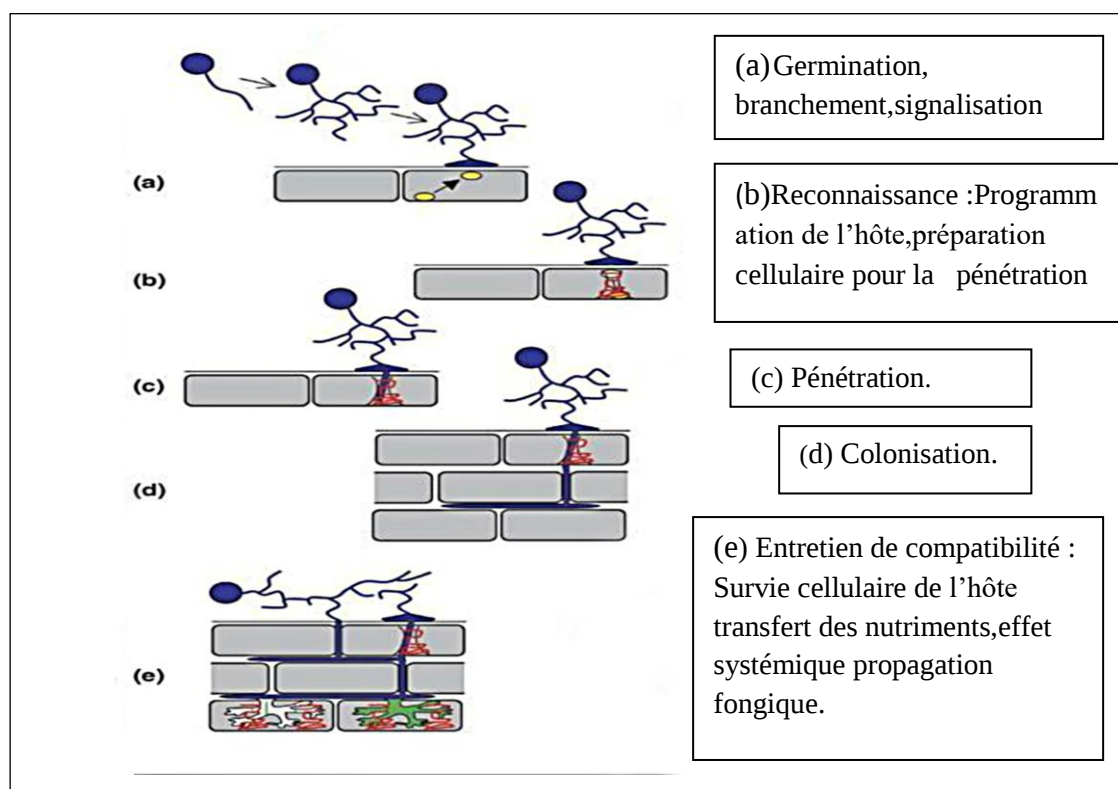


Figure 5 : Développement symbiotique d'endophytes fongiques

(Selim et *al.*, 2012).

1.7. Rôles des champignons endophytes

Les champignons endophytes jouent des rôles vitaux dans divers aspects de vie qui varient de ses effets sur les plantes-hôtes à ses effets sur l'environnement et sur la vie humaine (Selim et *al.*, 2012).

1.7.1. Rôles écologiques

Les champignons endophytes jouent des rôles importants dans les systèmes écologiques en façonnant les communautés végétales et en médiatisant les interactions écologiques (Zhang et *al.*, 2006).

La présence des champignons endophytes dans les plantes-hôtes est bénéfiques à ces dernières, ils augmentent la résistance des plantes hôtes aux stress biotiques et abiotiques, et favorisent la croissance des plantes. Beaucoup des endophytes seraient capables de fixation de l'azote (N), solubilisation de phosphate, améliore l'absorption du phosphore (P), production de sidérophores et de hormones végétales (Selim et *al.*, 2012).

1.7.1.1. Adaptation à l'habitat

Il est intéressant de noter que la tolérance au stress conférée par certains champignons endophytes, implique des adaptations fongiques spécifiques à l'habitat. Les champignons endophytes s'adaptent de ce fait au stress propre à l'habitat et procurent ainsi une tolérance à la plante qui les héberge (Rodriguez et Redman, 2008). Cette adaptation spécifique à l'habitat est définie à travers le concept de symbiose HA (Habitat-Adapted), qui soutient l'hypothèse que la plante et le champignon endophyte établissent une interaction de symbiose permettant à la plante hôte de survivre dans des habitats aux conditions extrêmes (Singh et *al.*, 2011).

Dans les sols géothermiques du parc national de Yellowstone aux Etats Unis, une espèce végétale (*Dichanthelium lanuginosum*) est colonisée naturellement par un endophyte dominant *Curvularia protuberata*, Ce champignon confère une tolérance à la chaleur à la plante hôte, ni le champignon ni la plante ne peuvent survivre séparément lorsqu'ils sont exposés à un stress thermique ou une température supérieure à 38 °C (Redman et *al.*, 2002).

Une étude comparative des isolats de *C. protuberata* provenant de plantes géothermiques et non géothermiques a révélé que sa capacité à conférer la tolérance à la chaleur était spécifique aux isolats provenant des plantes vivant dans les conditions géothermiques. Il en ressort que l'aptitude à conférer la tolérance à la chaleur est un phénomène adapté à l'habitat (Rodriguez et *al.*, 2008).

Un autre exemple d'adaptation fongique propre à l'habitat concerne une graminée des dunes (*Leymus mollis*) abondante sur les plages côtières de Puget Sound, Seattle, Etats Unis, colonisée naturellement par un endophyte fongique dominant, *Fusarium culmorum*, cet endophyte confère une tolérance au sel à la plante hôte qui ne peut survivre dans les habitats côtiers sans l'endophyte adapté à l'habitat. Une évaluation comparative des isolats de *F. culmorum* de *L. mollis* et d'une plante non côtière a révélé que la capacité de conférer une tolérance au sel était spécifique aux isolats des plantes côtières, ce qui indique que la tolérance au sel est un phénomène adapté à l'habitat (Rodriguez et al., 2008).

1.7.1.2. Production de sidérophores

Les champignons endophytes produisent des sidérophores qui sont des molécules ayant des capacités de fixation du fer. Ces molécules peuvent stimuler d'une façon directe la croissance des plantes, par l'augmentation de la disponibilité du fer soluble autour des racines ou indirectement par l'inhibition de la croissance des pathogènes. La plupart des espèces de champignons endophytes du genre *Aspergillus* sont connues pour leur production de plusieurs types de sidérophores (Marek-Kozaczuk et al., 1996). De nombreuses études ont permis de caractériser les sidérophores et d'élucider leur implication dans les interactions plantes endophytes (Dube et al., 2000 ; Machuca et Milagres, 2003).

1.7.1.3. Production de phytohormones

Les champignons endophytes sont capables de produire des phytohormones telles que les abscisines, l'éthylène, les gibbérellines et l'acide indole acétique (IAA), qui sont importants pour la croissance des plantes et la régulation du développement (Selim et al., 2012).

Les gibbérellines sont importantes pour la production végétale, la reproduction, le métabolisme et la réponse aux conditions de stress environnemental (Rodriguez et al., 2012 ; Khan et al., 2013). La sécrétion de gibbérellines par les champignons endophytes a été mise en évidence par de nombreuses recherches qui montrent l'importance de ces métabolites produits par les champignons endophytes dans la promotion et le développement des plantes et spécialement lors des conditions de stress nutritionnels (Waqas et al., 2014).

Les auxines, quant à elles, sont impliquées dans des processus physiologiques tels que l'élongation, la division cellulaire et la différenciation des tissus (Davies, 2004). La concentration de l'acide indole acétique (AIA), la principale auxine produite au niveau des

apex, est la clé de la régulation de la croissance et du développement de la plante (Müller, 2003).

La production d'AIA et de ces dérivés a été rapportée chez plusieurs champignons endophytes (Costacurta et Vanderleyden, 1995 ; Khan et *al.*, 2016) tels que des espèces appartenant aux genres *Colletotrichum* et *Penicillium* qui sont réputées pour la production d'AIA (Chague et *al.*, 2009).

1.7.1.4. Solubilisation du phosphore

Le phosphore est un élément indispensable et irremplaçable pour les besoins vitaux des plantes. La concentration du phosphore dans le sol, varie de 0,02 à 0,5% (Lindsay, 1979). Cependant, une grande partie du phosphate inorganique soluble appliqué au sol comme engrais chimique, est immobilisée rapidement et devient non disponible pour les plantes.

L'enrichissement du sol en phosphore suite à des applications de fertilisants, dépend des caractéristiques physico-chimiques de chaque sol. Dans les sols acides, les oxydes libres et les hydroxydes d'aluminium et de fer fixent le phosphore, tandis que dans les sols alcalins, il est fixé par le calcium, ce qui rend le fertilisant peu efficace. Dans les sols agricoles, la solubilisation des phosphates inorganiques est étroitement liée à l'activité des micro-organismes du sol (Stein, 1986).

Les champignons solubilisent plus efficacement les phosphates que les bactéries, de plus, une grande partie de champignons conservent cette propriété tandis que la majorité des bactéries la perdent après plusieurs repiquages successifs (Kucey et *al.*, 1989).

Plusieurs champignons endophytes promoteurs de la croissance tels que *Aspergillus* et *Penicillium* ont été décrits comme solubilisateurs du phosphore naturel (Reddy et *al.*, 2002). Les champignons endophytes ont la capacité de rendre le phosphore insoluble, disponible, par les processus de solubilisation et de minéralisation. Ce processus aboutit à une baisse du pH du milieu et la production d'acides organiques qui dissolvent directement les phosphates minéraux ou par la chélation des cations du sol libérant ainsi les phosphates naturels (Coutinho et *al.*, 2011).

1.7.2. Rôles biologiques

Les métabolites secondaires des champignons endophytes sont très variés et peuvent être regroupés en plusieurs catégories : alcaloïdes, stéroïdes, terpénoïdes, isocoumarines, quinones, phénylpropanoïdes et lignanes, phénols et acides phénoliques, métabolites

aliphatiques et lactones (Zhang et *al.*, 2006 ; Elfita et *al.*, 2012 ; Lee et *al.*, 2014 ; Shukla et *al.*, 2014), qui ont un large spectre d'activité biologique (voir tableau III et figure 06).

On cite ci-dessous quelques activités biologiques des molécules produites par les champignons endophytes :

1.7.2.1. Activité anti bactérienne

Plusieurs études ont été faites sur les champignons endophytes révèlent une grande capacité à produire de nombreuses molécules antibactériennes efficaces (figure 06).

Teponno et *al.*, (2017) ont permis l'isolement d'un analogue connu, et d'un nouveau dérivé de l'acide nitrilique à partir de *Dendrothyrium variisporum*, un champignon endophyte des racines de *Globularia alypum*. Le test de l'activité antibactérienne a révélé que la première molécule inhibait *Bacillus subtilis* et *Staphylococcus aureus* avec une concentration minimale inhibitrice (CMI) de 66.67 µg/mL alors que la deuxième inhibait *Bacillus subtilis* et *Micrococcus luteus* avec des valeurs de CMI de 8,33 et 16,66 µg/mL respectivement.

1.7.2.2. Activité anti fongique

En raison de l'augmentation du nombre de patients atteints du virus du sida et le nombre accru de greffés, dont le système immunitaire est affaibli, les infections fongiques sont devenues un problème de plus en plus difficile, il est donc nécessaire de trouver de nouvelles substances antifongiques pour lutter contre ces problèmes (Strobel, 2004).

Les chercheurs ont révélé que les champignons endophytes sont de bons producteurs de molécules antifongiques (figure 06), permettant de faire face aux différentes maladies humaines et végétales.

Un nouveau dérivé du benzamide, le fusarithioamide A a été isolé à partir de la culture de *Fusarium chlamydosporium*, un endophyte des feuilles de *Anvillea garcinii*, cette molécule a montré une puissante activité antifongique contre *Candida albicans* (Ibrahim et *al.*, 2016).

Un autre isolat du genre *Fusarium* a été isolé à partir des racines de *Mentha longifolia* L. a permis l'identification d'un nouveau cyclodepsipeptide, à savoir le fusaripeptide A, ce dernier a montré une activité anti fongique vis-à-vis de plusieurs espèces du genre *Candida*, *C. albicans*, *C. glabrata*, *C. krusei* ainsi que contre *Aspergillus fumigates* (Ibrahim et *al.*, 2018).

1.7.2.3. Activité insecticide

Plusieurs endophytes ont des propriétés insecticides (Kaul, 2012). Des études ont mentionné que les métabolites secondaires des champignons endophytes tels que les alcaloïdes contribuent à la toxicité des insectes, en particulier la péramine (Rowan et *al.*, 1986 ; Ball et *al.*, 1995), l'ergovaline (Siegel et *al.*, 1990 ; Riedell et *al.*, 1991 ; Wilkinson et *al.*, 2000), et les janthitremes (Tapper et Lane, 2004) (voir tableau III).

Les espèces du genre *Neotyphodium* qui se développent en symbiose avec de nombreuses graminées, produisent des mycotoxines de type alcaloïdes présentant des propriétés insecticides et nématocides (Repussard et *al.*, 2013).

1.7.2.4. Activité anti virale

Les champignons endophytes pourraient être une des sources les plus prometteuses de molécules antivirales (voir figure 06 et tableau III) (Fadiji et Babalola 2020).

Pang et *al.*, (2017) ont permis l'identification de 2 nouvelles molécules, les aperphenalenones A et D ainsi que deux autres connues, la cytochalasine Z8 et l'epicocconigrone A produites par le champignon endophyte *Aspergillus sp.* CPCC 400735, ces molécules ont montré une forte activité contre le virus de l'immunodéficience humaine (VIH).

Cytosporone U, une molécule produite par le champignon endophyte *Phomopsis sp.* FJBR-11 a été testé pour son pouvoir inhibiteur du virus de la mosaïque du tabac (VMT) (Tan et *al.*, 2017).

Peng et *al.*, (2020) ont permis l'isolement et l'identification à partir de la culture du champignon endophyte *Phoma multirostrata* XJ2-1 de l'ergocytochalasine A, qui présentait une activité contre le virus de la dengue humaine de type 3 (DV3) et le virus de la grippe A (H1N1).

1.7.2.5. Activité anticancéreuse

L'émergence des cancers de tout genre prenant quotidiennement d'innombrables vies dans le monde entier, a poussé les industries pharmaceutiques à la recherche de molécules anticancéreuses. Dans le cadre de cette recherche, plusieurs études sont portées sur des champignons endophytes, étant donné qu'ils présentent un réservoir de substances à effets thérapeutiques (voir figure 06 et tableau III).

Il s'est avéré que de nombreux mycoendophytes notamment ceux appartenant aux genres : *Taxomyces*, *Pestalotiopsis*, *Fusarium*, *Aspergillus* et *Alternaria*, colonisant principalement les plantes du genre *Taxus*, produisent le paclitaxel, communément appelé taxol, molécule anticancéreuse très utilisée en cancérologie depuis les années 90 (Canard et Crozet, 2016).

Les alcaloïdes sont des agents anticancéreux, habituellement trouvés dans les champignons endophytes. Trois cytochalasines sont identifiées comme des molécules d'activité anti tumorale, d'un endophyte du genre *Rhinoctadiella* (Rodriguez et al., 2008).

Le 4,5-Dihydroxy-3-(1-propenyl)-2-cyclopenten-1-one (terrein) produit par le champignon endophyte *Aspergillus terreus* (JAS-2) isolé à partir de *Achyranthus aspera* possède une activité antiproliférative contre la lignée cellulaire du cancer du poumon humain (A-549) (Goutam et al., 2017).

Un autre champignon endophyte, *Pestalotiopsis palmarum* producteur de quatre nouveaux dérivés du diphényléther, les sinopestalotiollides A-D, ainsi qu'un nouveau α -pyrone a été isolé à partir de *Sinomenium acutum*, ces molécules avaient démontré une activité cytotoxique contre les trois lignées cellulaires testées, Hela, HCT116 et A549 (Xiao et al., 2018).

Sharma et al., (2018) ont isolé et identifié une nouvelle cytochalasine nommée Jammosporine A et quatre analogues connus à partir de la culture du champignon endophyte *Rosellinia sanctae-cruciana*, le test de l'activité cytotoxique contre la lignée MOLT-4 a révélé que ces cinq molécules présentaient une activité cytotoxiques considérable.

Un nouveau polycétide contenant la fraction benzoisoquinoléine-9-one, le peyronétide A, un autre nouveau dérivé, le peyronétide B ainsi que le O-dihydroquinone ont été isolés et identifiés à partir du bouillon de fermentation du champignon endophyte *Peyronella sp.* FT431, ils présentaient une activité cytotoxique contre les lignées TK-10, A2780S et A2780 CisR (Li et al., 2019).

1.7.2.6. Activité antioxydante

Les radicaux libres dérivés de l'oxygène sont à l'origine de plusieurs maladies telles que diabète, le cancer, l'hypertension, la maladie d'Alzheimer, la maladie de Parkinson ; afin de prévenir et de traiter ces maladies, les antioxydants sont considérés comme une alternative prometteuse (Fadiji et Babalola, 2020).

Différentes études ont démontré la capacité des champignons endophytes à produire des molécules antioxydantes importantes (voir figure 06), on citera à titre d'exemple, une nouvelle dépsidone, la mollicellin O produite par *Chaetomium sp.* Eef-10, champignon endophyte isolé à partir de *Eucalyptus exserta* a été isolé et identifié et a montré une activité de piégeage des radicaux libres 1,1-diphenyl-2-picryl-hydrazyl (DPPH) (Ouyang et al., 2018).

Récemment, Guo et al., (2020) ont testé le pouvoir antioxydant des 9 molécules produites par le champignon endophyte *Pestalotiopsis theae* (N635), parmi ces dernières, seuls les deux nouveaux dérivés du xanthone, les pestalotiones A et B ont montré une activité anti oxydante.

1.7.2.7. Production des enzymes

Bien que la capacité des champignons endophytes à produire des métabolites bioactifs et de nouveaux médicaments qui ont été explorée de manière plus approfondie, plusieurs études ont été portée à leur utilisation comme sources d'enzymes industrielles (Jagannath et al., 2021).

Les champignons endophytes produisent des enzymes telles que les pectinase, les cellulases, les amylases, les laccases, les protéases et les lipases comme l'un des mécanismes de résistance contre les organismes pathogènes et également pour obtenir des nutriments de l'hôte (Vasundhara et al., 2019).

Différentes conditions environnementales telles qu'un pH faible à élevé, une température extrême, une pression élevée et un stress oxydatif aideront les champignons endophytes à produire des enzymes pour une meilleure performance industrielle (Alkalde et al., 2006).

Différentes enzymes extracellulaires sécrétées par les champignons endophytes se caractérisent d'un pH stable et d'une thermostabilité (in Bhadra et al., 2022), ont des

applications dans l'alimentation, le textile, le cuir, la confiserie, l'agriculture, les boissons et la santé humaine (Mishra et *al.*, 2017).

Tableau III : Composés bioactifs isolés à partir de certains champignons endophytes et leurs activités biologiques (Premjanu et Jayanthi, 2012).

