

THESE
POUR LE DIPLOME D'ETAT
DE DOCTEUR EN PHARMACIE

Soutenue publiquement le 19 décembre 2019

Par M. MOPTY Sébastien

Particularités du genre *Pycnopus* :
applications industrielles et
pharmacologiques

Membres du jury :

Président : Courtecuisse, Régis, Professeurs des Universités, Faculté de pharmacie de Lille

Directeur, conseillé de thèse : Welti, Stéphane, Maître de Conférences, Faculté de pharmacie de Lille

Assesseur(s) : Peset, Fabrice, Docteur en pharmacie, Pharmacie des Blancs-Monts



3. rue du Professeur Laquesse - B.P. 83 - 59006 LILLE CEDEX

Université de Lille

Président :	Jean-Christophe CAMART
Premier Vice-président :	Damien CUNY
Vice-présidente Formation :	Lynne FRANJIE
Vice-président Recherche :	Lionel MONTAGNE
Vice-président Relations Internationales :	François-Olivier SEYS
Directeur Général des Services :	Pierre-Marie ROBERT
Directrice Générale des Services Adjointe :	Marie-Dominique SAVINA

Faculté de Pharmacie

Doyen :	Bertrand DÉCAUDIN
Vice-Doyen et Assesseur à la Recherche :	Patricia MELNYK
Assesseur aux Relations Internationales :	Philippe CHAVATTE
Assesseur à la Vie de la Faculté et aux Relations avec le Monde Professionnel :	Thomas MORGENROTH
Assesseur à la Pédagogie :	Benjamin BERTIN
Assesseur à la Scolarité :	Christophe BOCHU
Responsable des Services :	Cyrille PORTA

Liste des Professeurs des Universités - Praticiens Hospitaliers

Civ.	NOM	Prénom	Laboratoire
Mme	ALLORGE	Delphine	Toxicologie
M.	BROUSSEAU	Thierry	Biochimie
M.	DÉCAUDIN	Bertrand	Pharmacie Galénique
M.	DEPREUX	Patrick	ICPAL
M.	DINE	Thierry	Pharmacie clinique
Mme	DUPONT-PRADO	Annabelle	Hématologie
M.	GRESSIER	Bernard	Pharmacologie
M.	LUYCKX	Michel	Pharmacie clinique
M.	ODOU	Pascal	Pharmacie Galénique
M.	STAELS	Bart	Biologie Cellulaire

Liste des Professeurs des Universités

Civ.	NOM	Prénom	Laboratoire
M.	ALIOUAT	EI Moukhtar	Parasitologie
Mme	AZAROUAL	Nathalie	Physique
M.	BERTHELOT	Pascal	Onco et Neurochimie
M.	CAZIN	Jean-Louis	Pharmacologie – Pharmacie clinique
M.	CHAVATTE	Philippe	ICPAL
M.	COURTECUISSÉ	Régis	Sciences végétales et fongiques
M.	CUNY	Damien	Sciences végétales et fongiques
Mme	DELBAERE	Stéphanie	Physique
M.	DEPREZ	Benoît	Lab. de Médicaments et Molécules
Mme	DEPREZ	Rebecca	Lab. de Médicaments et Molécules
M.	DUPONT	Frédéric	Sciences végétales et fongiques
M.	DURIEZ	Patrick	Physiologie
M.	FOLIGNE	Benoît	Bactériologie
M.	GARÇON	Guillaume	Toxicologie
Mme	GAYOT	Anne	Pharmacotechnie Industrielle
M.	GOOSSENS	Jean François	Chimie Analytique
M.	HENNEBELLE	Thierry	Pharmacognosie
M.	LEMDANI	Mohamed	Biomathématiques
Mme	LESTAVEL	Sophie	Biologie Cellulaire
M.	LUC	Gerald	Physiologie
Mme	MELNYK	Patricia	Onco et Neurochimie
M.	MILLET	Régis	ICPAL
Mme	MUHR – TAILLEUX	Anne	Biochimie
Mme	PAUMELLE-LESTRELIN	Réjane	Biologie Cellulaire
Mme	PERROY	Anne Catherine	Législation
Mme	ROMOND	Marie Bénédicte	Bactériologie
Mme	SAHPAZ	Sevser	Pharmacognosie
M.	SERGHÉRAERT	Eric	Législation
Mme	SIEPMANN	Florence	Pharmacotechnie Industrielle
M.	SIEPMANN	Juergen	Pharmacotechnie Industrielle
M.	WILLAND	Nicolas	Lab. de Médicaments et Molécules