Plante hôte	<i>Tripterygium wilfordii</i>	<i>Paullinia paullinioides</i>	<i>Camptotheca acuminata</i>	<i>Ephedra fasciculata</i>
Champignon endophyte	<i>Fusarium subglutians</i>	<i>Muscodora vitigenus</i>	<i>Fusarium solani</i>	<i>Chaetomium chiversii</i> C5-36-62
Métabolite secondaire	Subglutinol A et B	Naphtalène	Camptothecin	Radicicol
Activité biologique	Immunosuppressive	Répulsive aux insectes	Anticancéreuse	Cytotoxique
Références	Lee et <i>al.</i> , (1995).	Daisy et <i>al.</i> , (2002).	Kusari, (2009).	Turbyville et <i>al.</i> , (2006).
Plante hôte	<i>Ananas ananassoides</i>	<i>Eucryphia cordifolia</i>	<i>Aphelandra tetragona</i>	<i>Plumeria acutifolia</i> Poiret
Champignon endophyte	<i>Muscodora crispans</i>	<i>Gliocladium roseum</i> (NRRL 50072)	<i>Fusarium sambucinum</i> , <i>Plectosporium tabacinum</i> , <i>Gliocladium cibotii</i> , <i>Chaetosphaeria</i> sp.	<i>Phomopsis</i> sp.
Métabolite secondaire	acide propanoïque, methyl ester, 2-methylbutyl ester, ethanol.	2,6-dimethyl, 3,3,5-trimethyl; cyclohexene, 4methyl; decane, 3,3,6-trimethyl; and undecane, 4,4dimethyl	N-(2-hydroxyphenyl) acetamide N-(2-hydroxyphenyl) malonamic acid.	Terpenoïde
Activité biologique	Antibiotique	Biocarburant	Bio remédiation	Antimicrobienne
Références	Angela et <i>al.</i> , (2010).	Gary A. Strobel et <i>al.</i> , (2008)	Zikmundov et <i>al.</i> , (2002)	Nithya, (2010)

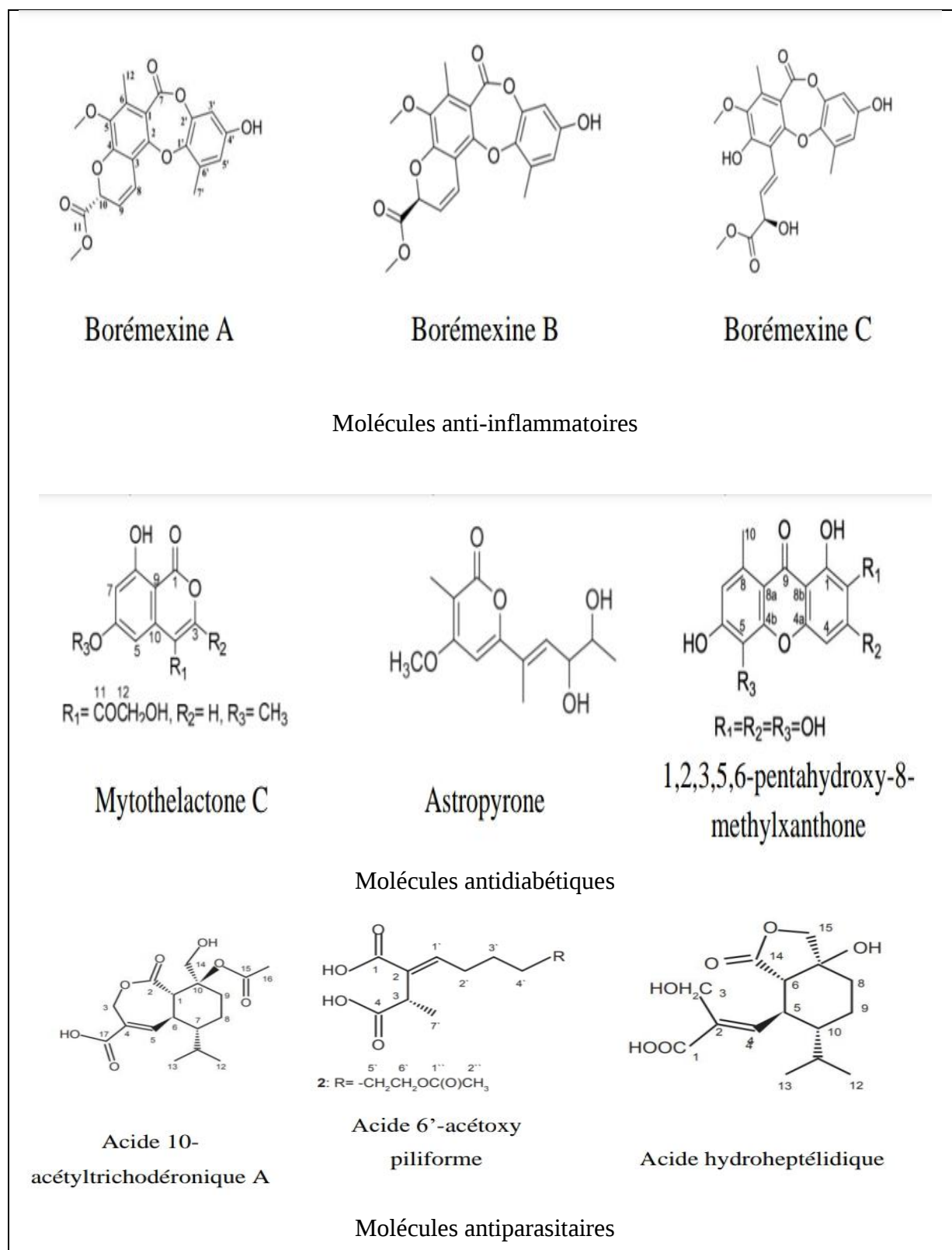


Figure 6 : Structures de molécules bioactives produites par des champignons endophytes (Sedrati, 2021).

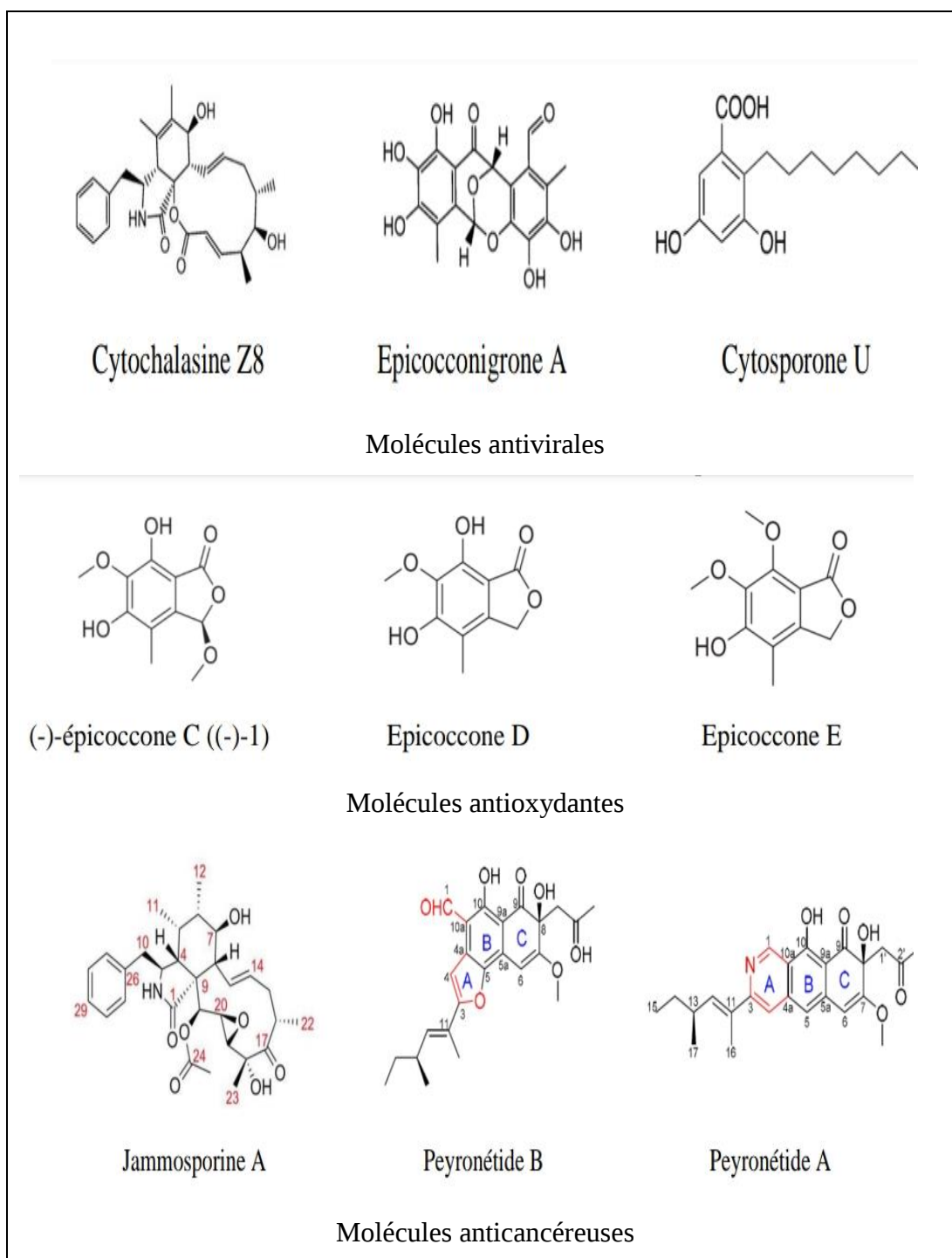


Figure 6 (suite) : Structures de molécules bioactives produites par des champignons endophytes (Sedrati, 2021).

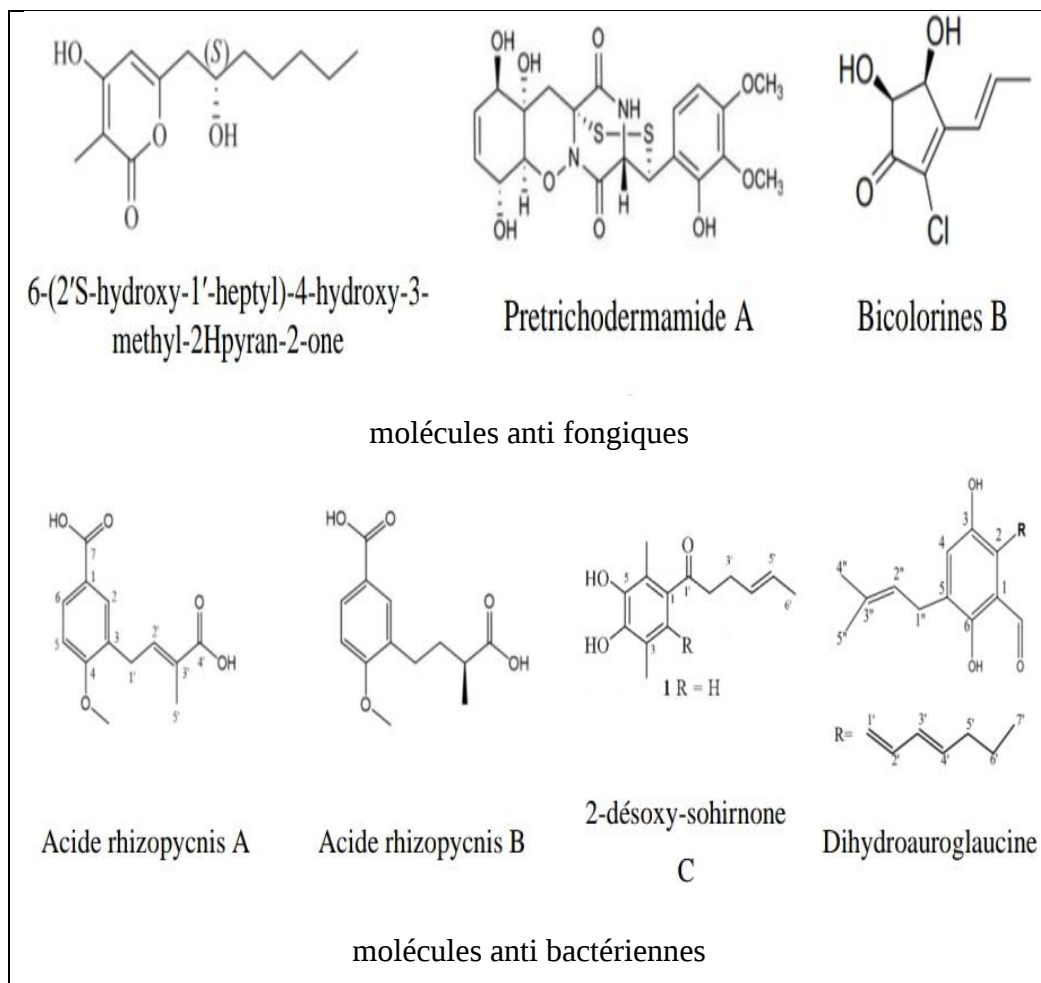


Figure 6 (suite) : Structures de molécules bioactives produites par des champignons endophytes (Sedrati, 2021).

Chapitre2.

Synthèse des enzymes par les champignons endophytes

2. Synthèse des enzymes par les champignons endophytes

2.1. Définition des enzymes

Les enzymes sont des substances organiques hautement spécifiques, dont le rôle est de catalyser les réactions chimiques du vivant sans être consommée durant la réaction. Elles fonctionnent en abaissant l'énergie d'activation requise pour déclencher ces réactions, facilitant ainsi des processus métaboliques vitaux dans les cellules et les organismes (Michaelis et *al.*, 1905).

Toutes les enzymes sont d'abord produites à l'intérieur des cellules mais certaines sont excrétées à l'extérieur de celle-ci (Simon et Meunier, 1970). De ce fait, on distingue deux types d'enzymes :

➤ **Enzymes intracellulaires ou endoenzymes**

Elles synthétisent les divers composants cellulaires et décomposent les nutriments afin de pouvoir répondre aux besoins énergétiques de la cellule (Simon et Meunier, 1970).

➤ **Enzymes extracellulaires ou exoenzymes**

Elles agissent à l'extérieur sur les diverses substances organiques telles que les protéines, les hydrates de carbone ou les lipides formant des dérivés généralement solubles et susceptibles d'être absorbés à travers la membrane cellulaire (Simon et Meunier, 1970).

2.2. Histoire des enzymes

L'étude des enzymes a une longue histoire remontant à plusieurs siècles. En 1833, Anselme Payen a découvert la diastase, la première enzyme connue, capable de décomposer l'amidon en sucres plus simples (Payen, 1833). Par la suite, en 1878, le physiologiste allemand Wilhelm Kühne introduisit le terme "enzyme" pour décrire les substances biologiques catalytiques, ce dernier a étudié la capacité de la levure à fermenter les sucres en alcool. Ce mot provient des termes grecs en (« dans ») et zyme (« levure ») (Kühne, 1878). À la fin du XIXe siècle et au début du XXe siècle, des avancées et des progrès majeurs ont été réalisés dans l'extraction, la caractérisation et l'utilisation commerciale de diverses enzymes.

En 1897, Eduard Buchner réalisa une avancée majeure en démontrant que des extraits de cellules de levure pouvaient fermenter le sucre en absence de cellules vivantes, marquant ainsi le début de l'étude des enzymes en tant qu'entités distinctes.

Sumner (1926) contribua également de manière significative en 1926 en isolant et en purifiant l'uréase, la première enzyme connue, à partir de cultures de bactéries. Par la suite, en 1930, John H. Northrop réussit à cristalliser la pepsine, une enzyme digestive, démontrant ainsi que les enzymes pouvaient conserver leur activité catalytique sous forme cristalline.

En 1955, Daniel E. Koshland proposa la théorie de l'ajustement induit, qui explique comment les enzymes se lient et modifient leurs substrats pour faciliter les réactions chimiques. Cette théorie a grandement contribué à notre compréhension des mécanismes d'action des enzymes.

Depuis lors, la recherche sur les enzymes s'est intensifiée, conduisant à l'identification et à la caractérisation de nombreuses autres enzymes, ainsi qu'à leur utilisation dans divers domaines tels que la médecine, la biotechnologie, l'industrie alimentaire et l'environnement.

2.3. Marché des enzymes

Au cours des dernières années, les enzymes ont pris une place prépondérante sur le marché industriel, s'étendant à des secteurs tels que l'alimentation, la pharmacie, la fabrication du cuir et la consommation humaine. En ce qui concerne leur production, les enzymes sont principalement obtenues à partir de micro-organismes, plutôt que de plantes ou d'animaux, en raison de la praticité qu'offrent ces microbes. Cette approche présente plusieurs avantages, notamment une facilité de mise à l'échelle, une production plus rapide avec un rendement élevé grâce à des techniques avancées de purification et à la manipulation de souches pour la surexpression, entre autres techniques innovantes (Liu et Kokare 2017).

Actuellement, environ 200 types de microbes fournissent les 4000 enzymes connues qui sont utilisées commercialement. En se basant sur le marché de la recherche, on constate que la majorité des enzymes industrielles dans le monde se retrouve dans l'industrie alimentaire et animale, suivie par les secteurs des soins de santé et des biocarburants (voir figure 7) (in Bhadra et *al.*, 2022). Ces enzymes jouent un rôle crucial dans la transformation et l'amélioration des produits, contribuant ainsi à l'efficacité et à la rentabilité des industries concernées. Grâce à leur utilisation répandue, ils continuent de révolutionner de nombreux secteurs industriels en offrant des solutions plus durables et efficaces.

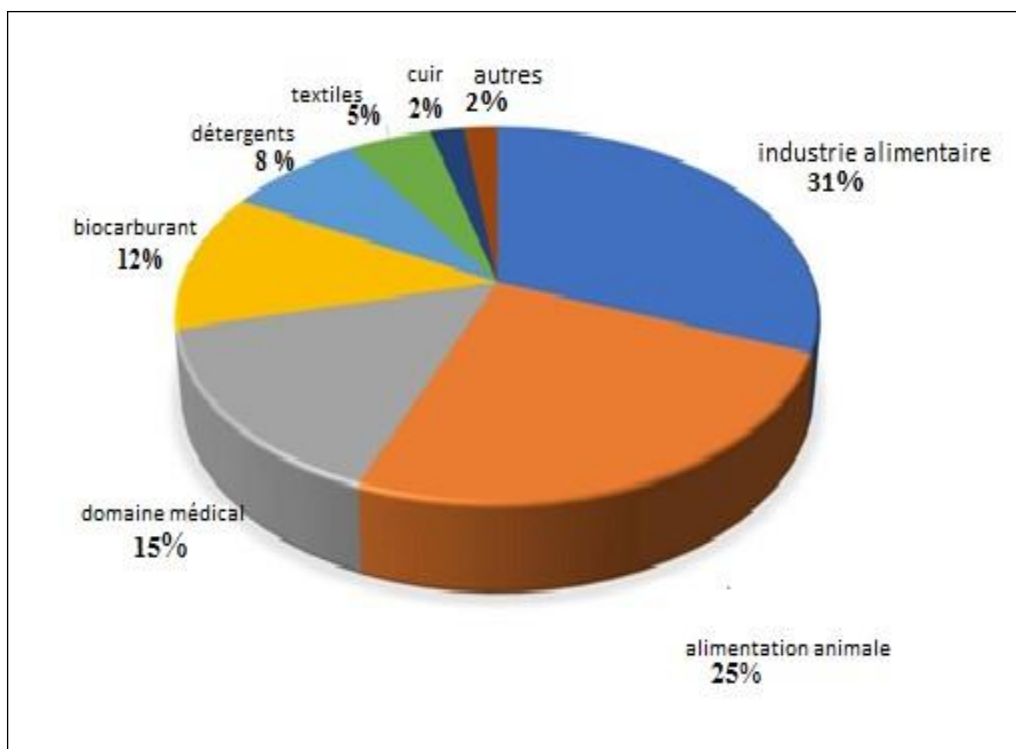


Figure 7 : Projection de la part du marché mondiale des enzymes industrielles en fonction de leurs applications pour la période de 2020 à 2024 (in Bhadra et *al.*, 2022).

A l'échelle mondiale, le marché des enzymes industrielles devrait connaître une croissance exponentielle, avec un taux de croissance annuel de 6,8 % de 2019 à 2024. L'analyse a montré que l'Amérique du Nord détient la part la plus élevée du marché des enzymes en 2019, suivie de l'Europe et de l'Asie-Pacifique (Allied research market 2021).

Les protéases, les carbohydrases et les lipases sont les trois enzymes les plus largement utilisées dans tous les secteurs (voir figure 8). Le marché mondial des protéases devrait augmenter de 2 milliards dollars d'ici 2024. L'industrie de la santé connaîtra le développement maximal du marché des protéases en raison de ses nombreux avantages tels que l'immunomodulation et les propriétés anti-inflammatoires. Cependant, la protéase est également employée pour améliorer les caractéristiques nutritionnelles ou digestives des fourrages.

Les carbohydrases ont dépassé 2,5 milliards dollars en 2016 et devraient augmenter d'un tiers par rapport au chiffre actuel d'ici 2024. Les principaux secteurs d'application seront l'industrie alimentaire, des boissons et pharmaceutique. Les lipases devraient atteindre une augmentation de 6,8% d'ici 2024. Le principal domaine du marché des lipases se situera dans le domaine de la santé et de l'industrie alimentaire (in Bhadra et *al.*, 2022).

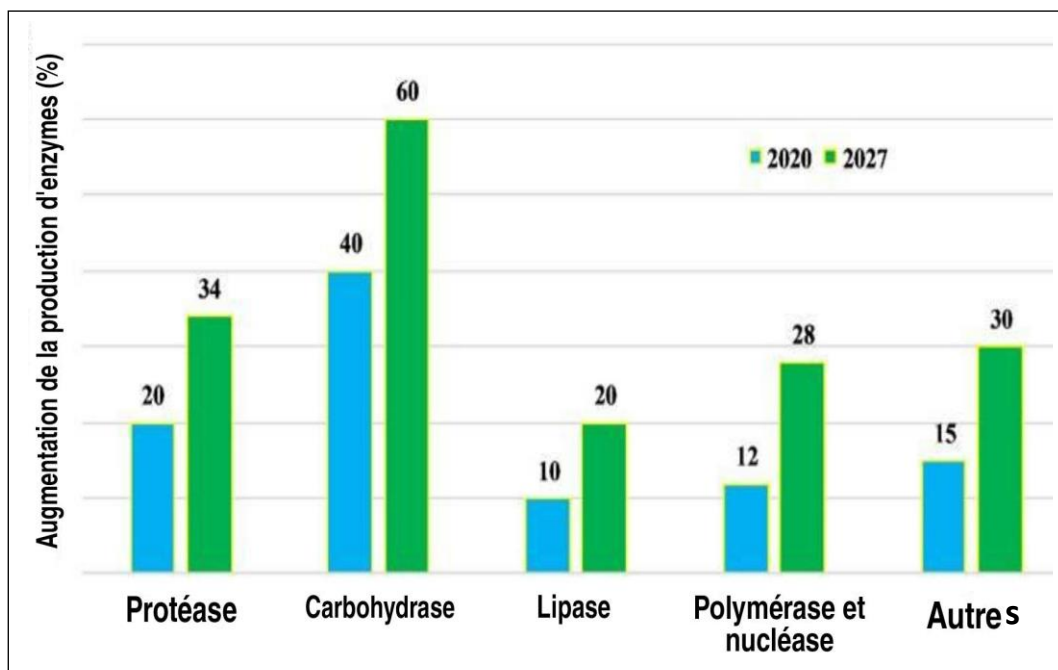


Figure 8 : Augmentation prévu de la production de divers enzymes industrielles de 2020 à 2027 (www.alliedresearchmarket.com).

2.4. Structure des enzymes

Les enzymes sont des protéines et à ce titre, leur structure peut être décrite comme suit :

Avant même l'élucidation de la première structure tridimensionnelle d'une protéine, Linderstem-Lang proposa de diviser la structure des protéines en quatre niveaux hiérarchiques (Linderstem-Lang, 1951). La séquence d'acides aminés d'une protéine, c'est-à-dire l'ordre dans lequel ceux-ci sont agencés forme la structure primaire alors que les arrangements locaux des acides aminés de la séquence forment quant à eux les éléments de structures dites secondaires.

L'hélice alpha et le feuillet bêta constituent les deux principaux types de structures secondaires (Pauling, 1948, 1951, 1960). Le repliement tridimensionnel de ces éléments de structures secondaires forme la structure dite tertiaire qui confère la fonction biologique à une protéine et l'oligomérisation ou l'association de différentes unités tertiaires forme la structure quaternaire de certaines protéines.

2.1.4.1. Notion du site actif et le mécanisme d'action des enzymes

En 1904, Armstrong a proposé la première représentation d'un substrat se fixant à la surface d'une enzyme pour expliquer la stéréospécificité des enzymes.

Le site actif est la région catalytique de l'enzyme où se déroule la réaction enzymatique, a une taille restreinte par rapport à la taille globale de la protéine. La spécificité d'action et du substrat sont déterminées par l'arrangement précis des atomes présents dans le site actif, comme l'ont montré Athel et *al.*, (2005). Cette spécificité permet à l'enzyme de reconnaître et de se lier de manière sélective à son substrat, favorisant ainsi la réaction chimique spécifique.

Lorsque le substrat se lie à l'enzyme, cela induit la formation du complexe enzyme-substrat, qui initie la réaction. Cette réaction conduit à la conversion du substrat en produit et, à la fin de la réaction, l'enzyme est régénérée et prête à catalyser une nouvelle réaction. Cette interaction précise entre l'enzyme et le substrat est essentiel pour la régulation et la rapidité des réactions chimiques dans les organismes vivants, et elle constitue un domaine d'étude crucial en biochimie et en biologie moléculaire.

2.5. Classification des enzymes

Étant donné que le nombre d'enzymes est en augmentation, l'Union internationale de biochimie (IUB) a formulé en 1961 la première recommandation et fonda la base de la nomenclature en établissant une classification de 712 enzymes, qui a été réactualisée en 1992 et contient 3196 enzymes (Sine, 2010). Selon Aehle (2004), il y a trois principes pour établir la classification et la nomenclature :

- ✓ Le nom de l'enzyme se termine par « ase » à l'exception du système multienzymatique ;
- ✓ L'enzyme est nommée et classée selon le type de réaction qu'elle catalyse ;
- ✓ La classification est codée par la Commission des enzymes (EC) facilitant l'identification.

Le système de numérotation de la Commission des enzymes (CE) a divisé les enzymes en 6 classes principales primaires en 1961 : oxydoréductases (EC1), transférases (EC2), hydrolases (EC3), lyases (EC4), isomérases (EC5), et les ligases (EC6). En août 2018, l'IUBMB (Union internationale de biochimie et de biologie moléculaire) a modifié ce système en ajoutant une septième classe (EC 7) contenant les translocases (voir tableau IV) (Tipton, 2018).

Tableau IV : Classification des enzymes (Bensafi, 2019 ; Vandenberghe et *al.*, 2020)

Classe	Rôle	Exemples
EC.1 oxydoréductase	catalysant les réactions d'oxydoréduction.	catalase
EC.2 transférases	Catalysent le transfert de groupements moléculaires entre 2 substances).	Méthyle transférase
EC.3 hydrolases	Catalysent l'hydrolyse de liaisons diverses.	α -amylase
EC.4 lyases	Catalysent soit l'addition ou l'élimination d'un groupement moléculaire.	adénylatecyclase
EC.5 isomérases	Catalysent l'isomérisation.	Topo isomérisation
EC.6 ligases	Catalysent l'union de deux molécules en utilisant de l'énergie.	ADN polymérase
EC.7 Translocases	catalysent le mouvement des ions ou des molécules à travers les membranes.	Transporteur de type ABC

2.6. Sources des enzymes industrielles

Les enzymes industrielles proviennent de trois principales sources : végétale, animale et microbienne (Violet et *al.*, 1982 ; Arnaud et *al.*, 1993) et leurs méthodes d'obtention diffèrent selon leur source.

Les enzymes animales peuvent être extraites par une homogénéisation mécanique des organes d'animaux, préalablement conservés à basse température, ainsi qu'une digestion enzymatique du tissu qui peut faciliter la libération de la molécule d'intérêt. Alors que les enzymes végétales sont obtenues à partir d'un broyage du matériel végétal qui peut être associé à un traitement pour digérer les structures les plus résistantes. Pour les enzymes issues des micro-organismes dites enzymes de fermentation ou de production, ce sont les plus utilisées grâce au développement des procédés biotechnologiques qui permettent de modifier les propriétés des microorganismes afin de faciliter l'isolement de ces molécules bioactives (Sine, 2010).

L'extraction à partir des plantes et des animaux est cependant limitée par des paramètres difficiles à contrôler. En effet, les principaux avantages des enzymes de production par rapport aux enzymes d'extraction sont une production indépendante des contraintes saisonnières et géographiques, une possibilité d'utilisation de matières premières bon marché, des rendement de production pouvant être augmenter de façon importante par l'amélioration des souches microbiennes et l'optimisation des conditions de production (Scriban, 1993).

2.7. Synthèse des enzymes par les champignons endophytes

La synthèse des enzymes par les champignons endophytes est un processus et hautement régulé qui peut être divisé en plusieurs étapes clés :

Tout d'abord, les gènes responsables de la production d'enzymes sont présents dans le génome du champignon endophyte (Smith et *al.*, 2020). Cependant, leur activation dépend de divers facteurs déclencheurs.

Une fois que les gènes responsables sont activés, le processus de transcription commence. Les informations génétiques contenues dans l'ADN sont transcrites en ARN messager (ARNm). Ensuite, cet ARNm est traduit en protéines enzymatiques dans le cytoplasme des cellules fongiques (White et *al.*, 2019).

Cependant, la synthèse des protéines enzymatiques ne s'arrête pas là. Ces protéines subissent souvent des modifications post-traductionnelles pour devenir des enzymes fonctionnelles. Ces modifications, telles que la glycosylation ou la phosphorylation, influencent l'activité enzymatique (Brown et *al.*, 2021).

Une fois formées, les enzymes sont transportées vers les organites cellulaires appropriés, tels que les lysosomes ou les vésicules spéciales, où elles seront stockées ou utilisées en fonction des besoins (Green et *al.*, 2022).

Les champignons endophytes utilisent ensuite ces enzymes à l'intérieur de leurs cellules pour diverses fonctions métaboliques, telles que la décomposition de substrats complexes en éléments nutritifs utilisables. De plus, ils peuvent également sécréter des enzymes extracellulaires à l'extérieur de leurs cellules pour décomposer des substrats environnementaux, aidant ainsi à leur nutrition et à leur interaction avec leur environnement, y compris les plantes hôtes (Black et *al.*, 2023).

2.8. Facteurs influençant la production des enzymes par les champignons endophytes

La production des enzymes par les champignons endophytes est influencée par plusieurs facteurs intrinsèques et extrinsèques. Ces facteurs peuvent varier en fonction de l'espèce de champignon endophyte et de l'environnement dans lequel il se trouve (Redman et *al.*, 2011). Parmi ces facteurs on distingue :

2.8.1. Génétique du champignon

Les gènes présents dans le génome du champignon endophyte jouent un rôle crucial dans la production d'enzymes (Redman et *al.*, 2011).

2.8.2. Interaction avec la plante hôte

La communication chimique entre les champignons endophytes et leurs plantes hôtes est un élément essentiel de la relation symbiotique complexe qui les unit. Cette communication permet aux deux partenaires de s'adapter et de répondre de manière dynamique aux besoins de l'autre.

L'un des aspects les plus intéressants de cette interaction réside dans le fait que les signaux chimiques échangés peuvent influencer directement la production d'enzymes par le champignon endophyte. Par exemple, la plante hôte peut libérer des signaux chimiques en réponse à des stress environnementaux tels que la sécheresse, les pathogènes ou les carences nutritionnelles, ces signaux peuvent être détectés par le champignon endophyte, qui peut alors ajuster la production d'enzymes spécifiques pour aider la plante à faire face à ces défis (Rodriguez et *al.*, 2008).

2.8.3. Conditions environnementales

Les conditions environnementales, telles que la température, le pH, la disponibilité des nutriments, la luminosité et l'humidité, peuvent avoir un impact significatif sur la production d'enzymes par les champignons endophytes. Certains champignons endophytes peuvent produire des enzymes spécifiques en réponse à des conditions environnementales particulières (Hassett et *al.*, 2020).

➤ Température et disponibilité des nutriments

La température et la disponibilité des nutriments influencent la production des enzymes par des champignons endophytes, ces facteurs peuvent avoir un impact significatif sur les types et les quantités d'enzymes produites (Rodriguez et *al.*, 2009).

Les études ont montré que des températures élevées peuvent stimuler la production d'enzymes cellulolytiques par les champignons endophytes (Rodriguez et *al.*, 2009).

En ce qui concerne la disponibilité des nutriments, une offre suffisante de nutriments essentiels est nécessaire pour soutenir la synthèse enzymatique. Lorsque les champignons endophytes ont accès à une source abondante de nutriments, cela peut favoriser leur capacité à produire des enzymes. Cependant, dans des environnements où les nutriments sont limités, les champignons endophytes peuvent moduler leur production enzymatique en fonction de ces contraintes nutritionnelles (Rodriguez et *al.*, 2009).

➤ **pH du sol**

Les sols présentent une variabilité de pH considérable en fonction de facteurs tels que la géologie, l'hydrologie et la décomposition de la matière organique (Smith, 2002). Cette diversité signifie que les champignons endophytes, lors de leur colonisation des plantes, se trouvent confrontés à des conditions de pH très variables (Schreiner et *al.*, 2010).

Chaque enzyme produite par les champignons endophytes possède un pH optimal spécifique, déterminé par son activité maximale (Lange et Wissing, 1998). Tel que les enzymes cellulolytiques ont tendance à être plus actives dans des conditions légèrement acides, tandis que d'autres, comme les amylases, préfèrent un pH légèrement alcalin (Lange et Wissing, 1998).

Lorsque, les champignons endophytes colonisent une plante dans un environnement spécifique, ils ont la capacité de réguler l'expression des gènes responsables de la production d'enzymes en réponse au pH local (Rodriguez et *al.*, 2009). Cette adaptation leur permet de maximiser leur efficacité enzymatique dans un environnement donné.

➤ **Stress salin**

Le stress salin est un problème majeur pour la croissance des plantes dans les zones arides et côtières et la compréhension de ses effets sur les interactions plantes-champignons est cruciale pour le développement de stratégies de gestion (Verma et *al.*, en 2011).

Les chercheurs ont découvert que lorsque des champignons endophytes associés à des plantes halophytes étaient soumis à un stress salin, ils répondaient en augmentant leur production d'enzymes antioxydantes. Cette réponse enzymatique accrue permet aux champignons de mieux lutter contre les dommages oxydatifs induits par le stress salin,

contribuant ainsi à la survie des plantes hôtes dans des environnements salins. L'étude a également montré que les champignons endophytes ont augmenté leur production de la cellulase en réponse au stress salin. Cette adaptation peut faciliter la libération de nutriments essentiels pour les plantes hôtes à partir de la cellulose végétale, améliorant ainsi leur capacité à prospérer dans des sols salins (Verma *et al.*, 2011).

2.8.4. Interactions avec d'autres microorganismes

Les interactions entre les champignons endophytes et d'autres microorganismes sont d'une grande complexité et peuvent avoir des conséquences majeures sur la survie et la croissance des champignons endophytes eux-mêmes. Ces interactions peuvent être compétitives, où les champignons endophytes rivalisent avec d'autres microorganismes pour les ressources disponibles, ou coopératives, où ils établissent des partenariats symbiotiques pour favoriser leur propre survie et celle de la plante hôte (Ruano *et al.*, 2016).

Ruano *et al.*, (2016) ont exploré ces interactions complexes et ont mis en évidence comment la production d'enzymes par les champignons endophytes peut être modulée en fonction du type de relation qu'ils entretiennent avec d'autres microorganismes. Dans des situations de compétition, les champignons endophytes peuvent augmenter la production de la cellulase pour exploiter les ressources carbonées disponibles plus efficacement, tandis que dans des relations coopératives, ils peuvent favoriser la production d'enzymes antioxydantes pour protéger l'intégrité de la plante hôte contre les dommages oxydatifs.

Ces adaptations enzymatiques stratégiques soulignent l'incroyable plasticité des champignons endophytes et leur capacité à s'ajuster aux défis environnementaux en fonction de leur contexte microbien spécifique.

2.9. Enzymes synthétisées par les champignons endophytes

La production des enzymes par les champignons endophytes est largement étudiée. Ils sont connus pour leur capacité à synthétiser et à sécréter une variété d'enzymes (tableau VI), qui jouent un rôle crucial dans leur interaction avec la plante hôte ainsi que dans d'autres processus biologiques (Gond *et al.*, 2015 ; Zhanget *al.*, 2020).

Parmi les enzymes produites par les champignons endophytes on cite : amylases, cellulases, chitinases, chitosonases, laccases, lipases, pectinases et protéases (Sunitha *et al.*, 2013).

2.9.1. Protéases

Les enzymes protéolytiques (protéases ou protéinases) font partie de la classe des hydrolases qui jouent un rôle clé dans la dégradation des protéines par la rupture des liaisons peptidiques, ce qui permet la digestion des protéines en acides aminés (Kumar et *al.*, 2008).

Ces enzymes sont généralement produites par les champignons endophytes pour leur propre nutrition et croissance, mais elles peuvent également avoir des interactions bénéfiques avec les plantes hôtes (Tian et *al.*, 2012).

Les espèces signalées comme producteurs de protéases sont : *Penicillium bilaiae*, *Talaromyces flavus*, *Mortierella hyalina*, *Paecilomyces variabilis*, *Penicillium sp.*, *Aspergillus ochraceus*, *Aspergillus niger*, *Verticillium sp.*, *Acremonium typhinum*, *Lasiodiplodia pseudotheobromae*, *Xylaria curta*, *Penicillium citrinum*, *Fusarium sp.*, *Alternaria alternata* (Bezerra et *al.*, 2021) et *Aspergillus oryzae* (Sandhya et *al.*, 2005).

Les espèces d'*Aspergillus* en particulier les souches GRAS servent à la production à grande échelle d'enzymes industrielles comme les protéases (Murphy et Horgan, 2005; Ward et *al.*, 2006). Le champignon endophyte *Fusarium solani* isolé à partir des racines de *Sophora tonkinensis* produit des protéases extracellulaires, qui ont montré une activité protéolytique significative dans les conditions du laboratoire (Liu et *al.*, 2017).

Le champignon endophyte *Penicillium citrinum*, isolé à partir de plantes de ricin (*Ricinus communis*), a montré une production élevée de protéases, y compris la protéase alcaline et la protéase acide (Reddy et *al.*, 2018).

2.9.2. Lipases

Les lipases (EC.3.1.1.3) appartiennent à la famille des hydrolases d'esters carboxylique, ce sont des enzymes qui catalysent la dégradation des lipides en acides gras et en glycérol (voir figure 9). Elles jouent un rôle important dans de nombreux processus biologiques et elles sont également utilisées dans des applications industrielles telles que la production de biodiesel, la transformation des graisses et l'industrie alimentaire (Mtibaa et *al.*, 2002 ; Chaib, 2013).

Les lipases sont des enzymes très variables par leurs origines et leurs spécificités de substrats. Celles de faible poids moléculaires ont des tailles de 20-25 KDa tandis que celles de grandes tailles ont des masses moléculaires de 60-65 KDa (Fickers et *al.*, 2008).

Il existe plusieurs études qui se sont intéressées aux champignons endophytes producteurs de lipases (tableau VI), voici quelques exemples de champignons endophytes qui ont été rapportés comme producteurs de lipases : *Phomopsis* sp. (El-Gendy et al., 2012) *Aspergillus* sp. (Maurya et al., 2015) *Penicillium* sp. (Jin et al., 2013), *Colletotrichum falcatum*, *Curvularia brachyspora*, *Curvularia vermiformis*, *Drechslera hawaiiensis* et *Phyllosticta* sp. (Amirita et al., 2012).

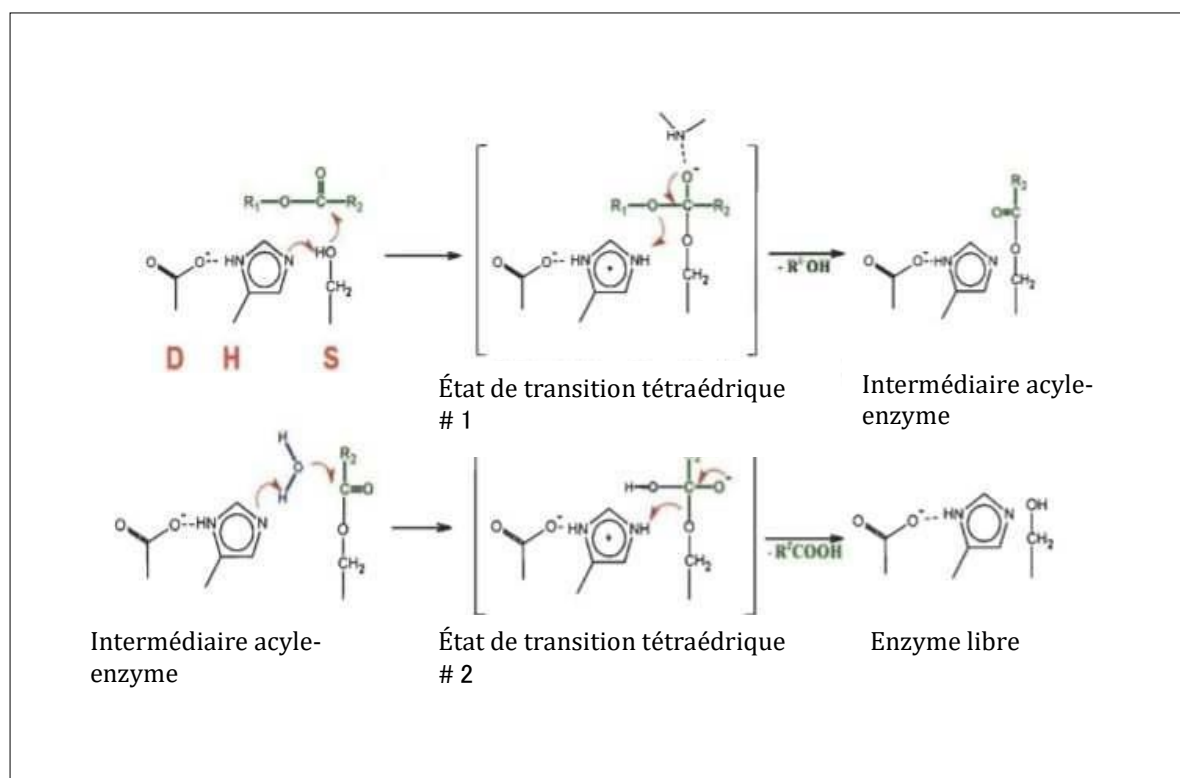


Figure 9 : Mécanisme d'hydrolyse d'une liaison ester (Charbonneau ,2014)

Les résidus actifs forment une triade catalytique (Ser-Asp/Glu-His) favorisant l'attaque nucléophile de la sérine catalytique. Il s'en suit l'hydrolyse de la liaison ester, le relargage d'un acide et de la reformation de la triade active.