Liste des Maîtres de Conférences - Praticiens Hospitaliers

Civ.	NOM	Prénom	Laboratoire
Mme	BALDUYCK	Malika	Biochimie
Mme	GARAT	Anne	Toxicologie
Mme	GOFFARD	Anne	Bactériologie
M.	LANNOY	Damien	Pharmacie Galénique
Mme	ODOU	Marie Françoise	Bactériologie
M.	SIMON	Nicolas	Pharmacie Galénique

Liste des Maîtres de Conférences

Civ.	NOM	Prénom	Laboratoire
Mme	ALIOUAT	Cécile Marie	Parasitologie
M.	ANTHERIEU	Sébastien	Toxicologie
Mme	AUMERCIER	Pierrette	Biochimie
Mme	BANTUBUNGI	Kadiombo	Biologie cellulaire
Mme	BARTHELEMY	Christine	Pharmacie Galénique
Mme	BEHRA	Josette	Bactériologie
M	BELARBI	Karim	Pharmacologie
M.	BERTHET	Jérôme	Physique
M.	BERTIN	Benjamin	Immunologie
M.	BLANCHEMAIN	Nicolas	Pharmacotechnie industrielle
M.	BOCHU	Christophe	Physique
M.	BORDAGE	Simon	Pharmacognosie
M.	BOSC	Damien	Lab. de Médicaments et Molécules
M.	BRIAND	Olivier	Biochimie
M.	CARNOY	Christophe	Immunologie
Mme	CARON	Sandrine	Biologie cellulaire
Mme	CHABÉ	Magali	Parasitologie
Mme	CHARTON	Julie	Lab. de Médicaments et Molécules
M	CHEVALIER	Dany	Toxicologie
M.	COHELARD	Dominique	Biomathématiques
Mme	DANEL	Cécile	Chimie Analytique
Mme	DEMANCHE	Christine	Parasitologie
Mme	DEMARQUILLY	Catherine	Biomathématiques
M.	DHIFLI	Wajdi	Biomathématiques
Mme	DUMONT	Julie	Biologie cellulaire
Mme	DUTOUT-AGOURIDAS	Laurence	Onco et Neurochimie
M.	EL BAKALI	Jamal	Onco et Neurochimie
M.	FARCE	Amaury	ICPAL
Mme	FLIPO	Marion	Lab. de Médicaments et Molécules
Mme	FOULON	Catherine	Chimie Analytique
M.	FURMAN	Christophe	ICPAL
Mme	GENAY	Stéphanie	Pharmacie Galénique
M.	GERVOIS	Philippe	Biochimie
Mme	GOOSSENS	Laurence	ICPAL
Mme	a) GRAVE	Béatrice	Toxicologie
Mme	GROSS	Barbara	Biochimie
M.	HAMONIER	Julien	Biomathématiques
Mme	HAMOUDI	Chérifa Mounira	Pharmacotechnie industrielle
Mme	HANNOTHIAUX	Marie-Hélène	Toxicologie
Mme	HELLEBOID	Audrey	Physiologie
M.	HERMANN	Emmanuel	Immunologie
M.	KAMBIA	Kpakpaga Nicolas	Pharmacologie
M.	KARROUT	Youness	Pharmacotechnie Industrielle
Mme	LALLOYER	Fanny	Biochimie
M.	LEBEGUE	Nicolas	Onco et Neurochimie
Mme	LECOEUR	Marie	Chimie Analytique
Mme	LEHMANN	Hélène	Législation
Mme	LELEU-CHAVAIN	Natascha	ICPAL
Mme	LIPKA	Emmanuelle	Chimie Analytique
Mme	MARTIN	Françoise	Physiologie
M.	MOREAU	Pierre Arthur	Sciences végétales et fongiques