2.9.3. Amylases

Les amylases sont des enzymes hydrolytiques qui catalysent la dégradation des liaisons glycosidiques de l'amidon pour produire une variété de produits (dégradation de l'amidon en sucres plus simples).

Bien que les amylases puissent être obtenues à partir de plusieurs sources, telles que les micro-organismes, les animaux et les plantes, la grande majorité des enzymes amylolytiques

actuellement utilisées dans l'industrie de la transformation de l'amidon sont obtenues à partir de micro-organismes (Kandra, 2003 ; Aiyer, 2004 ; Kathiresan et Manivannan, 2006).

Actuellement, l'industrie de l'amidon utilise une série d'enzymes amylolytiques pour produire des produits tels que des dextrines, du maltose, du glucose, des sirops de glucose et d'autres produits utilisés dans diverses applications alimentaires et non alimentaires (Cordeiro et *al.*, 2002 ; Reddy et *al.*, 2003).

Les champignons endophytes sont une source des amylases, ces derniers englobent une grande diversité de genres qui sont connus pour produire des amylases (voir tableau V). Parmi ces genres, on retrouve: *Phomopsis* (Li et *al.*, 2011), *Fusarium* (Jin et *al.*, 2012), *Colletotrichum* (Punja et Zhang, 2019), *Penicillium* (Raveesha et Madiyal, 2018), *Trichoderma* (Jiang et *al.*, 2013), *Alternaria* (Islam et *al.*, 2014), *Cladosporium* (Wang et *al.*, 2017), *Xylaria* (Oses et *al.*, 2020) et *Pestalotiopsis* (Li et *al.*, 2018).

2.9.4. Cellulase

La cellulose est le biomatériau le plus abondant dérivé des organismes vivants sur terre. Elle est utilisée dans une variété d'applications allant des nanomatériaux à la production de biocarburants (Amer et Bibi, 2018).

La cellulase est le système enzymatique qui dégrade les chaînes de cellulose en monomères de glucose, elle est un groupe de trois enzymes endoglucanase, exoglucanases et β -glucosidases qui agissent ensemble pour hydrolyser la cellulose en unités de glucose. On les trouve chez les bactéries, les champignons, les plantes et certains animaux. Les champignons sont la source préférée de cellulase pour les applications industrielles car ils sécrètent de grandes quantités de cellulase dans le milieu de culture (in Amer et Bibi, 2018).

Parmi les champignons endophytes produisant les cellulases on trouve : *Aspergillus awamori* , *Trichoderma reesei* (Naher et *al.*, 2021) *Aspergillus niger*, *Trichoderma atroviride*, *Alternaria sp.*, *Annulohypoxylon stygium*, (Nath Yadav et *al.*, 2019), *Pestalotiopsis sp.*, *Acremonium sp.*, *Microsphaeropsis sp.*, *Sclerocystis sp.*, *Nigrospora sp.*, *Phomopsis sp.*, *Keteleeria davidiana* , *Cephalosporium sp.*, *Penicillium sp.*, *Fusarium oxysporum* , *Aspergillus sp.* Et *Xylaria sp.* (in Bhadra et *al.*, 2022).

2.9.5. Laccase

La laccase est une enzyme oxydoréductase appartenant à la classe des polyphénol oxydases, produite par divers champignons, y compris les champignons endophytes. Cette enzyme est responsable de l'oxydation de divers composés phénoliques en utilisant l'oxygène moléculaire comme un accepteur d'électrons (Mendonça et *al.*, 2021).

Les laccases produites par les champignons endophytes jouent un rôle important dans la dégradation des composés phénoliques, ce qui peut être bénéfique pour la plante hôte.

Les composés phénoliques sont souvent présents dans les plantes en tant que métabolites secondaires et peuvent avoir des effets toxiques ou inhibiteurs sur les processus de croissance de la plante. L'action de la laccase permet de neutraliser ces composés et de les convertir en produits moins toxiques (Elshafei et *al.*, 2020).

Parmi les champignons endophytes produisant les laccases (tableau V) on trouve : *Hormonema sp.*, *Pringsheimia smilacis*, *Ulocladium sp.*, *Neofusicoccum luteum* et *Neofusicoccum australe* (Fillat et *al.*, 2016).

2.9.6. Chitinase

Les chitinases sont des enzymes qui dégradent la chitine, un polysaccharide présent dans la paroi cellulaire des champignons, des insectes et d'autres arthropodes. La production de chitinases par les champignons endophytes leur permet d'interagir avec leur environnement et d'assurer leur survie (Rajeshkumar et *al.*, 2018).

Parmi les champignons endophytes qui produisent les chitinases on cite *Colletotrichum gloeosporioides* (Youn et *al.*, 2012), *Phomopsis sp.* (Rajeshkumar et *al.*, 2018), *Fusarium oxysporum* (Li et *al.*, 2019) et *Trichoderma sp.* (Prasetyawan et *al.*, 2018).

Tableau V : Certains endophytes fongiques qui produisent diverses enzymes et leurs plantes hôtes (in Bhadra et al., 2022).

Enzyme	Champignons endophytes	Plantes hôtes	Références
Protéase	<i>Penicillium bilaiae</i> ; <i>Talaromyces flavus</i> ; <i>Mortierella hyalina</i> ; <i>Paecilomyces variabilis</i> ; <i>Pénicillium sp.</i> ; <i>Aspergillus ochraceus</i> ; <i>Aspergillus niger</i> ; <i>Verticillium sp.</i> ; <i>Acremonium typhinum</i> ;	<i>Sophora tonkinensis</i> . (<i>Ricinus communis</i>)	Souto Bezerra et al., (2021). Sandhya et al.,(2005). Liu et al., (2017).
Cellulase	<i>Penicillium sp.</i> ; <i>Aspergillus sp.</i> ; <i>Acremonium sp.</i> ; <i>Cephalosporium sp.</i> ; <i>Penicillium chrysogenum</i> ; <i>Kateleeria davidiana</i> ; <i>Fusarium oxysporum</i> ;	<i>Zea mays</i> , <i>Sabina chinensis</i> , <i>Pinus massoniana</i> , <i>Acanthus ilicifolius</i> , <i>Cupressus torulosa</i>	Maria et al.,(2005). Peng et Chen, (2007). Onofre et al.,(2013). Fouda et al.,(2015). Tassia et Melliawati, (2017).
Lipase	<i>Cercospora kikuchii</i> ; <i>Lasiodiplodia theobromae</i>	<i>Tithonia diversifolia</i> , <i>Cocos nucifera</i>	Torres et al.,(2003). Costasilva et al.,(2011)
Laccase	<i>Hormonema sp.</i> ; <i>Neofusicoccum sp.</i> ; <i>Monotospora sp.</i> ;	<i>Eucalyptus globulus</i> , <i>Cynodon dactylon</i>	Fouda et al.,(2015). Fillat et al.,(2016).
Amylase	<i>Microspore de Pestalotiopsis</i> ; <i>Aspergillus oryzae</i> ; <i>Penicillium chrysogenum</i>	<i>Rhizophora mucronata</i> <i>Avicennia officinalis</i> <i>Asclepias sinaica</i>	Joel et Bhimba,(2012). Fouda et al., (2015).
pectinase	<i>Alternaria alternata</i> ;	<i>Acahthus ilicifolius</i> ,	Maria et al.,(2005).

	<i>Penicillium glandicola</i>	<i>Asclepias sinaica</i>	fouda et al., (2015). bezerra et al.,(2012)
Gélatinase	<i>Alternaria alternata</i>	<i>Asclepias sinaica</i>	fouda et al.,(2015).
xylanase	<i>Pestalotiopsis sp.</i> ; , <i>Alternaria alternata</i> ; <i>acremonium sp.</i>	<i>Acahthus ilicifolius</i> , <i>Asclepias sinaica</i> , <i>Memecylon excelsum</i>	Maria et al.,(2005). Fouda et al.,(2015).
Tannase	<i>Aspergillus niger</i> ; <i>Aspergillus fumigatus</i>	<i>Anadenanthera</i> <i>colubrina</i> ,, <i>Anacardium</i> <i>occidentale</i>	Cavalcanti et al.,(2012).

2.10. Caractéristiques des enzymes secrétées par les champignons endophytes

2.11.1. Stabilité thermique

Dans de nombreuses études il a été prouvé que les enzymes des champignons endophytes offrent une thermo stabilité plus élevée. Les facteurs externes qui affectent la thermo stabilité sont la concentration de protéines et les propriétés biochimiques du substrat (Bendourou et al., 2021). Certains des cofacteurs tels que Mg^{2+} , Ca^{2+} , Sr^{2+} et Ba^{2+} aident à stabiliser les structures protéiques en interagissant spécifiquement avec le polypeptide déplié et accélèrent la formation de la protéine fonctionnelle en se coordonnant préalablement avec le repliement du polypeptide (Wittung, 2000).

Certaines lipases de champignons endophytes peuvent être stables et résistantes à des températures élevées ou basses, exemple d'une lipase produite par le champignon endophyte *Aspergillus niger* qui a montré une stabilité remarquable à des températures élevées allant jusqu'à 70°C (Zhang et al., 2016).

L'amylase produite par le champignon endophyte *Alternaria sp.*, isolé à partir de plantes de thé (*Camellia sinensis*) a montré une stabilité remarquable à des températures élevées allant jusqu'à 70°C, ce qui en fait une enzyme adaptée à des applications industrielles (Sowani et al., 2013).

La xylanase produite par le champignon endophyte *Aspergillus terreus* isolé de *Memora peregrine* a montré une thermo stabilité à 55 °C (Sorgatto et al., 2012).

L'enzyme phytase produite par *Fusarium verticillioides* a montré sa stabilité thermique jusqu'à 60 °C (Moghaddam et al., 2010).

L'enzyme tannase produite par le champignon endophyte *Pestalotiopsis guepini* a montré une stabilité thermique et a conservé son activité de 91,4 % à 90 °C (Sena et al., 2014).

La β -glucosidase produite par le champignon endophyte *Periconia* sp. (BCC2871) a montré son activité optimale à 70 °C a hydrolysé la paille de riz en sucres simples.

La Glucoamylase produite par *Streptosporangium* sp. isolée à partir de feuilles de maïs, a présenté l'activité enzymatique maximale à 70 °C (Stamford et al., 2002).

Les protéases produites par *Aspergillus ochraceus* et *Xylaria curta* ont montré une température optimale de 50 et 35 °C, respectivement (Bezerra et al., 2021).

2.11.2. Stabilité du pH

Le pH a un impact significatif sur toutes les fonctions biologiques. Les enzymes utilisées pour diverses applications biotechnologiques doivent posséder une stabilité du pH avec une activité optimale pour exécuter efficacement leurs fonctions. Il a été rapporté que différents champignons endophytes produisent des enzymes stables avec différents pH allant d'alcalin à acide (Torres et al., 2003).

Une étude menée sur un champignon endophyte du genre *Trichoderma* a révélé que l'amylase produite par ce champignon endophyte a montré une tolérance à des valeurs de pH allant de 3 à 9, ce qui suggère une stabilité et une activité dans des environnements acides et basiques (Sharma et al., 2017).

Une protéase thiol-dépendante produite par le champignon endophyte *Aspergillus ochraceus* BT21 isolé de *Ruprechita saicifolia* a montré sa stabilité à un pH alcalin de 8,0 (Mohamed et al., 2021).

L'enzyme tannase produite par *Aspergillus fumigatus* et *Aspergillus niger* était stable à 30 °C et pH 4 (Cavalcanti et al., 2017).

La glucoamylase produite par *Streptosporangium* sp. isolée à partir de feuilles de maïs, a présenté l'activité enzymatique maximale à pH 4,5 (Stamford et al., 2002).

Une lipase produite par le champignon endophyte *Aspergillus niger* a montré une résistance à des pH allant de 4 à 10 (Zhang et al., 2016).

Les protéases alcalines produites par *Verticillium* sp. et *Acremonium typhinum* ont montré un pic d'activité à pH 9-11 (Bezerra et al., 2021).

2.11. Mise en évidence de la production des enzymes chez les champignons endophytes

2.11.1. Echantillonnage

Afin d'assurer un bon isolement des champignons endophytes, il faut choisir des plantes en bonne santé ainsi qu'un matériel végétal frais (Gallo et *al.*, 2008 ; Devaraju et Satish, 2010). Prélever des échantillons aléatoires à partir d'un emplacement différent sur les plantes et les mettre dans des sacs en plastique stériles pour les transférer au laboratoire (Khan et *al.*, 2007).

Les échantillons collectés doivent être préservés à une température de 4 ° C en attendant d'être utilisés, et ne doivent pas dépasser 24 heures (Gallo et *al.*, 2008).

2.11.2. Isolement des champignons endophytes

Les échantillons doivent être rincés à l'eau du robinet pendant dix minutes, pour les débarrasser des impuretés et des débris de la surface.

Afin d'éliminer les épiphytes il faut les tremper dans l'éthanol à 70% pendant une minute, puis dans du NaOCl (Hypochlorite de sodium) (3%) pendant 4 minutes. Ensuite remettre les échantillons dans de l'éthanol à 70% pendant 30 secondes et les rincez trois fois avec de l'eau distillée pendant une minute à la fois et les sécher sur du papier filtre stérile (Khan et *al.*, 2017).

Ensuite découper les échantillons en fragments de quelques millimètres et les placer aseptiquement dans des boîtes de pétri contenant de la gélose PDA et supplémenté aseptiquement avec 150 mg/l de gentamycine pour inhiber la croissance bactérienne, (5 à 6 segments par boîte), et sont mise à incuber à 25°C (Khan et *al.*, 2010).

Enfin, après incubation, chaque champignon poussé sera repiqué plusieurs fois à partir du tube de conservation, les spores du champignon sont mises en culture dans des boîtes contenant le milieu PDA, ensuite incubées à 28 ° C pendant deux semaines jusqu'à l'obtention de cultures pures (Selim et *al.*, 2018).

2.11.3. Identification micro-macroscopiques des champignons endophytes

Après l'incubation, on procède à l'identification morphologique macroscopique et microscopique des genres fongiques, à savoir la morphologie des hyphes, présence ou absence de septation, forme et regroupement des conidies et spores (solitaires, chaîne,

bouquet...), ainsi que les caractères morpho-culturels sur PDA (contours, couleur, relief, transparence, aspect de la surface et taille (Ouzid et *al.*, 2019).

Les critères macroscopiques sont :

- Taux de croissance : Rapide, lent ou modéré, en mesurant les diamètres des colonies ;
- Détermination de la couleur de la colonie et du revers de la culture : Une couleur uniforme ou une distribution fluctuante ;
- Sécrétion de pigments colorés diffusibles dans le milieu de culture ;
- Structure superficielle de la colonie : Veloutée, cotonneuse, granuleuse ou lisse, plate ou surélevée à la surface du milieu ;
- Présence de gouttelettes aqueuses transpirées par le mycélium aérien (exsudats) (Sadrati, 2021).

L'identification microscopique d'une colonie fongique se fait après la réalisation d'un étalement entre lame et lamelle et d'une coloration de la préparation au lactophénol Bleu Cotton (Chabasse et *al.*, 2002) suivie d'une observation microscopique des critères suivants :

- Propriétés des hyphes : Couleur, cloisonnés ou coenocytiques ;
- Production de fructifications : Sporonia, perithecia, pycnidia, sporodochia, corenia ;
- Couleur, taille et forme des fructifications ;
- Mécanisme de production des spores et ses caractéristiques ;
- Présence ou l'absence des formes protectrices (les chlamydospores) (Ghourri, 2015 ; Sadrati, 2021).

2.11.4. Révélation de l'activité enzymatique

Les isolats sont transférés, dans des bouchons mycéliens de 5 mm, au centre des boîtes de pétrie contenant le milieu solide avec des substrats spécifiques à chaque enzyme (lakhdhari et *al.*, 2021).

Procédures suivies pour l'estimation qualitative de l'activité des amylases, des cellulases, des protéases, des laccases et des lipases sont données ci-dessous :

➤ Mise en évidence de la production des protéases

Les champignons endophytes ont été cultivés sur une gélose peptonée à l'extrait de levure GYP (1 g de glucose, 0,1 g extrait de levure, 0,5 g de peptone, 16 g de gélose, 1000 ml d'eau distillée) avec 1 % de lait écrémé, le pH a été ajusté à 6,5.

Après 5 jours d'incubation à 28°C la zone claire apparue autour de la colonie fongique indiquait la présence de l'enzyme protéase (figure 10) (Rajput et *al.*, 2016).

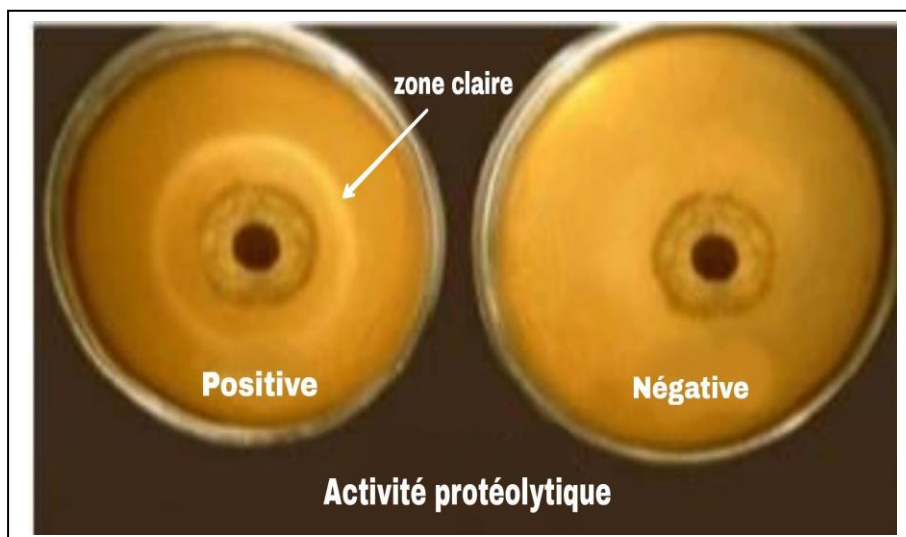


Figure 10 : Révélation de l'activité protéolytique sur un milieu gélosé (gélose peptonée)

(Sunitha et *al.*, 2013).

➤ Mise en évidence de la production des amylases

L'activité de l'amylase a été déterminée en cultivant les champignons isolés sur un milieu gélosé GYP (Glucose Yeast Peptone agar) avec 2 % d'amidon soluble et pH 6.

Après 3-5 jours d'incubation à 28°C, les cultures complètement formées ont été inondées avec une solution de Lugol (1% d'iode dans 2% d'iodure de potassium). le halo clair visualisé autour de la colonie indique l'activité de l'amylase (figure 11) (lakhdhari et *al.*, 2021).

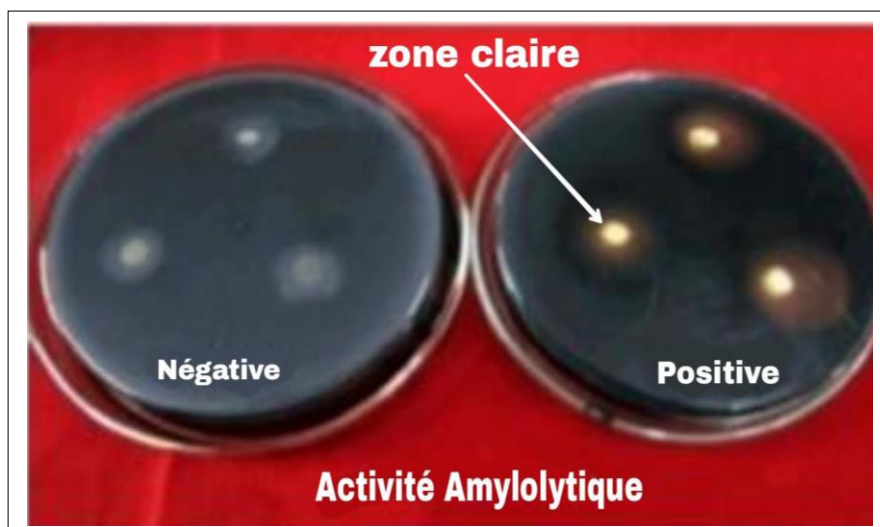


Figure 11 : Révélation de l'activité amylolytique sur un milieu gélosé
(Sunitha et *al.*, 2013).

➤ **Mise en évidence de la production des lipases**

Les champignons isolés ont été cultivés sur le milieu gélosé peptonée (10 g peptone, 5 g chlorure de sodium, 16g agar, 0,1 g $\text{CaCl}_2 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$, 1000mL eau distillée et pH 6) additionné de tween 20 (1%) puis incubés à 28°C.

Une zone claire apparue autour de la colonie dû à la formation de sel de calcium de l'acide laurique libéré par la lipase (figure 12) (Sunitha et *al.*, 2013).

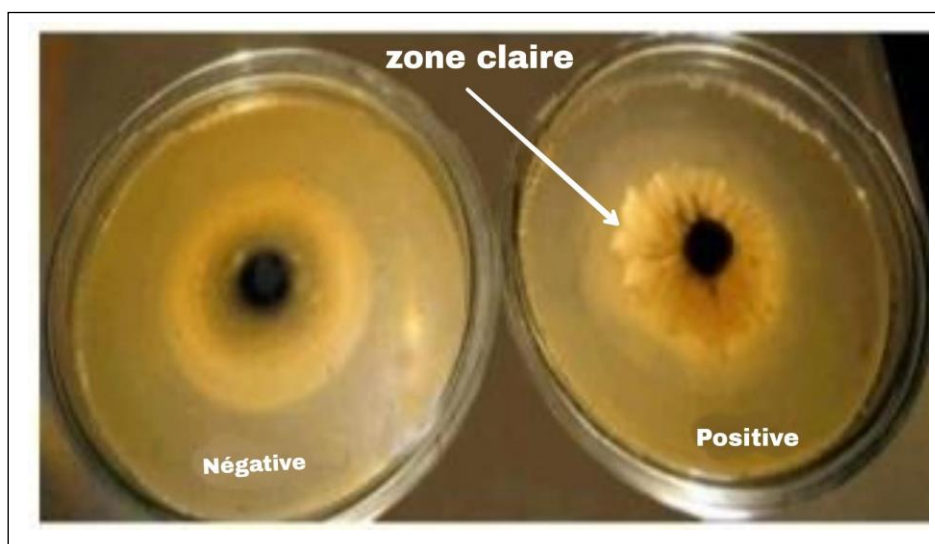


Figure 12 : Révélation de l'activité lipolytique sur un milieu gélosé peptoné
(Sunitha et *al.*, 2013).

➤ **Mise en évidence de la production des cellulases**

Les isolats ont été cultivés sur un milieu de gélose peptonée à l'extrait de levure GYP (Glucose Yeast Peptone agar) (0,1 g d'extrait de levure, 0,5 g peptone, 16 g de gélose, 1 000 ml d'eau distillée) avec addition de 0,5 % de Na-carboxy méthyl cellulose qui a servi de substrat, puis incubée pendant 3 à 5 jours à 28°C .

Les boîtes sont ensuite été inondées avec 0,2 % de colorant rouge congo et décolorée avec une solution de NaCl 1 M pendant 15 minutes.

Apparition d'une zone jaune autour des colonies fongiques (figure 13) indiquait la présence de l'enzyme cellulase (Sunitha et *al.*, 2013) .

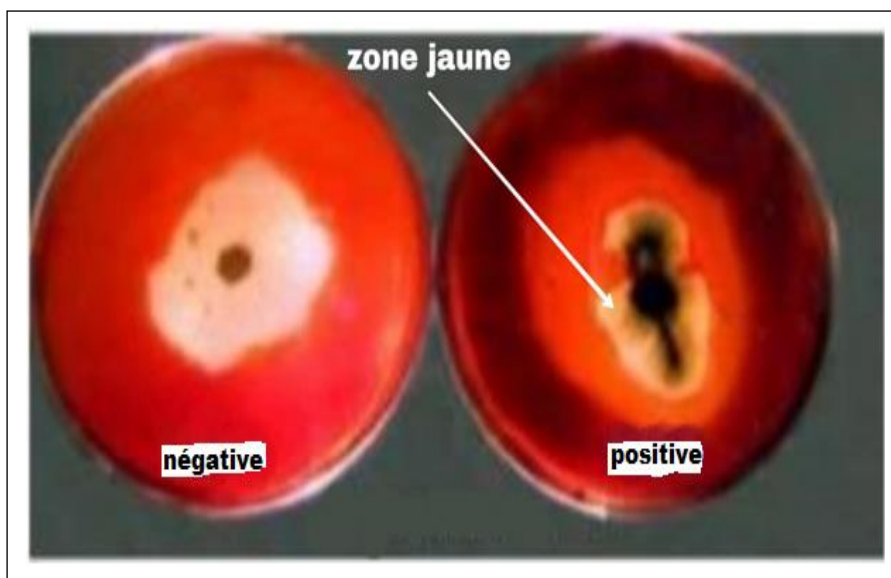


Figure 13 : Révélation de l'activité cellulytique sur un milieu gélosé
(Sunitha et *al.*, 2013).

➤ **Mise en évidence de l'activité de la laccase**

L'activité de Laccase a été déterminée en cultivant les isolats sélectionnés dans un milieu GYP avec 0,05 g 1-naphtol L⁻¹, pH 6 à 28°C. Au fur et à mesure que les champignons se développent, le milieu devient bleu (figure 14) à cause de l'oxydation de 1-naphtol par la laccase (Sunitha et *al.*, 2013) .

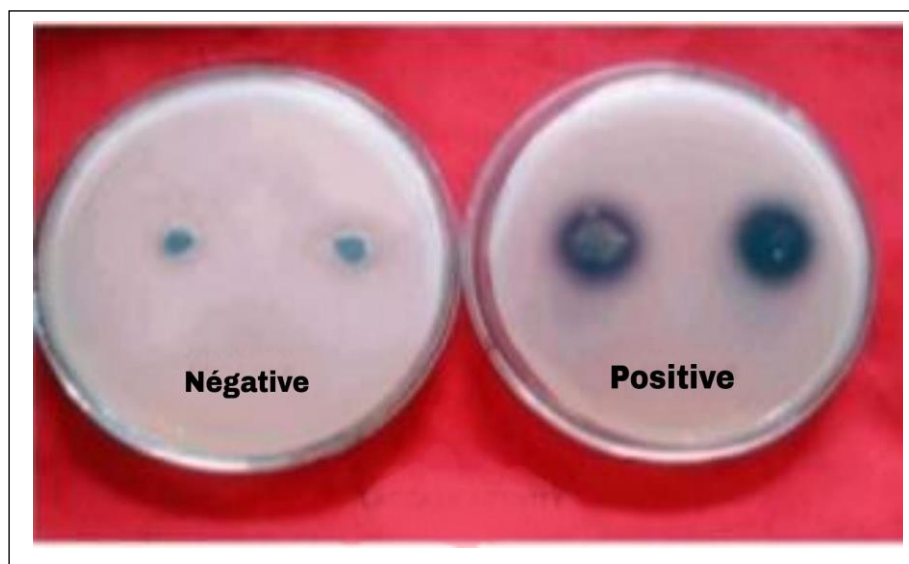


Figure 14 : Révélation de l'activité de la laccase sur un milieu gélosé

(Sunitha et *al.*, 2013).

2.12. Extraction et purification des enzymes produites par les champignons endophytes

2.12.1. Extraction

L'extraction des enzymes produites par les champignons endophytes est une étape clé pour obtenir des préparations enzymatiques qui peuvent être utilisées à des fins diverses en biotechnologie et en recherche. Voici quelques méthodes couramment utilisées pour l'extraction des enzymes des champignons endophytes :

➤ Extraction par broyage mécanique

Cette méthode consiste à broyer mécaniquement les tissus fongiques pour libérer les enzymes intracellulaires. Le champignon endophyte est généralement cultivé en culture liquide ou sur un substrat solide approprié, puis récolté et broyé pour récupérer les enzymes (Li et Shen, 2007).

➤ Extraction par ultrasons

L'extraction assistée par ultrasons utilise des ondes sonores à haute fréquence pour rompre les parois cellulaires et libérer les enzymes dans le milieu d'extraction. C'est une méthode non destructive et efficace pour l'extraction d'enzymes endophytiques (Singh et *al.*, 2014).

➤ **Extraction par lyse enzymatique**

Cette méthode consiste à utiliser des enzymes spécifiques pour lyser les parois cellulaires du champignon endophyte, permettant ainsi la libération des enzymes intracellulaires (Zhang *et al.*, 2013).

➤ **Extraction par centrifugation**

Cette méthode est utilisée pour séparer les cellules fongiques du milieu de culture et récupérer le surnageant contenant les enzymes sécrétées par le champignon endophyte (Sudarshan et Anand, A, 2019).

➤ **Extraction par filtration**

La filtration est utilisée pour séparer les enzymes sécrétées par le champignon endophyte du milieu de culture. Différentes techniques de filtration peuvent être utilisées telles que la filtration sur membrane ou la filtration sous vide (Zhao *et al.*, 2014).

2.12.2. Purification

La purification des enzymes produites par les champignons endophytes est une étape cruciale pour obtenir des échantillons hautement concentrés et purs nécessaires à des études approfondies sur leurs propriétés biochimiques et leur potentiel d'application. Voici quelques méthodes couramment utilisées pour la purification des enzymes endophytiques :

➤ **Précipitation**

Les techniques de précipitation telles que la précipitation à l'alcool ou au sulfate d'ammonium, peuvent être utilisées pour concentrer les enzymes avant leur purification ultérieure (Amin et Khan, 2019).

➤ **Chromatographie d'affinité**

La chromatographie d'affinité est une méthode populaire et puissante pour la purification des enzymes en exploitant leur spécificité de liaison à certains ligands. Des résines chromatographiques sont préparées avec des ligands spécifiques aux enzymes d'intérêt. L'éluant est ensuite utilisé pour laver les impuretés et finalement, pour éluer l'enzyme purifiée (Gao *et al.*, 2009). Cette technique permet d'isoler spécifiquement l'enzyme d'intérêt à partir d'un mélange complexe de protéines (Hossain et Rahman, 2013).

➤ **Chromatographie échangeuse d'ions**

La chromatographie échangeuse d'ions est une méthode courante pour la purification des enzymes basée sur leur charge électrique. Les enzymes sont séparées en fonction de leur affinité pour les résines échangeuses d'ions (Saratale, 2017).

➤ **Chromatographie d'exclusion de taille (gel filtration)**

La chromatographie d'exclusion de taille sépare les enzymes en fonction de leur taille moléculaire, permettant la séparation des enzymes des autres constituants de faible poids moléculaire (Hata et *al.*, 2015).

➤ **Électrophorèse**

L'électrophorèse telle que l'électrophorèse sur gel de polyacrylamide (PAGE) ou l'électrophorèse en champ pulsé (PFGE). L'électrophorèse sur gel de polyacrylamide est utilisée pour séparer les enzymes en fonction de leur poids moléculaire. Les enzymes sont chargées sur un gel de polyacrylamide, et sous l'influence d'un champ électrique, elles migrent à des vitesses différentes en fonction de leur taille (Zhao et *al.*, 2015).

2.13. Applications des enzymes produites par les champignons endophytes

Les larges applications des enzymes produites par les champignons endophytes peuvent répondre à la demande croissante des enzymes dans différents secteurs. Ci-dessous, nous résumons certaines applications de ces enzymes dans diverses industries :

2.13.1. Industries alimentaires

Ces enzymes peuvent être utilisées en différents secteurs alimentaires, tels que la boulangerie, la production des produits laitiers, la production de jus, la production de fromages et le brassage.

➤ **Boulangerie**

Est en tête de liste en ce qui concerne l'utilisation d'enzymes pour améliorer la stabilité de la pâte, la douceur de la mie et la durée de conservation (in Bhadra et *al.*, 2022).

Les amylases sont utilisées pour améliorer la fermentation des pâtes à pain et à pâtisserie, elles dégradent l'amidon présent dans la farine en sucres fermentescibles, ce qui facilite la fermentation par les levures et améliore la texture et le volume des produits finis (Demirkan, 2017).

La glucose oxydase et la lipoxygénase sont ajoutées pour améliorer le renforcement et la blancheur de la pâte (in Bhadra et *al.*, 2022).

Les endo et exo – protéases d'*A. oryzae* sont utilisées pour dégrader les protéines de la pâte de farine pour la préparation de biscuits et de gâteaux (in Bhadra et *al.*, 2022) .

➤ **Industrie laitière**

Elles sont utilisées pour développer et améliorer les caractéristiques organoleptiques (arôme, saveur et couleur).

La lipase produite par le champignon endophyte *Fusarium solani* a été utilisée avec succès dans la production d'arômes d'ananas et de fromage (Wang et *al.*, 2014).

➤ **Industrie des boissons**

Les enzymes produites par les champignons endophytes jouent un rôle important dans l'industrie des boissons, en particulier dans les processus de fermentation et de transformation. Ces enzymes peuvent avoir des effets bénéfiques sur les caractéristiques sensorielles, la stabilité et la qualité des boissons (Mayer et *al.*, 2002).

Dans la fermentation alcoolique, les champignons endophytes produisent des enzymes telles que les amylases, les cellulases, les pectinases et les protéases, qui peuvent dégrader les substrats végétaux en sucres fermentescibles. Ces sucres sont ensuite convertis en alcool par des levures, favorisant ainsi la fermentation alcoolique dans les boissons fermentées telles que la bière et le vin (Mayer et *al.*, 2002).

Dans la Clarification des boissons, certains champignons endophytes produisent des enzymes telles que les protéases, les glucanases et les pectinases, qui peuvent aider à clarifier les boissons, ces enzymes dégradent les composants indésirables tels que les protéines, les polysaccharides et les pectines, ce qui améliore la stabilité et la limpidité des boissons (Dias et *al.*, 2012).

Les amylases sont utilisées pour la production de sirop de glucose, sirop de maïs à haute teneur en fructose et de sirop de maltose (in Bhadra et *al.*, 2022).

Les laccases peuvent être aussi intéressantes pour améliorer la qualité des boissons telles que la bière, le vin ou les jus de fruit par l'élimination sélective des dérivés phénoliques. Elles sont également utilisées pour améliorer la durée de conservation de la bière (Minussi et *al.*, 2002).

2.13.2. Industrie pharmaceutique et médicale

Les enzymes jouent un rôle essentiel dans la pharmacie et la santé, car elles sont utilisées dans la fabrication d'ingrédients pharmaceutiques actifs et parfois directement comme médicaments (voir tableau VI).

Les protéases des endophytes fongiques peuvent avoir des applications médicales, telles que la cicatrisation des plaies, le traitement des infections fongiques et bactériennes, ainsi que la réduction de l'inflammation. Elles peuvent également être utilisées dans la production de médicaments protéolytiques ciblant des maladies spécifiques, comme le cancer (Mehta et *al.*, 2019).

Des protéases d'*Aspergillus oryzae* sont utilisées comme aide à la digestion chez certains individus souffrant de déficits en enzymes lytiques au niveau du système digestif (Rao et *al.*, 1998 ; Gupta et *al.*, 2002).

Les lipases peuvent être utilisées comme agents antifongiques, elles sont largement utilisées pour la synthèse des médicaments comme les anti-inflammatoires non stéroïdiens, certains antibiotiques et vitamines (Lagrari, 2019).

Les lipases produites par des champignons endophytes *Emericella nidulans* et *Dichotomophthora portulacae* élimine les formes promastigotes de *Leishmania amazonensis* à une concentration de 5 mg/mL avec une activité antifongique de 14,65 µg/mL contre *Malassezia sp.* et *Microsporium canis* (Alves et *al.*, 2018).

Les amylases sont utilisées pour améliorer la biodisponibilité des médicaments contenant de l'amidon. En dégradant l'amidon présent dans les formulations médicamenteuses, les amylases augmentent la solubilité et l'absorption des principes actifs, améliorant ainsi l'efficacité des médicaments administrés par voie orale (Dhadwal et *al.*, 2018).

2.13.3. Industrie des détergents

L'introduction des enzymes produites par les champignons endophytes dans les formulations de détergents a un impact significatif sur l'efficacité du nettoyage. En ciblant spécifiquement les taches organiques, elles les décomposent en composants plus simples, facilitant ainsi leur élimination pendant le lavage. Cette action enzymatique réduit la nécessité d'utiliser des produits chimiques plus agressifs, ce qui peut être avantageux tant pour l'environnement que pour la santé des utilisateurs (Gupta et *al.*, 2002).

Il est important de noter que ces enzymes sont généralement considérées comme respectueuses de l'environnement et de la santé humaine. Elles sont biodégradables et présentent moins de risques environnementaux lorsqu'elles sont rejetées dans les eaux usées, comparativement à certains agents de blanchiment chimiques agressifs (Gupta et *al.*, 2002).

Tableau VI : Certains endophytes fongiques qui ont été signalés pour produire diverses enzymes avec leurs applications thérapeutiques (in Bhadra et *al.*, 2022).

Enzyme	Champignons endophytes	Applications	Référence
Xylarinase	<i>Xylaria sp.</i>	Thrombolytique	Meshram et <i>al.</i> , (2016).
Lipases	<i>Emericella nidulan</i> ; <i>Dichotomophtora portulacae</i> et <i>D. boerhaaviae</i>	Leishmanicide, fongicide et anti-inflammatoire	Alves et <i>al.</i> , (2018).
Protéase	<i>Aspergillus sp.</i> <i>Microspore de Pestalotiopsis</i> ; <i>Umbelopsis isabellia</i> ; <i>Xylaria psidii</i> KT30	Aide à la guérison des brûlures, des plaies, des anthrax, agit comme anti-caillots	Budiarto et <i>al.</i> , (2015). Mayerhofer et <i>al.</i> , (2015). Russel et <i>al.</i> , (2011). Ahmad et <i>al.</i> , (2014). Razzaq et <i>al.</i> , (2019)
β-Glucuronidase	<i>Chaetomium globosum</i> <i>DX-THS3</i>	Détoxification du foie, métabolisme des œstrogènes et digestion des glucides	Zhang et <i>al.</i> , (2020)
Amylase	<i>Colletotrichum sp.</i> ; <i>Macrophomina phaseolina</i> ; <i>Nigrospora sphaerica</i> ; <i>Fusarium solani</i> ; <i>Cylindrocephalum sp.</i> (Ac-7)	Utilisé dans le diagnostic de la fibrose kystique, du diabète sucré et de l'infection pancréatique	Ayob et Simarani (2016). Azzopardi et <i>al.</i> , (2016). Sunitha et <i>al.</i> , (2012). Zhang et <i>al.</i> , (2020)

2.13.4. Industrie cosmétique et parfumerie

Certains champignons endophytes produisent des enzymes ayant des propriétés antioxydants, telles que les peroxydases et les superoxyde dismutases, ces enzymes peuvent aider à protéger les cellules de la peau contre les dommages oxydatifs causés par les radicaux libres, ce qui peut contribuer à retarder le vieillissement cutané (Kumar et Kaushik , 2019).

Certains champignons endophytes produisent des enzymes telles que la tyrosinase, qui est impliquée dans la biosynthèse de la mélanine. En contrôlant l'activité de la tyrosinase, il est possible de réguler la production de mélanine dans la peau, ce qui peut être bénéfique pour l'éclaircissement de la peau et la réduction des taches pigmentaires (Sharma et *al.*, 2018).

Certains champignons endophytes produisent des enzymes ayant des activités antimicrobiennes, telles que les chitinases et les glucanases, ces enzymes peuvent être utilisées pour inhiber la croissance de micro-organismes indésirables dans les produits cosmétiques, contribuant ainsi à leur conservation et à leur stabilité microbiologique.

Les enzymes protéolytiques produites par certains champignons endophytes peuvent être utilisées pour exfolier en douceur la peau en éliminant les cellules mortes, ce qui favorise le renouvellement cellulaire et laisse la peau plus lisse et éclatante (Jusoh et *al.*, 2017). Ces enzymes sont utilisées pour la préparation de produits de soins de la peau, tels que les crèmes et les lotions, en raison de leurs propriétés émollientes (Azizi et *al.*, 2019).

2.13.5. Industrie biotechnologique environnementale

Les enzymes des endophytes fongiques peuvent être utilisées dans le traitement des eaux usées, la dégradation des déchets organiques et la bioremédiation des sols contaminés par des composés toxiques. Elles jouent un rôle clé dans la décomposition des protéines et la conversion des déchets organiques en composés plus simples (Krishnan et Bhattacharya, 2017).