M.	MORGENROTH	Thomas	Législation
Mme	MUSCHERT	Susanne	Pharmacotechnie industrielle
Mme	NIKASINOVIC	Lydia	Toxicologie
Mme	PINÇON	Claire	Biomathématiques
M.	PIVA	Frank	Biochimie
Mme	PLATEL	Anne	Toxicologie
M.	POURCET	Benoît	Biochimie
M.	RAVAUX	Pierre	Biomathématiques
Mme	RAVEZ	Séverine	Onco et Neurochimie
Mme	RIVIERE	Céline	Pharmacognosie
Mme	ROGER	Nadine	Immunologie
M.	ROUMY	Vincent	Pharmacognosie
Mme	SEBTI	Yasmine	Biochimie
Mme	SINGER	Elisabeth	Bactériologie
Mme	STANDAERT	Annie	Parasitologie
M.	TAGZIRT	Madjid	Hématologie
M.	VILLEMAGNE	Baptiste	Lab. de Médicaments et Molécules
M.	WELTI	Stéphane	Sciences végétales et fongiques
M.	YOUS	Saïd	Onco et Neurochimie
M.	ZITOUNI	Djamel	Biomathématiques

Professeurs Certifiés

Civ.	NOM	Prénom	Laboratoire
M.	HUGES	Dominique	Anglais
Mlle	FAUQUANT	Soline	Anglais
M.	OSTYN	Gaël	Anglais

Professeur Associé - mi-temps

Civ.	NOM	Prénom	Laboratoire
M.	DAO PHAN	Hai Pascal	Lab. Médicaments et Molécules
M.	DHANANI	Alban	Droit et Economie Pharmaceutique

Maîtres de Conférences ASSOCIES - mi-temps

Civ.	NOM	Prénom	Laboratoire
M.	BRICOTEAU	Didier	Biomathématiques
Mme	CUCCHI	Malgorzata	Biomathématiques
M.	FRIMAT	Bruno	Pharmacie Clinique
M.	GILLOT	François	Droit et Economie pharmaceutique
M.	MASCAUT	Daniel	Pharmacie Clinique
M.	ZANETTI	Sébastien	Biomathématiques
M.	BRICOTEAU	Didier	Biomathématiques

b)

AHU

Civ.	NOM	Prénom	Laboratoire
Mme	DEMARET	Julie	Immunologie
Mme	HENRY	Héloïse	Biopharmacie
Mme	MASSE	Morgane	Biopharmacie



Faculté de Pharmacie de Lille

3, rue du Professeur Laguesse - B.P. 83 - 59006 LILLE CEDEX
Tel. : 03.20.96.40.40 - Télécopie : 03.20.96.43.64
<http://pharmacie.univ-lille2.fr>

L'Université n'entend donner aucune approbation aux opinions émises dans les thèses ; celles-ci sont propres à leurs auteurs.

I. INTRODUCTION -----	9
II. PARTICULARITES TAXINOMIQUE ET SYSTEMATIQUE DES PYCNOPORUS ----	10
A. Particularité taxinomique du genre Pycnoporus -----	10
1. Rappel des principes de base de la taxinomie (selon Courtecuisse & Duhem, 1994) -----	10
2. Particularités macroscopiques des Pycnoporus -----	11
3. Particularités microscopiques -----	13
B. Particularités taxinomiques des espèces -----	14
1. Pycnoporus cinnabarinus -----	14
a) Description macroscopique -----	14
b) Description microscopique -----	16
c) Ecologie et zone de répartition -----	18
2. Pycnoporus sanguineus -----	19
a) Description macroscopique -----	19
b) Description microscopique -----	20
c) Ecologie et zone de répartition -----	20
3. Pycnoporus coccineus -----	21
a) Description macroscopique -----	21
b) Description microscopique -----	22
c) Ecologie et zone de répartition -----	22
4. Pycnoporus puniceus -----	23
a) Description macroscopique -----	23
b) Description microscopique -----	23
c) Ecologie et zone de répartition -----	23
d) Critères géographiques et morphologiques permettant la distinction entre les espèces de Pycnoporus -----	24
C. Particularités systématique et phylogénétique -----	25
1. Définition (Courtecuisse, 1994) -----	25
2. Place dans la systématique traditionnelle -----	27
3. Place dans la phylogénie moléculaire -----	31
III. FONCTIONS ECOLOGIQUES ET PARTICULARITES ENZYMATIQUES -----	38
A. Particularités écologiques -----	38
1. Des polypores -----	38
2. Des Pycnoporus -----	39
B. Particularités enzymatiques des Pycnoporus -----	40
1. Systèmes enzymatiques des Pycnoporus permettant la dégradation de la lignine -----	40