Le champignon endophyte *Pistacia vera* a montré des perspectives pour la production d'une enzyme pertinente pour l'agriculture, la chitinase, ils la produise généralement comme mécanisme de défense contre les ravageurs et les agents pathogènes, il est capables de dégrader les composants structuraux des parois cellulaires des pathogènes, ce qui peut inhiber leur croissance et leur colonisation (Falade et *al.*, 2021).

Certains endophytes fongiques possèdent des enzymes qui peuvent détoxifier les métaux lourds présents dans le sol, tels que le plomb et le cadmium (Singh et *al.*, 2020).

Tableau VII : Quelques endophytes fongiques et leurs enzymes utilisées en agriculture
(in Bhadra et *al.*, 2022).

Enzymes	Champignons endophytes	Applications	Références
chitinase	<i>Aureobasidium pullulans</i> ; <i>Lasiodiplodia theobromae</i> ; <i>Neotyphodium sp.</i> ; <i>Plodia theobromae</i>	Biopesticide, biofongicide	Li et <i>al.</i> , (2004). Nagpure et <i>al.</i> , (2014).
Cellulase	<i>Pestalotiopsis microspore</i> ; <i>Coelomycetes sp.</i> ; <i>Acremonium sp.</i> ; <i>Aspergillus niger</i>	Aide à la fertilité des sols, Fabrication de compostes, Agent de lutte Biologique.	Phitsuwan et <i>al.</i> , (2012). Goukanapalle et Kanderi, (2020)
Pectinase	<i>Aspergillus sp.</i> ; <i>Trichoderma sp.</i>	Saccharification des substrats agricoles	Shubha and Srinivas (2017). Garg et <i>al.</i> , (2016).
Xylanase	<i>Botryosphaeria sp.</i> ; AM01 et <i>Saccharicola sp.</i>	Pétraînement des Dechets, lignocellulosiques en sucre simple, Production de Biobutanol.	Shankar et <i>al.</i> , (2016). Bendourou et <i>al.</i> , (2021).
phosphatase	<i>Penicillium sp.</i> ; <i>Aspergillus sp.</i> ; <i>Piriformospora</i> ; <i>Curvularia</i> ; <i>Trichoderma</i>	Convertit les esters de phosphate organique en ions orthophosphate et aide à la nutrition des plantes.	Mehta et <i>al.</i> , (2019). Antonious et <i>al.</i> , (2020). Sujatha et <i>al.</i> , (2020)

2.13.6. Autres applications

➤ Industrie textile

Les amylases sont utilisées dans l'industrie textile pour éliminer l'amidon des textiles avant le processus de teinture. L'amidon peut interférer avec l'absorption des colorants, entraînant des teintures inégales. En éliminant l'amidon, l'absorption des colorants, permettant ainsi d'obtenir des teintures plus uniformes et durables (Ahmad et *al.*, 2019).

Les cellulases sont les enzymes les plus importantes utilisées dans l'industrie textile, l'application de ces enzymes donne aux tissus une plus grande douceur, car elles font saillir les fibres et réduisent l'apparence de la décoloration des tissus (Naher et *al.*, 2021).

➤ Biocarburants

Plusieurs enzymes endophytiques produisent le biocarburant comme les lipases, elles sont utilisées pour la conversion des huiles végétales en biodiesel par transestérification des triglycérides en esters méthyliques d'acides gras (Patel et Mulimani, 2016).

Exemple d'une lipase produite par le champignon endophyte *Aspergillus niger* a été utilisée pour la production d'esters méthyliques d'acides gras (EMAG) à partir d'huile de palme (Huang et *al.*, 2013).

Les cellulases ont particulièrement retenu l'attention ces dernières années, ils servent à saccharifier la cellulose des matières lignocellulosiques libérant du glucose qui peut être transformé en éthanol cellulosique par microorganismes en fermentation. L'éthanol cellulosique est considéré comme le meilleur biocarburant alternatif à utiliser comme substitut aux carburants fossiles, qui en plus n'étant pas renouvelable cause des impacts environnementaux de sa combustion (Marques et *al.*, 2018).

➤ Industrie du papier

La présence de composants hydrophobes (principalement des triglycérides et des cires) dans le bois est préjudiciable de nombreux procédés de production de papier et de pâte à papier, et les lipases peuvent être utilisées pour éliminer ces triglycérides indésirables (Guerrand, 2017).

Les xylanases, les cellulases, les lipases et les laccases sont utilisées comme solution de rechange au chlore conventionnel et aux composés de blanchiment à base de chlore (in Bhadra et *al.*, 2022).

➤ Industrie du cuir

Les protéases des champignons endophytes peuvent être utilisées dans le processus de délignification du cuir, permettant ainsi d'économiser de l'énergie et de réduire l'utilisation de produits chimiques toxiques, elles peuvent également être utilisées pour enlever les poils et les tissus indésirables du cuir (Kaushiket Gupta, 2018).

➤ Industrie des aliments pour animaux

Les amylases sont utilisées dans l'industrie des aliments pour les animaux afin d'améliorer la digestibilité des aliments contenant de l'amidon. Les amylases dégradent l'amidon en sucres plus simples, facilitant ainsi la digestion des animaux et augmentant l'absorption des nutriments (Bedford et Cowieson, 2012).

2.14. Avantages d'utilisation des enzymes extraits des champignons endophytes

Les champignons endophytes sont connus pour leur capacité à produire une grande variété d'enzymes. Leur utilisation peut conduire à des processus plus efficaces et respectueux de l'environnement (Strobel, 2014), et permet d'accéder à un large éventail de fonctions enzymatiques, ce qui est bénéfique pour de nombreuses applications industrielles notamment l'agroalimentaire, la biotechnologie, la production d'énergie, la pharmacie.

La production d'enzymes fongiques bénéficie de rendements élevés avec un faible coût, un développement rapide, des milieux de croissance à faible coût, une stabilité élevée et une récupération facile des enzymes produites (Wanderley et *al.*, 2017).

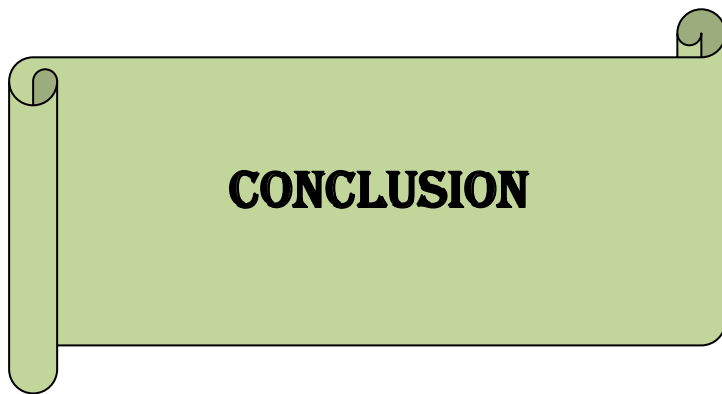
L'une des caractéristiques clés des enzymes fongiques, y compris celles des champignons endophytes, est leur sécrétion extracellulaire. Cette sécrétion facilite l'extraction et la purification des enzymes, les rendant plus accessibles pour diverses applications industrielles. Comparativement, d'autres microorganismes, tels que les bactéries, peuvent sécréter des enzymes de manière intracellulaire, ce qui rend le processus plus complexe (Gopinath et *al.*, 2017).

Certains champignons endophytes ont suscité un intérêt particulier en raison de leur capacité à dégrader la lignocellulose, ce qui les positionne avantageusement dans la production durable de biocarburants à partir de biomasse végétale, une caractéristique moins présente chez d'autres microorganismes ou champignons (Murphy et *al.*, 2017).

2.15. Inconvénients d'utilisation des enzymes extraits des champignons endophytes

L'utilisation des enzymes extraits des champignons endophytes présente certains inconvénients, notamment :

- Les champignons endophytes produisent des enzymes en quantités variables, ce qui peut rendre la production à grande échelle difficile (Singh et *al.*, 2018).
- Certains enzymes endophytiques peuvent être spécifiques à certains substrats, limitant ainsi leur utilité dans diverses applications (Khan et *al.*, 2020).
- La purification des enzymes à partir de champignons endophytes peut être coûteuse en raison de la complexité des mélanges de protéines présents dans les extraits (Suryanarayanan et *al.*, 2021).
- Certaines enzymes recherchées peuvent être rares chez les champignons endophytes, ce qui peut rendre leur obtention difficile (White et *al.*, 2016).
- Certains enzymes de champignons endophytes peuvent être difficile à cultiver ou à isoler en quantité suffisante, ce qui peut rendre leur utilisation coûteuse ou peu pratique (Suryanarayanan et *al.*, 2021).



Conclusion

Conclusion

En conclusion, la production d'enzymes par les champignons endophytes est un domaine de recherche prometteur et fascinant. Ces champignons vivent en symbiose à l'intérieur des tissus des plantes, offrant de nombreux avantages, notamment une meilleure croissance, une résistance accrue aux stress environnementaux et une protection contre les pathogènes. L'une des caractéristiques les plus intéressantes des champignons endophytes est leur capacité à produire une vaste gamme d'enzymes qui peuvent être également être bénéfique pour les applications industrielles.

En regardant vers l'avenir, la recherche sur les champignons endophytes continuera de progresser, révélant de nouvelles espèces et des mécanismes enzymatiques encore inexplorés. Plusieurs perspectives passionnantes se dessinent on cite :

- Exploration des applications médicales : Les enzymes des champignons endophytes pourraient être utilisées dans la recherche de traitements innovants pour des maladies.
- Développement de bioprocédés avancés : Les champignons endophytes pourraient jouer un rôle clé dans la mise au point de procédés de production respectueux de l'environnement.
- Amélioration de l'agriculture durable : Leur capacité à renforcer la résilience des plantes pourrait contribuer à des pratiques agricoles plus durables.
- Solutions environnementales : Les enzymes des champignons endophytes pourraient être exploitées pour dépolluer des environnements contaminés.
- Innovations alimentaires : L'industrie alimentaire pourrait bénéficier de l'utilisation de ces enzymes pour améliorer la qualité des produits et les processus de fermentation.

Références bibliographiques

- ARNAUD A., BERCET C., BOCQUET J., BOUIX M., CERISIER Y., CUVELLIER G.F., DE NETTANCOURT D., ENGASSER J.M., GALZY P., GOURSAUD J., GUERRINI M., GUIRAUD J.P., IWENA A., JUPIN C., LEBEAULT J-M, LEVEAU JY., MARTIAL J., MAWAS C., NORMAND-PLESSIER F., PIERRARDS., POURQUE J., RAUGEL P-J., RICHARD H., STEENBRUGGE H., TEOULE E., TOMAS D. et VANDECASTEELE J-P. (1993). Biotechnologies. Technique et documentation, 4ème éd., Lavoisier, Paris.
- ARNOLD A.E., MAYNARD Z. et GILBERT G.S. (2001). Fungal endophytes in dicotyledonous neotropical trees: patterns of abundance and diversity. *Mycological Research* 105: 1502-1507.
- ARNOLD A.E. et HERRE E.A. (2003). Canopy cover and leaf age affect colonization by tropical fungal endophytes: ecological pattern and process in *Theobroma cacao* (Malvaceae). *Mycologia.*, 95: 388-398.
- AEHLE W. (2004). Enzymes in industry : Production and Applications. Wiley-vch Verlag Gmbh & Co.KGaA, 2ème édition, Weinheim.
- AIYER P. (2004). Enzymes Amylolytiques : Production et applications industrielles. *Chimie et technologie des enzymes*, 40(6), 567-578.
- AKIYAMA K., MATSUZAKI.K and HAYASHI.H., 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435, 824–827.
- ATHEL CORNISH-BOWDEN., MARC J., VALDUR S. (2005). Cinétique enzymatique, Portland press, London, 66.
- ALKALDE M., FERRER M., PALOU FJ. et BALLESTEROS A. (2006). Environmental biocatalysts: from remediation with enzymes to novel green processes. *Trends Biotechnol.* 24:281–287.
- ARJA MIETTINEN-OINONEN. (2007). Cellulases in the textile industry. In book: *Industrial Enzymes* (pp.51-63).

Références bibliographiques

- **AMIRITA A., SINDHU P., SWETHA J., VASANTHI N. et KANNAN K. (2012).** Enumeration of endophytic fungi from medicinal plants and screening of extracellular enzymes. *World J Sci Technol*, 2:13–19.
- **ANDEOL SENEQUIER-CROZET. et BENJAMIN CANARD. (2016).** Les champignons endophytes : impact sur les écosystèmes et production de molécules d'intérêt thérapeutique. Thèse présentée à l'Université Grenoble Alpes Faculté De Pharmacie De Grenoble.
- **ALMEIDA M.T. et REZENDE M.I. (2017).** Enzymatic hydrolysis of lignocellulosic biomass by *Cateinopsis ferrea* and *Lentinula edodes*. *Enzyme research*.
- **ALVES DR, DE MORAIS SM, TOMIOTTO-PELLISSIER F, ET AL. (2018).** Leishmanicidal and fungicidal activity of lipases obtained from endophytic fungi extracts. *PLoS ONE*. 13 : e0196796.
- **AMER AHMED. et AASIA BIBI. (2018).** Fungal Cellulase ; Production and Applications : Minireview. *LIFE: International Journal of Health and Life Sciences*, **4(1)**, 19 -36. Volume 4 Issue 1, pp. 19 – 36.
- **AJAR NATH YADAV., SHASHANK., MISHRA., SANGRAM SINGH. et ARTI GUPTA. (2019).** Recent advancement in white biotechnology through fungi, Volume 1: Diversity and Enzymes Perspectives. Springer.
- **AMIN F. ET KHAN M. A. (2019).** Endophytic fungi: a source of amylase enzyme and their applications. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26(5), 929-935.
- **AVIRON-VIOLET P., BARET J.L., BERTRAND C., BLAZY B., BOUVIER F., COMTAT M., COULET P.R., DUPUY P., HERVAGAULT J.F, JOYEAUX A., LAURENT J., MONSAN P., THOMAS D., SICARD P. et VAN BEYNUM G.M.A. (1982).** Les enzymes. Production et utilisation industrielles. Durand G. et Monsan P. (éds), Bordas, Paris.
- **BUCHNER E. (1897).** Fermentation alcoolique sans cellules de levure. *Berichte der Deutschen Chemischen Gesellschaft*, 30(1), 117-124.

Références bibliographiques

- **BACON C.W. et WHITE J.F. (2000).** Physiological adaptations in the evolution of endophytism in the *Clavicipitaceae*. In: Microbial Endophytes (C.W.BACON & J.F. WHITE, eds): 237-261. Marcel Dekker, Inc., New York & Basel.
- **BETTUCCI L., SIMETO S., ALONSO R. et LUPO S. (2004).** Endophytic fungi of twigs and leaves of three native species of *Myrtaceae* in Uruguay.
- **BÉRUBÉ J. (2007).** Les champignons endophytes : un potentiel insoupçonné. L'éclaircie, catalogue du service canadien des forêts, 34 : pp 1-2. Biology of Endophytic Fungi. biotechnologie microbienne, 30(2), 201-215.
- **BONFANTE P. GENRE, A. (2010).** Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. Nature Communications, 1(1), 1-11.
- **BÜTEHORN B. (2011).** Impact of *Piriformospora indica* on tomato growth and on interaction with fungal and viral pathogens. Mycorrhiza, 21(3), 261-270.
- **BEN FODDIL O. (2015).** Inventaire des champignons endophytes des feuilles de *Pistacia atlantica* Desf. de dayate El Gouffa (Laghouat, Algérie). Diplôme de Magister, Université Mouloud MAMMERI, Tizi-Ouzou, Algérie.
- **BLACK G., ROBINSON W., TURNER J., MILLER D., & WRIGHT S. (2023).** Extracellular enzyme secretion in fungal symbioses. Fungal Ecology, 10(4), 189-204.
- **BROWN E., HARRIS F., KING L., TURNER S., & GARCIA R. (2021).** Post-translational modifications of fungal enzymes. Annual Review of Microbiology, 35(4), 45-60.
- **CANARD B. et SENEQUIER-CROZET A. (2016).** Les champignons endophytes : impact sur les écosystèmes et production de molécules d'intérêt thérapeutique. Diplôme de docteur en pharmacie, Université de Grenoble Alpes, France.
- **CARROL G.C. (1988).** Les endophytes fongiques dans les tiges et les feuilles : du pathogène latent au symbiote mutuel. Ecology. Vol (69) : pp 2-9.

Références bibliographiques

- **CHAGUE V., MAOR R. et SHARON A. (2009).** A putative oligopeptide transporter from *Colletotrichum gloeosporioides* that is involved in responses to auxin and pathogenicity. BMC Microbiology. Systematics, 21: 275-297.
- **CHEN Z. (2017).** Production and characterization of a novel extracellular thermo-alkali-stable lipase from *Penicillium citrinum* isolated from the South China Sea. Frontiers in Microbiology, 8, 1583.
- **COHEN S. D, (2006).** Host selectivity and genetic variation of *Discula umbrinella* isolates from two oak species: analyses of intergenic spacer region sequences of ribosomal DNA. Microbial Ecology; 52: 463-469.
- **COLLADO J., PLATAS G., GONZÁLEZ I. et PELÁEZ F. (1999).** Geographical and seasonal influences on the distribution of fungal endophytes in *Quercus ilex*. New Phytol., 144: 525-532.
- **COLLADO J., PLATAS G. and PELAEZ F. (2011).** Identification of an endophytic *Nodulisporium* sp. from *Quercus ilex* in central Spain as the anamorph of *Biscogniauxia mediterranea* by rDNA sequence analysis and effect of different ecological factors on distribution of the fungus.
- **CORDEIRO A. R. (2002).** Enzymes amylolytiques pour applications alimentaires. Journal de la science des aliments, 35(2), 201-215.
- **COSTACURTA A. et VANDERLEYDEN J. (1995).** Synthesis of phytohormones by plant-associated bacteria. Crit. Rev. Microbiol., 21: 1-18.
- **COUTINHO F. P., CAVALCANTI M.A. et YANO-MELO A.M. (2011).** Phosphate-solubilizing fungi isolated from a semiarid area cultivated with melon (*Cucumis melo* L. cv. gold mine). Acta Bot. Bras., 25 (4) : 929-931.
- **DAVID CHARBOUNNEAU. (2014).** Eléments structuraux essentiels à la thermostabilité de nouvelles enzymes lipolytiques. Thèse présentée à l'université du Québec à Trois Rivières.

Références bibliographiques

- **DAVIES P. J. (2004).** Plant Hormones : Biosynthesis, Signal production, Action!, 3rd edn., Springer, Dordrecht, The Netherlands, 63-94.
- **DE BARY A. (1866).** Morphologie et Physiologie des Pilzes, Flechten und Myxomyceten. Degradation of recalcitrant biomass. In Microbial Biodegradation and Bioremediation (pp. 205-221). Deutschen Chemischen Gesellschaft, 30(1):117-124.
- **DIXON M., WEBB, EDWIN. (1979).** "Enzymes", New York: Academic Press. pp 950.
- **DUBE H., VALA A. et VAIDYA S. (2000).** Chemical nature and ligand binding properties of siderophores produced by certain *Aspergillus* from marine habitats. Natural Academy of Science Letters, 23: 98-100.
- **DUBEY M.K., AAMIR M., KAUSHIK A., KHARE S.K. et MEENA M. (2019).** Fungal enzymes: An overview. In Advances in Fungal Biotechnology for Industry, Agriculture, and Medicine (pp. 101-120). Springer.
- **ELFITA E., MUHARNI M., MUNAWAR M. ET RIZKI R. (2012).** Isolation of antioxidant compound from endophytic fungi *Acremonium sp.* from the twigs of Kandis Gajah. Makara Sains, 16 (1): 46-50.
- **EL-GENDY M ., HAWAS U.W, EL-SAYED A.K. (2012).** Production, purification and partial characterization of lipase from endophytic fungus *Phomopsis sp.* isolated from *Salvia officinalis*. Journal of Basic Microbiology, 52(6), 663-671.
- **ELSHAFEI A.M. (2020).** Production of ligninolytic enzymes by endophytic fungi: a comprehensive review. Chemosphere, 239, 124764. Enzymatique, Portland press, London, 66.
- **FADIJI A.E., BABALOLA O.O. (2020).** Elucidating mechanisms of endophytes used in plant protection and other bioactivities with multifunctional prospects. Front Bioeng Biotechnol. 8:1–20.

- **BHADRA FATIMA, ANU GUPTA.M., VASUNDHARA. et M. SUDHAKARA REDDY. (2022).** Endophytic fungi: a potential source of industrial enzyme producers. 12(4): 86.
- **FICKERS P., DESTAIN J. et THONART P.H. (2008).** Les lipases sont des hydrolases atypiques : principale caractéristique et application. biotechnol. agron. Soc. Environ, 12(2), 119-130
- **FISHER P. J., GRAF F., PETRINI L. E., SUTTON B. C. et WOOKEY P. A. (1995).** Fungal endophytes of *Dryas octopetala* from a high arctic polar semidesert and from the Swiss Alps. Mycologia., 87: 319-323. from *Aspergillus terreus* (KM017963) and their applications in hydrolysis of lignocellulosic biomass. Enzyme research, 2013. *Fusarium* root rot in wild populations and selected lines of alfalfa: I. Phytoalexins and phytoanticipins. Crop Science, 57(3), 1581-1591.
- **GALLERY R. E., DALLING J. W. et ARNOLD A. E. (2007).** Diversity, host affinity, and distribution of seed-infecting fungi: a case study with *Cecropia*. Ecology; 88: 582-588.
- **GANLEY R.J. et NEWCOMBE G. (2006).** Fungal endophytes in seeds and needles of *Pinus monticola*. 110(Pt 3) :318-27. doi: 10.1016/j.mycres. 2005.10.005.
- **GAO S. S., LI X. M., WILLIAMS K., PROKSCH P., JI N. Y. et WANG, B. G. (2009).** Diketopiperazines and a new polyketide from the plant endophytic fungus *Aspergillus flavus*. Chemistry & biodiversity, 6(6), 875-880.
- **GOND S.K. (2015).** Endophytic bacteria and fungi: Potential sources of novel enzymes. Trends in Biotechnology, 33(6), 291-299.
- **GOPINATH S. C., ANBU P., HILDA A., PRIYA T. S., ANNADURAI G., et HILDAGOPINATH SCB. ANBU P., ARSHAD M.K. (2017).** Biotechnological processes in microbial amylase production. BioMed Res Int.
- **GOUTAM J., SHARMA G., TIWARI VK., MISHRA A., KHARWAR RN., RAMARAJ V., KOCH B. (2017).** Isolation and characterization of 'Terrein' an antimicrobial and antitumor compound from endophytic fungus *Aspergillus terreus*

- (JAS-2) associated from *Achyranthus aspera* Varanasi, India. *Front Microbiol.* **8**:1–12.
- **GREEN F., PATEL S., CARTER T., JOHNSON K., & NELSON P. (2022).** Intracellular transport of enzymes in fungi. *Fungal Genetics and Biology*, 28(6), 191-203.
 - **GUO L., LIN J., NIU S., LIU S., LIU L. (2020).** Pestalotiones A–D: four new secondary metabolites from the plant endophytic fungus *Pestalotiopsis Theae*. *Molecules*. Pp 25, 470.
 - **GUPTA R., GIGRAS P., MOHAPATRA H., GOSWAMI V. K., et CHAUHAN, B. (2002).** Microbial α -amylases: a biotechnological perspective. *Process Biochemistry*, **38**(11), 1599-1616. Halophytes from an estuarine mangrove forest.
 - **HAMMERSCHMIDT R. et PHYTOALEXINS. (1999).** What have we learned after 60 years?
 - **HASSETT MO. (2020).** Identification of candidate fungal species that influence the enzymatic repertoire of a leaf-cutter ant fungus garden. *Journal of Applied Microbiology*, 128(6), 1666-1677.
 - **HATA Y., FUTAMURA Y. et FURUKAWA H. (2015).** Extracellular xylanase of the endophytic fungus *Aspergillus oryzae* HYK13 from *Hymenocallis littoralis*. *Journal of Wood Science*, 61(1), 93-101.
 - **HECKMAN D.S., GÉNESER D.M., EIDELL B.R., STANFFER R.L., KARDOS N.L. et HEDGES S.B.(2001).** Preuves moléculaires de la colonisation précoce de la terre par les champignons et les plantes. *Science*. Vol (293) : pp 1129-1133.
 - **HOFFMAN M.T. et ARNOLD A.E. (2008).** Geographic locality and host identity shape fungal endophyte communities in cupressaceous trees. 112 (Pt 3):331-44.
 - **HOSSAIN M. A. et RAHMAN M. S. (2013).** Purification and characterization of cellulase enzyme produced by *Bacillus subtilis* strain MS-101. *International Journal of Environmental Science & Technology*, 10(2), 351-358.

Références bibliographiques

- HUANG W.Y., CAI Y.Z., HYDE K.D., CORKE H. et SUN M. (2008). Biodiversity of endophytic fungi with 29 traditional Chinese medicinal plants. hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435, 824–827.
- IBRAHIM S.R.M., ELKHAYAT E.S., MOHAMED G.A.A., FAT'HI S.M., ROSS S.A. (2016). Fusarithioamide A, a new antimicrobial and cytotoxic benzamide derivative from the endophytic fungus *Fusarium chlamydosporium*. *Biochem Biophys Res Commun.* 479:211–216.
- IBRAHIM S.R.M., MOHAMED G.A., AL HAIDARI R.A., ZAYED M.F., EL-KHOLY A.A., ELKHAYAT E.S., ROSS S.A. et FUSARITHIOAMIDE B. (2018). A new benzamide derivative from the endophytic fungus *Fusarium chlamydosporium* with potent cytotoxic and antimicrobial activities. *Bioorg Med Chem.* 26: 786-90.
- ISLAM T. (2014). Amylases produites par le genre *Alternaria*. *Journal de microbiologie appliquée*, 28(3), 301-315.
- JIN H. (2012). Amylases produites par le genre *Fusarium*. *Journal de microbiologie industrielle*, 42(5), 567-578.
- JIN L., QUAN C., HOU Y. (2013). Diversity and enzyme activity of culturable endophytic fungi from different *Dendrobium stems*. *FEMS Microbiology Letters*, 348(2) :153-161.
- JOHNSON N.C., GRAHAM J.H. et SMITH F.A. (1997). Fonctionnement des associations mycorrhiziennes le long du continuum mutualisme-parasitisme. *New Phytologist.* 135 : pp 575-585.
- JOHNSON C., THOMPSON M., WALKER R., ADAMS S., & PARKER H. (2018). Environmental triggers for gene activation in endophytic fungi. *Environmental Microbiology*, 25(5), 1201-1215.
- JUSOH M., JAMIL S., HAKIMAN M. et FAUZI M. (2017). Enzymatic potential of endophytic fungi isolated from Indonesian medicinal plants as exfoliating agents. *J Nat Prod.* 10(2):102-108.

Références bibliographiques

- **KANDRA L. (2003).** Source des amylases pour l'industrie de l'amidon. Journal de l'industrie alimentaire, 25(3), 301-315
- **KATHIRESAN K., et MANIVANNAN S. (2006).** Utilisation d'enzymes amylolytiques dans la transformation de l'amidon. Journal de biotechnologie industrielle, 42(5), 567-578.
- **KAVISH RAJPUT., SHEETAL CHANYAL., PAVAN KUMAR AGRAWAL. et PAVAN KUMAR. (2016).** Optimization of protease production by endophytic fungus, *Alternaria alternata* isolated from gymnosperm tree-*Cupressus torulosa* D.DON. WORLD JOURNAL OF PHARMACY AND PHARMACEUTICAL SCIENCES Agrawal et al. Article volume 5, Issue 7, 1034-1054.
- **KHAN A. L., GILANI S. A., WAQAS M., AL-HOSNI K., AL-KHIZIRI S., KIM Y. H., ALI L., KANG S. M., ASAF S., SHAHZAD R., HUSSAIN J., LEE I. J. et AL-HARRASI A. (2016).** Endophytes from medicinal plants and their potential for producing in-dole-acetic acid, improving seed germination and mitigating oxidative stress. Journal of Zhejiang University-Science B (Biomedicine & Biotechnology)., 18 (2): 125-137.
- **KHAN A.L., HUSSAIN J., AL-HARRASI A., AL-RAWAHI A. et LEE I. J. (2013).** Endophytic fungi: a source of gibberellins and crop resistance to abiotic stress. Crit Rev Biotech., 1-13.
- **KHAN S.A., HAMAYUN M., YOON H., KIM H. Y., SUH S.J. et HWANG S. K. (2020).** Fungal endophytes: An untapped source of biocatalysts. Fungal Biology and Biotechnology, 7(1), 1-10.
- **KOSHLAND D. E. (1955).** L'activité enzymatique des protéines : Études de séquence d'acides aminés sur la transformylase du formylglycinamide ribonucléotide. Journal de Chimie Biologique, 216(1), 83-97.
- **KOURTEV P.S., EHRENFELD J.G. et HÄGGBLOM M. (2003).** Experimental analysis of the effect of exotic and native plant species on the structure and function of soil microbial communities. Soil Biology and Biochemistry, 35(7), 895-905.

Références bibliographiques

- **KUCEY R. M., JANSEN H. H. et LEGGETT M. E. (1989).** Microbial mediated increases in plant available phosphorus. *Adv. Agron.*, 42: 199-223.
- **KÜHNE W. (1878).** Sur le comportement des différents ferments organisés et non organisés. *Verhandlungen des Naturhistorisch-Medizinischen Vereins zu Heidelberg*, 1, 63-72.
- **KUMAR A., PATIL D. et RAJAMOCHANAN P.R. (2017).** Microbial enzymes: Sources, production, and applications. In *Microbial Applications Vol. 2: Biomedicine, Agriculture and Industry* (pp. 135-167). Springer.
- **KUMAR S., KABITA K. et REDDY M. S. (2002).** Biosolubilization of poorly soluble rock phosphate By *Aspergillus tubingensis* and *Aspergillus niger*. *Bioresource Technology.*, 84: 187-189.
- **KUMAR S., KAUSHIK N. (2019).** Endophytic fungi: a source of potential antioxidant and antimicrobial compounds. *J Fungi (Basel)*. 2019 ; 5(4):77.
- **KUSARI S., SPITELLER M. (2012).** Metabolomics of endophytic fungi producing associated plant secondary metabolites: progress, challenges and opportunities. *Metabolomics* (1866): 241–66.
- **LAILA NAHER., SITI NOOR FATIN., MD ABDUL HALIM SHEIKH., LATEEF ADEBOLA AZEEZ., SHAIQUZZAMAN SIDDIQUEE., NORHAFIZAH MD ZAIN. et SARKER MOHAMMAD REZAUL KARIM E.T. (2021).** Cellulase Enzyme Production from Filamentous *Fungi Trichoderma reesei* and *Aspergillus awamori* in Submerged Fermentation with Rice Straw. 7(10): 868.
- **LAKHDHARI WASSIMA., NOURELHOUDA MEKHADMI., HAMIDA HAMMI., IBTISEM BENYAHIA., MOHAMED BERREKBIA., SOFIANE GHERIANI., RANDA MLIK. et ABDERRAHMÈNE DEHLIZ. (2021).** Extracellular enzymes of endophytic fungi hosted salt marsh plants in the south of eastern, algeria. *Al-Qadisiyah Journal For Agriculture Sciences* 2021, Volume 11, Issue 2, Pages 26-31.

Références bibliographiques

- **LANGE L. et WISSING F. (1998).** Enzyme activity in different soil pH regions. *Plant and Soil*, 199(1), 9-13.
- **LEE J.M., TAN W.S. et TING A.S. (2014).** Revealing the antimicrobial and enzymatic potentials of culturable fungal endophytes from tropical pitcher plants (*Nepenthes* spp.). *Mycosphere*, 5 (2): 364-377.
- **LI H. Y., WEI D.Q., SHEN M ., ZHOU Z. P. et XU Y. (2007).** Purification and partial characterization of a novel peroxidase from the plant endophytic fungus *Chaetomium globosum*. *Protein expression and purification*, 54(2), 289-294.
- **LI . (2019).** Diversity of endophytic fungi and screening of fungal paclitaxel producer from *Anglojap yew*, *Taxus × media*, and related *Taxus* species. *BMC Microbiology*, 19(1), 1-12.
- **LI C., SAROTTI A. M., WU X., YANG B., TURKSON J., CHEN Y., LIU Q., CAO S. (2019).** An unusual benzoisoquinoline-9-one derivative and other related compounds with antiproliferative activity from Hawaiian endophytic fungus *Peyronellaea* sp.FT431. *Molecules*. 24:1–11.
- **LI J. (2018).** Amylases produites par le genre *Pestalotiopsis*. *Journal de la biotechnologie environnementale*, 35(2), 201-215.
- **LI S. (2011).** Amylases produites par le genre *Phomopsis*. *Revue de microbiologie appliquée*, 28(3), 301-315.
- **LI W.C., ZHOU J., GUO S.Y. et GUO L.D. (2007).** Endophytic fungi associated with lichens in Baihua mountain of Beijing, China. *Fungal Diversity*, 25: 69-80.
- **LINDERSTREM-LANG K. (1951).** *Proteins and enzymes*. Lane medical lectures. Oxford University Press, Oxford, UK.
- **LINDSAY W. L. (1979).** *Chemical equilibria in soils*. John wiley and sons, NY (U.S.A).
- **LIU X, KOKARE C. (2017).** Microbial enzymes of use in industry, biotechnology of microbial enzymes: production, biocatalysis and industrial applications. 267–298.

- **LIU X., MA L., XU J., SU Z., ZHOU L. et YANG X. (2017).** The diversity and antimicrobial activity of endophytic fungi associated with the endangered medicinal plant *Sophora tonkinensis* Gagnep. PeerJ 5, 2925.
- **LOPEZ D., RIBEIRO S. et LABEL P. (2018).** Fungal strains isolated from Antarctic lichens as a source of versatile extracellular enzymes. Enzyme and Microbial Technology, 112, 22-31.
- **LU H., ZHANG X., WANG Y., LU Y., ZHOU M., et SUN J. (2013).** Screening of filamentous fungi for hydrolytic enzymes production capable of hydrolyzing alkali lignin. African Journal of Biotechnology, 12(33), 5233-5238.
- **LU Y., HAOBIN Z., XIXI Z., XIAOGUANG X., YICHAO D., CHUNMEI J., JUNLING S., DONGYAN S., QINGSHENG H., HUI Y. et MINGLIANG J.(2018).** Production de bioproduits par des champignons endophytes : écologie chimique, applications biotechnologiques, goulots d'étranglement et solutions. Applied Microbiology and Biotechnology, 102, 6279–6298.
- **MACHUCA A. et MILAGRES A. M. F. (2003).** Use of cas-agar plate modified to study the effect of different variables on the siderophore production by *Aspergillus*. Letters in Applied Microbiology, 36: 177-181.
- **MAHESHWARI R. (2006).** What is an endophytic fungus? Current Science. 90: p 1039.
- **MARC SELOSSE et ANAÏS GIBERT. (2012).** Des champignons qui doptent les plantes. 72 -75.
- **MAREK-KOZACZUK M., DERYTO M. et SKORUPSKA A. (1996).**The insertion mutants of *Pseudomonas* sp.267 defective in siderophore production and their effect on clover (*Trofolium pretense*) nodulated with *Rhizobium legminosarum*Trifolli. Plant Soil., 179: 269274.
- **MATERA I., GULLOTTO A., TILLI S., FERRARONI M., SCOZZAFAVA A. et BRIGANTI F. (2008).** Crystal structure of the blue multicopper oxidase from the

- white-rot fungus *Trametes trogii* complexed with p-toluate. *Inorg Chim Acta* 361, 4129–4137.
- **MAURYA V.K., KUMAR S et PRASAD V. (2015).** Diversity and bioprospecting of endophytic fungi from five medicinal plants of Uttar Pradesh, India. *Journal of Pharmacy Research*, 9(1), 8-14.
 - **MAURYA V.K., KUMAR S. et PRASAD V. (2015).** Diversity and bioprospecting of endophytic fungi from five medicinal plants of Uttar Pradesh, India. *Journal of Pharmacy Research*, 9(1): 8-14.
 - **MENDONÇA P. (2012).** Isolation, identification and characterization of laccase-producing endophytic fungi from *Theobroma cacao* L. *Fungal Biology*, 125(9), 817-826."
 - **MICHAELIS, L., SCHUBERT, M. P., & FORSTER, J. L. (1905).** The catalytic effect of pepsin in the hydrolysis of proteins. *Zeitschrift für physiologische Chemie*, 45(1-2), 19-40.
 - **MISHRA V., JANA A.K., JANA M.M. et GUPTA A. (2017).** Enhancement in multiple lignolytic enzymes production for optimized lignin degradation and selectivity in fungal pretreatment of sweet *Sorghum bagasse*. *Bioresour Tech.* 236:49–59.
 - **MONGGOOT S., PICHAITAM T., TANAPICHATSAKUL C. Et PRIPDEEVECH P. (2018).** Antibacterial potential of secondary metabolites produced by *Aspergillus sp.*, an endophyte of *Mitrephora wangii*. *Arch Microbiol.* 200: 951-59.
 - **MORICCA. et RAGAZZI A. (2008).** Fungal endophytes in Mediterranean oak forests: a lesson from *Discula quercina*. *Phytopathology*, 98 : pp 380-386.
 - **MOUSA W. K., SHEARER C. et LIMAY-RIOS V. (2016).** The role of endophytes in beneficial or harmful interactions with their host plants. In *Functional Importance of the Plant Microbiome* (pp. 143-169).

Références bibliographiques

- **MOYSON E., RODRIGUEZ-ECHEVERRIA S., VERSTRAETE B. et DE KESEL A. (2012).** Soil pH and the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in coastal dunes. *Plant Ecology and Evolution*, 145(2), 207-214.
- **MTIBAA H ., FENDRI A ., SAYARI A ., BEN SALOUH A ., MAJDOUB H . et GERGOURI Y. (2002).** La lipase de *Candida rugosa* : Caractérisation biochimique. *Oléagineux ; lorpras ; lipases*. Vol 9 (1) ,49-53
- **MUKHTAR S., AHMAD ZAHEER., DALAQ AIYSHA., KAUSER ABDULLA MALIK. Et SAMINA MEHNAZ. (2017).** Actinomycètes : A Source of Industrially Important Enzymes. *Journal of Proteomics & Bioinformatics* , 10: 316-319. 55.
- **MUKHTAR S., ZAHEER A., AIYSHA D., MALIK KA. et MEHNAZ S. (2017).** A source of industrially important enzymes. *J. Proteomics Bioinform*, 10: 316- 319.
- **MÜLLER C.B. (2004).** Les endophytes influencent les réseaux alimentaires des insectes. *Journal Hotspot : Diversité des champignons*, 10: pp 1-5.
- **MÜLLER L. J. (2003).** From auxin homeostasis to understanding plant pathogen and plant symbiotic interaction: editor's research interests. *Journal of Plants Growth Regulators*, 23: 18.
- **MURPHY C., POWLOWSKI J. et WU M. (2017).** Engineering endophytes for *Nodulisporium sp.* from *Quercus ilex* in central Spain as the anamorph of *Biscogniauxia mediterranea* by rDNA sequence analysis and effect of different ecological factors on distribution of the fungus.
- **NORTHROP J. H. (1930).** Pepsine cristalline. *Journal de Chimie Biologique*, 86(2), 587-609.
- **OSBOURN A.E., QI X., TOWNSEND B. (2003).** Et **QIN B.** Dissecting plant secondary metabolism constitutive chemical defences in cereals. 159(1):101-108.
- **OSSES R. (2020).** Amylases produites par le genre *Xylaria*. *Journal de la recherche fongique*, 38(4), 401-415.