a)	La lignine -----	40
b)	Ligninases extracellulaires des <i>Pycnoporus</i> -----	41
c)	Dégradation par oxydation (non ligno-cellulolytique) de la lignocellulose : rôle de la cellobiose-deshydrogénase (CDH) -----	50
2.	Système enzymatique des <i>Pycnoporus</i> permettant la dégradation de la cellulose et de l'hémicellulose	52
a)	La cellulase -----	52
b)	La xylanase -----	54
3.	Système enzymatique permettant la synthèse des pigments rouges du genre <i>Pycnoporus</i> -----	56
a)	Structure générale -----	56
b)	Synthèse des composés phénoxazoniques -----	58
IV.	DE L'UTILITE DES PARTICULARITES DU GENRE <i>PYCNOPORUS</i>-----	59
A.	Particularités enzymatiques ; application en biotechnologie -----	59
1.	Utilisation des laccases -----	59
a)	Dans l'industrie papetière -----	59
b)	Industries du textile -----	61
c)	Industries alimentaires -----	61
d)	Industrie des produits d'hygiène corporelle -----	63
2.	Utilisation de plusieurs enzymes extracellulaires -----	63
a)	Dans les industries de l'impression et de teinture -----	63
b)	Industrie de l'environnement -----	64
B.	Particularités thérapeutiques -----	65
1.	En médecine traditionnelle -----	65
2.	En pharmacologie -----	68
a)	Activité antibactérienne -----	68
b)	Activité antioxydante, immunomodulatrice et anti-inflammatoire -----	69
c)	Activité antivirale -----	69
d)	Activité anti parasitaire -----	69
e)	Activité antinéoplasique des dérivés phénoxazoniques -----	70
V.	CONCLUSION-----	73
VI.	BIBLIOGRAPHIE -----	75

I. INTRODUCTION

Alors que les caractéristiques culinaires de certains sporophores de champignon constituent la particularité fongique la mieux connue et la plus appréciée du grand public, le rôle fondamental des champignons dans l'équilibre des écosystèmes est souvent ignoré. D'autres, employés en médecine traditionnelle depuis plusieurs siècles, tombent peu à peu dans l'oubli alors que l'industrie pharmaceutique peine à trouver de nouveaux médicaments contre le cancer ou les infections nosocomiales multi résistantes.

Le nombre d'espèces de champignons recensés et décrits aujourd'hui est d'environ 100 000, mais leur nombre varierait, selon les estimations, de 1 à 5 millions (Blackwell, 2011). Si seulement un tiers d'entre eux produisent un sporophore visible à l'œil nu, ce qui porterait le nombre à 30 000, la liste rouge des espèces en voies d'extinction s'agrandit au gré d'une activité anthropique croissante. Malgré leur importance écologique pour l'environnement et pour l'Homme, le règne fongique paraît méconnu, sous-évalué, parfois déconsidéré. Certaines espèces sont même menacées.

Afin d'éveiller cette curiosité ou même seulement d'y contribuer, nous avons choisi ici de développer les particularités fongiques du genre *Pycnoporus*. Ces champignons rouge carmin, au chapeau sans pied, poussant sur le bois et dont la surface inférieure est criblée de petit trou minuscule, appartiennent à la grande famille des polypores. Mais ce n'est pas tant les caractères morphologiques atypiques de ces champignons que les nombreuses applications industrielles actuelles de certaines de leur particularité qui ont motivé notre choix.

Pour mieux connaître les *Pycnoporus*, nous procéderons d'abord par un rappel taxinomique et systématique de ce genre, puis nous parlerons de leur vie biologique et leur l'impact sur l'environnement. Enfin, c'est au travers de ces particularités que nous terminerons sur l'emploi actuel ou potentiel du genre *Pycnoporus* dans le domaine de l'industrie chimique, de la biotechnologie, de l'enzymologie, de la protection de l'environnement et de la recherche médicale axée sur la pharmacologie.

II. Particularités taxinomique et systématique des Pycnopus

A. Particularité taxinomique du genre Pycnopus

1. Rappel des principes de base de la taxinomie (selon Courtecuisse & Duhem, 1994)

La taxinomie (du grec ταξινομία taxis, rangement, et nomos, loi) consiste à individualiser un taxon par rapport à un autre par le biais de caractères qui, révélés, permettront de manière fiable et répétitive de le reconnaître. Un taxon est un être vivant ou un ensemble d'êtres vivants que l'on réunit « dans un même tiroir imaginaire » en fonction de leurs similarités morphologiques. Ceux dont le caractère est différent seront rangés dans d'autres tiroirs qui suivront le même principe. Par ordre d'importance décroissant, les taxons sont ainsi hiérarchisés :

Règne → Division → Subdivision → Classe → Sous-classe → Ordre → Sous-ordre → Famille → Sous-famille → Tribu → Genre → Sous-genre → Section → Sous-section → Espèce → Sous-espèce → Variété → Forme.