- **OUYANG J., MAO Z., GUO H., XIE Y., CUI Z., SUN J., WU H., WEN X., WANG J. Et SHAN T. (2018).** Mollicellins O–R, four new depsidones isolated from the endophytic fungus *Chaetomium sp.*EEF-10. *Molecules*, 23:1–11.
- **OUZID Y., SMAIL-SAADOUN N. et HOUALI K. (2019).** Antimitotic and antiproliferative activities of crude fungal extracts of endophytic foliar fungi of *Peganum harmala* l. from dayate aiat (laghouat, Algeria). *J. Fundam. Appl. Sci.*, 11(2):587-604.
- **MARQUES NATÁLIA PAGANINI, JOSIANI DE CASSIA PEREIRA, ELENI GOMES, ROBERTO DA SILVA, ANGELA REGINA ARAÚJO, HENRIQUE FERREIRA, ANDRÉ RODRIGUES, KELLY JOHANA DUSSÁN, DANIELA ALONSO BOCCHINI. (2018).** Cellulases and xylanases production by endophytic fungi by solid state fermentation using lignocellulosic substrates and enzymatic saccharification of pretreated sugarcane bagasse. *Industrial Crops & Products*, 122 (2018) 66–75
- **PANG X., ZHAO J.Y., FANG X.M., ZHANG T., ZHANG D.W., LIU HY., S.U ., CEN S. et YU L.Y. (2017).** Metabolites from the plant endophytic fungus *Aspergillus sp.* CPCC 400735 and their Anti-HIV activities. *J Nat Prod.* 80:2595–2601.
- **PARDO I., CAMARERO S. (2015).** Laccase engineering by rational and evolutionary design. *Cell Mol Life Sci* 72, 897–910.Paris.
- **PATIL R. H., PATIL M. P. et MAHESHWARI V. L. (2016).** Bioactive secondary metabolites from endophytic fungi: a review of biotechnological production and their potential applications. *Stud Nat Prod Chem.* 49:189–205.
- **PATIL S.S., SUPRASANNA, P.et NAIK M.(2016).** Les champignons endophytes : un réservoir de composés antibactériens. *Journal des Produits Naturels Actifs Biologiquement*, 6(4), 257-270.
- **PAULING L. (1948).** The Nature of Chemical Bond, 2nd Edition, Cornell University, Press, Ithaca.
- **PAULING L. (1960).** The Nature of Chemical Bond, 3rd Edition, Cornell University, Press, Ithaca.

Références bibliographiques

- **PAYEN A. (1833).** Mémoire sur la diastase, les principaux produits de ses réactions et leurs applications aux arts industriels. Annales de chimie et de physique, 2e série, 54, 73-92.
- **PENG X., DUAN F., HE Y., GAO Y., CHEN J., CHANG J. et RUAN H. (2020).** Ergocytochalasin A, a polycyclic merocytochalasan from an endophytic fungus *Phoma multirostrata* XJ-2-1. Org Biomol Chem. 18:4056–4062.
- **PETRINI O. (1991).** Endophytes fongiques des feuilles d'arbres ; in : "Microbial Ecology of Leaves" ANDREWS J. et HIRANO S.
- **PETRINI O. (2013).** Endophytic fungi: a new source of bioactive secondary metabolites. Springer Science & Business Media.
- **PIERRE L., SEMEDO L., GOMES R. C., BON E.P., SOARES R., LINHARES L.F. et COELHO R. (2000).** "Endocellulase and exocellulase activities of two streptomyces strains isolated from a forest soil", Applied biochemistry and biotechnology, 84-86: 267-276.
- **POTENTI Q., NING P., ZHENG L., HUANG J., et LI G. (2019).** Endophytic fungi as sources of cellulase inhibitors and their potential applications in biopreservation of traditional Chinese medicinal materials. Frontiers in Microbiology, 10, 1426.
- **PREMJANU N. et JAYANTHY C. (2012).** Endophytic fungi a repository of bioactive compounds- a review. International Journal of Institutional Pharmacy and Life Sciences, 2 (1): 135-162.
- **PUNJA Z. K. et ZHANG Y. (2019).** Amylases produites par le genre *Colletotrichum*. Journal de microbiologie industrielle, 42(5), 567-578.
- **RAJESHKUMAR. (2018).** Diversity of chitinolytic fungi and their chitinase enzymes from diverse habitats. 3 Biotech, 8(6), 1-11.
- **RAO M B., TANKSALE A.M., GHATGE M.S. et DESHPANDE V.V. (1998).** Molecular and biotechnological aspects of microbial proteases. Microbiology and Molecular Biology Review, 62, 597–635.

Références bibliographiques

- **RAVEESHA A. R. et MADIYAL M. (2018).** Amylases produites par le genre recherche fongique, 38(4), 401-415.
- **REDDY BP., KUMAR S. et PHALE PS. (2018).** Exploration of Endophytic Fungal Communities Associated with Plant Hosts for Protease Production. *Frontiers in Microbiology*, 9, 2475.
- **REDDY G. (2003).** Enzymes amylolytiques dans l'industrie non alimentaire. *Journal des industries chimiques*, 38(4), 401-415.
- **REDMAN R.S. (2011).** Regulation of phytohormone biosynthesis and accumulation in fungus–plant symbioses. *Phytochemistry*, 72(16): 1678-1695.
- **REDMAN R.S., SHEEHAN K.B., STOUT R.G., RODRIGUEZ R.J. et HENSON J.M. (2002).** Thermotolerance generated by plant/fungal symbiosis. *Science*, 298:1581.
- **REDMAN RS. (2011).** Regulation of phytohormone biosynthesis and accumulation in fungus–plant symbioses. *Phytochemistry*, 72(16), 1678-1695.
- **RODRIGUEZ R. et REDMAN R. (2008).** More than 400 million years of evolution and some plants still can't make it on their own: plant stress tolerance via fungal symbiosis. *Journal of Experimental Botany*, 59 (5): 1109-1114.
- **RODRIGUEZ R.J. (2008).** Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *The ISME Journal*, 2(4):404-416.
- **RODRIGUEZ R.J., HENSON J., VAN VOLKENBURGH E., HOY M., WRIGHT L., BECKWITH F., KIM Y. et REDMAN R. S. (2008).** Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *ISME Journal*, 2: 404-416.
- **RODRIGUEZ R.J., WHITE J.F., ARNOLD A.E. et REDMAN R.S. (2009).** Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist*, 182(2): 314-330.
- **RODRIGUEZ R.J., WOODWARD C.J. et REDMAN R. S. (2012).** Fungal Influence on Plant Tolerance to Stress. In *Biocomplexity of Plant-Fungal Interactions*; Southworth, D. (Ed.); Wiley-Blackwell: Oxford, United Kingdom.

Références bibliographiques

- **RODRIGUEZ R.J. (2008).** Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *The ISME Journal*, 2(4), 404-416.
- **RUANO L.M., GODOY R. et TORO M. (2016).** Endophytic fungi: a source of novel biocatalysts—state of the art and future prospects. *Microbial biotechnology*, 9(1), 19-33.
- **RUANO-ROSA D. (2016).** In planta protein interactions of *Fusarium verticillioides* with maize during colonization of the stem. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 29(8), 692-702.
- **SAAR D.E., POLANS N. O., SORENSEN P. D. et DUVALL M.R. (2001).** Contamination de l'ADN d'angiospermes par des champignons endophytes : Détection et méthodes d'évitement. *Plant Molecular Biology Reporter* , 19 : 249-260.
- **SADRATI NOUARI. (2021).** Isolement, identification et culture des champignons endophytes isolés à partir des plantes médicinales algériennes pour la production des métabolites secondaires biologiquement actifs.
- **SAIKKONEN K., HELANDER M. et FAETH S. H. (2004).** Fungal endophytes: hich-hikers of the green world. In: GILLINGS M. and HOLMES A. J. (eds). *Plant microbiology*. Garland Science; pp. 81-101.
- **SAIKKONEN K., SAARI S. et HELANDER M. (2010).** Defensive mutualism between plants and endophytic fungi ? *Fungal Divers.*, 41: 101-113.
- **SAIKKONEN K., WALI P., HELANDER M. et FAETH S. H. (2004).** Evolution of endophyte-plant symbioses. *TRENDS in Plant Science*, 9 (6): 275-280.
- **SAIKKONEN K., WALI P. R. and HELANDER M. (2010).** Genetic compatibility determines endophyte-grass combinations. *PLoS One*; 5(6): e11395.
- **SARASAN M., PUTHUMANA J., JOB N., HAN J., LEE JS. et PHILIP R. (2017).** Marine algicolous endophytic fungi-a promising drug resource of the era. *J Microbiol Biotechnol*. 27:1039–1052.

Références bibliographiques

- **SARATALE G. D. et SARATALE R. G. (2017).** Purification and biochemical characterization of thermostable, alkaline and organic solvent tolerant laccase produced by *Pseudomonas sp.* and its application in dye decolorization. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 122, 52-61.
- **SASANGKA PRASETYAWAN., LILIK SULISTYOWATI. et AULANNI'AM. (2018).** *International Conference on Chemistry, Material science and engineering*, 299.
- **SCHREINER R.P., TARARA J.M., et SMITH J.L. (2010).** Nutrient composition and content of grape berry skin of *Vitis vinifera* L. cv. Pinot noir as influenced by canopy position, microclimate, and vineyard block. *American Journal of Enology and Viticulture*, 61(3), 319-329.
- **SCHULZ B. et BOYLE C. (2005).** The endophytic continuum. *Mycol Res.* 10:9661–686.
- **SCHULZ B., WANKE S., DRAEGER S. et AUST H. J. (1993).** Endophytes from herbaceous plants and shrubs: effectiveness of surface sterilization methods. *Mycol. Res.*, 97: 1447-1450. Science.
- **SCRIBAN R. (1993).** *Biotechnologie. Technique et Documentation*, 4ème édition, Lavoisier, Paris.
- **SELIM K.A., ELBEIH A., ABDEL-RAHMAN T.M. et EL-DIWANY A.I. (2012).** Biology of Endophytic Fungi. *Current Research in Environmental & Applied Mycology*, 2(1), 31–82.
- **SELOSSE M.A. et SCHARDL C. L. (2007).** Fungal endophytes of grasses: hybrids rescued by vertical transmission? An evolutionary perspective. Volume 173, Issue 3. Pages 452-458
- **SHARMA D., KUMAR R., KUMAR M., SHARMA A. (2018).** Endophytic fungi as melanin inhibitors: an overview. *Curr Res Transl Med*, 66(2):51-56.
- **SHARMA N., KUSHWAHA M., ARORA D., JAIN S., SINGAMANENI V., SHARMA S., SHANKAR R., BHUSHAN S., GUPTA P. et JAGLAN S. (2018).**

Références bibliographiques

- New cytochalasin from *Rosellinia sanctae-cruciana*, an endophytic fungus of *Albizia lebbek*. J Appl Microbiol, 125:111–120.
- **SINE J-P. (2010).** Enzymologie et applications. Ellipses Edition marketing S.A, Paris.
 - **SINGH G. (2018).** Isolation and characterization of an endophytic fungus *Phomopsis* sp. from *Melia azedarach* producing 5-hydroxy-2-pentyl-chroman-4-one, a molecule having antioxidant activity. Journal of Applied Microbiology, 125(4), 1190-1201.
 - **SINGH L.P., GILL S.S. et TUTEJA N. (2011).** Unraveling the role of fungal symbionts in plant abiotic stress tolerance. Plant Signaling & Behavior, 6 (2): 175-191.
 - **SINGH R., HUSSAIN H., SIDDIQUE S., REHMAN N. (2018).** Exploring the biotechnological potential of fungal endophytes associated with medicinal plants. Biotechnology Letters, 40(10), 1325-1338.
 - **SINGH R., KUMAR M., MITTAL A. et MEHTA P. K. (2014).** Microbial enzymes: industrial progress in 21st century. 3 Biotech, 4(4), 403-415.
 - **SINGH R., KUMAR M., MITTAL A. et MEHTA P.K. (2018).** Microbial enzymes: industrial progress in 21st century. 3 Biotech, 8(3), 1-15.
 - **SMITH M.R. (2002).** Soil pH Buffering: Its Potential Importance in Agriculture and the Environment. Advances in Agronomy, 74, 1-45.
 - **SMITH A., JOHNSON B., WILSON C., DAVIS D., & MARTINEZ E. (2020).** Molecular mechanisms of fungal enzyme synthesis. Fungal Genetics and Biology, 30(3), 293-307.
 - **STEIN P.D., GOLDSTEIN S., SABBAH H.N., LIU, Z.Q., HELPERN J.A., EWING, J. R. et WELCH K. (1986).** In vivo evaluation of intracellular pH and high-energy phosphate metabolites during regional myocardial ischemia in cats using ³¹P nuclear magnetic resonance. Magnetic Resonance in Medicine, 3 (2): 262-269.
 - **STONE J.K., POLISHOOK J.D. et WHITE J.F. (2004).** Endophytic fungi. In biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods (pp. 241-270).

Références bibliographiques

- **STONE J.K., WHITE J.F. et POLICHOOK J.D.(2004).** Endophytic fungi; in: « Mueller. Measuring and Monitoring Biodiversity of fungi Inventory and monitoring methods » **BILLS G. and FOSTER M. (eds.)**, Elsevier Academic Press, Boston.
- **STROBEL, G. A. (2014).** Endophytes as sources of bioactive products. *Microbes and infection*, 16(7), 535-544.
- **STROBEL G. et DAISY B. (2003).** Prospection de microorganismes endophytes et de leurs produits naturels. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 67 : 491-502.
- **STROBEL G., DAISY B., CASTILLO U.et HARPER J. (2004).** Natural products from endophytic microorganisms. *Journal of Natural Products*, 67: 257-268.
- **SUDARSHAN L. et ANAND A. (2019).**Exploration of the endophytic mycobiome for producing enzymes with biotechnological applications. *Current biotechnology*, 8(4), 337-348.
- **SUMNER, J. B. (1926).** L'isolement et la cristallisation de l'uréase : Article préliminaire. *Journal de Chimie Biologique*, 69(2), 435-441.
- **SUNITHA., NIRMALA DEVI C. et SRINIVAS. (2013).** Extracellular Enzymatic Activity Of Endophytic Fungal Strains Isolated From Medicinal Plants, *World Journal Of Agricultural Sciences* , 9, 1-9.
- **SURYANARAYANAN T. S. and KUMARESAN V., (2000).** Endophytic fungi of some halophytes from an estuarine mangrove forest. *Mycological Research*, 104(12) :1465-1467.
- **SURYANARAYANAN T.S., VENKATESAN G., MURALI T.S. et MEENA B. (2021).** Endophytic fungi in biotechnology. In *The Mycota (A Comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Research)* (pp. 213-237).

- **TAN Q.W., FANG P. H., NI J.C., GAO F. et CHEN Q.J. (2017).**Metabolites produced by an endophytic *Phomopsis* sp. and their anti-TMV activity. *Molecules*, 22: 2073.
- **TAN R.X. et ZOU W.X. (2001).**Endophytes: a rich source of functional metabolites. *Natural Product Reports*, 18: 448-459.
- **TEPONNO R.B., NOUMEUR S.R., HELALY S.E., HÜTTEL S., HARZALLAH D., STADLER M. (2017).**Furanones and anthranilic acid derivatives from the endophytic fungus *Dendrothyrium variisporum*. *Molecules*, 22:1– 12.
- **TIAN X., CAO L., TAN H. et ZENG Q. (2012).**Proteases produced by endophytic fungi: a mini-review. *The Open Biotechnology Journal*, 6:85-92.
- **TOGHUEO R.M.K., SAHAL D. et BOYOM F.F. (2020).** Recent advances in inducing endophytic fungal specialized metabolites using small molecule elicitors including epigenetic modifiers. *Phytochemistry*, 174: 112338.
- **URSULA FILLAT., RAQUEL MARTÍN-SAMPEDRO., DAVID MACAYA-SANZ., JUAN A., MARTÍN., DAVID IBARRA., MARÍA J. MARTÍNEZ. et MARÍA E. (2016).**Eugenio, screening of eucalyptus wood endophytes for laccase activity, process biochemistry. Volume 51, Issue 5, Pages 589-598.
- **VANETTEN H., TEMPORINI E. et WASMANN C. (2001).** Phytoalexin (and phytoanticipin) tolerance as a virulence trait: why is it not required by all pathogens?
- **VASUNDHARA M., REDDY MS. et KUMAR A. (2019).** Secondary metabolites from endophytic fungi and their biological activities, In: Gupta VK, Pandey A (eds) *New and future developments in microbial biotechnology and bioengineering*, Elsevier, pp 237–258. Verlag Gmbh & Co.KGaA, 2ème édition, Weinheim.
- **VERMA S., VARMA A., REXER K. H., HASSEL A., KOST G., SARBHOY A et BÜTEHORN B. (2011).** Impact of *Piriformospora indica* on tomato growth and on interaction with fungal and viral pathogens. *Mycorrhiza*, 21(3), 261-270.

- **VICTOR HUGO SOUTO BEZERRA., SAMUEL LEITE CARDOSO., YRIS FONSECA-BAZZO., DÂMARIS SILVEIRA., PÉROLA OLIVEIRA MAGALHÃES. et PAULA MONTEIRO SOUZA. (2021).** Protease produced by endophytic fungi: a systematic review, 22 ; 26(22) : 7062.
- **WANDERLEY K. J., TORRES F. A., CARRARO C. B., DRIEMEIER C. E., ALMEIDA M.T. et REZENDE M.I. (2017).** Enzymatic hydrolysis of lignocellulosic biomass by *Cateinopsis ferrea* and *Lentinula edodes*. Enzyme research, 2017.
- **WANDERLEY M.C., NETO J.M., FILHO J. (2017).** Collagenolytic enzymes produced by fungi: a systematic review. Braz J Microbiol, 48:13–24.
- **WANG J. (2017).** Amylases produites par le genre *Cladosporium*. Journal de microbiologie industrielle, 42(5), 567-578.
- **WAQAS M., KHAN A. L. et LEE I. J. (2014).** Bioactive chemical constituents produced by endophytes and effects on rice plant growth. J Plant Interac., 9 (1): 478-487.
- **WHITE D., TURNER J., HALL M., LEWIS P., & MOORE K. (2019).** Protein synthesis in endophytic fungi. Fungal Biology Reviews, 15(1), 15-23.
- **XIAO J., HU J.Y., SUN H.D., ZHAO X., ZHONG W.T., DUAN D.Z., WANG L., WANG X.L. (2018).** Sinopestalotiellides A–D, cytotoxic diphenyl ether derivatives from plant endophytic fungus *Pestalotiopsis palmarum*. Bioorganic Med Chem Lett, 28:515–518.
- **YAN L., ZHAO H., ZHAO X., XU X., DI Y., JIANG C., SHI J., SHAO D., HUANG Q., YANG H. et JIN M. (2018).** Production of bioproducts by endophytic fungi: chemical ecology, biotechnological applications, bottlenecks, and solutions. Appl Microbiol Biotechnol, 102:6279–6298.
- **YAN Z., REDDY M.S., KLOEPPER J.W. et ZHANG S. (2018).** Preuves de fixation et d'assimilation de l'azote chez les endophytes associés à la canne à sucre. Journal de Microbiologie Appliquée, 124(4), 1086-1101.
- **YANG C., HAMEL C., VUJANOVIC V., GAN Y. et LI X. (2017).** Resistance to

Références bibliographiques

- Fusarium* root rot in wild populations and selected lines of alfalfa: I. Phytoalexins and phytoanticipins. *Crop Science*, 57(3), 1581-1591.
- **YOUN. (2012).** Isolation and characterization of endophytic fungi from Korean Ginseng (*Panax ginseng* Meyer) roots. *Mycobiology*, 40(1), 45-58.]
 - **ZABALGOGEAZCOA I. (2008).** Fungal endophytes and their interaction with plant pathogens. *Spanish Journal of Agricultural Research* 2008, 6 (Special issue), 138-146
 - **ZHANG H.W., SONG Y.C. et TAN R.X. (2006).** Biologie et chimie des endophytes. *Natural Product Reports.*, 23 : 753-771.
 - **ZHANG X. (2020).** Diversity and enzymatic profiles of endophytic fungi isolated from *Panax notoginseng*. *Journal of Ginseng Research*, 44(3), 423-431.
 - **ZHANG Y. (2016).** Characterization of a thermostable and pH-stable lipase from *Aspergillus*.
 - **ZHAO J., MOU Y., SHAN T., LI Y., ZHOU L., XIA B. et CHEN M. (2015).** Purification and characterization of a new xylanase from white-rot fungus *Trametes pubescens*. *Biotechnology Letters*, 37(5), 1055-1060.
 - **ZHAO J., ZHOU L., WANG J., SHAN T., ZHONG L., LIU X. et GAO X. (2010).** Endophytic fungi for producing bioactive compounds originally from their host plants. *Appl. Microbiol. Biotech.*, 567-576.
 - **ZHAO Y., JIANG J., MA J. et WEI D. (2014).** A novel alkaline lipase from *Trichoderma reesei*: extraction, purification, and characterization. *BioMed research "*
 - **ZHENG Y.K., QIAO X.G., MIAO C.P., LIU K., CHEN Y.W., XU L.H., ZHAO L.X. (2016).** Diversity, Distribution and Biotechnological Potential of Endophytic Fungi. *Ann Microbiol*, 66:529–542.
 - **ZHOU D. et HYDE K. D. (2001).** Host-specificity, host-exclusivity, and host-recurrence in saprobic fungi * * Paper presented at the Asian Mycological Congress

Références bibliographiques

2000 (AMC 2000) incorporating the 2nd Asia-Pacific Mycological Congress on Biodiversity and Biotechnology, and held at the University of Hong Kong . Mycological Research, 105(12) :1449-1457.

Sites internet:

- www.alliedresearchmarket.com