Plus le rang du taxon est élevé et plus le degré de ressemblance (ou le degré de parenté) des individus concernés de ce taxon (plantes, animaux, champignons, bactéries) est faible. Une fois que les taxons sont délimités et reconnus, on leur désigne un nom. C'est l'objet de la nomenclature. Dans le cas du rang hiérarchique fondamental qui est l'espèce, on utilise :

- A. un binôme latin (nom du genre avec initiale majuscule et épithète spécifique avec initiale minuscule)
- B. suivi des noms des mycologues qui ont participé à l'histoire nomenclaturale et taxinomique (autorités ou combinaisons d'autorités)

Le radical terminant un nom de taxon permet à lui seul de connaître son rang hiérarchique. Les principaux radicaux par ordre d'importance décroissante sont les suivants :

Division terminaison en -**MYCOTA**
Subdivision terminaison en -**MYCOTINA**

Classe terminaison en	-MYCETES
Sous-classe terminaison en	-MYCETIDAE
Ordre terminaison en	-ALES
Sous-ordre terminaison en	-INEAE
Famille terminaison en	-ACEAE
Sous-famille terminaison en	-OIDEAE

2. Particularités macroscopiques des *Pycnoporus*

Les espèces du genre *Pycnoporus* sont lignicoles et xylophages. Ils développent une pourriture blanche sur le substrat. L'hyménophore du genre *Pycnoporus* est tubulé, poré en surface ; le chapeau et la surface inférieure sont de couleur rouge-orangé vif (image 1). Cette couleur vive tend à se ternir avec l'âge (image 2). Le chapeau mesure de 2 à 10 cm de longueur et de 0,4 à 2 cm d'épaisseur. Il possède une forme semi-circulaire plus ou moins convexe ou assez plat, souvent bosselé. Son revêtement est duveteux lorsque le champignon est jeune puis devient lisse et ridé en vieillissant. La marge est peu épaisse, aigüe et concolore au reste du pileus. Les *Pycnoporus* n'ont pas de stipe, ils sont fixés directement sur le bois mort par le chapeau : le carpophore est soit sessile, soit dimidié (semblable à un disque qui serait inséré virtuellement de moitié dans le substrat). Au mieux, ils présentent un pseudo-stipe latéral dont l'insertion sur le substrat est discoïde. (Téllez-Téllez *et al.* 2016)



Image 1: *Pycnoporus* sp. Fort Dauphin, Madagascar



Image 2: *P. coccineus* ayant terni avec l'âge

La chair est de 0,4 à 2 cm d'épaisseur. Elle est coriace et fibreuse, de consistance molle et spongieuse au début, puis subéreuse avec l'âge. Sa couleur va du jaune pâle à l'orange vif avec des zones blanchâtres. La chair n'a aucun goût, elle est la plupart du temps inodore mais peut avoir une odeur suave de fleurs d'oranger. Le dessous est de couleur orange à rouge vif avec une surface finement porée (Image 3). La sporée est de couleur blanche à crème. Les pores, aux nombres de 1 à 6 / mm de surface porée, sont de couleurs orange à rouge vif selon les espèces. Ils sont non stratifiés, cloisonnés et à paroi mince dans la plupart des cas (Téllez-Téllez *et al.*, 2016).



Image 3: pores de *P. coccineus* (© V Ryan)

3. Particularités microscopiques

La forme cylindrique ou elliptique, lisse et hyaline des spores caractérise le genre *Pycnoporus* mais aussi les autres *Trametes* (Image 4).



Image 4: spores de *P.cinnabarinus*

(http://wiki.ggc.edu/wiki/Polyporus_cinnabarinus)

Les basides sont clavées, bouclées à la base et portent quatre stérigmates portant eux même une spore chacun. Les basides (Image 5) sont ainsi appelées « tetrasporiques » (Image 6). Les cystides, éléments stériles de l'hyménium, sont toujours absentes chez les *Pycnoporus*. Enfin, les pigments pariétaux, formés de composés phénoxazoniques acides (de couleur rouge et solubles au KOH dilué à 5%) différencient, entre autres, les *Pycnoporus* des *Trametes*. (Téllez-Téllez *et al.*, 2016)

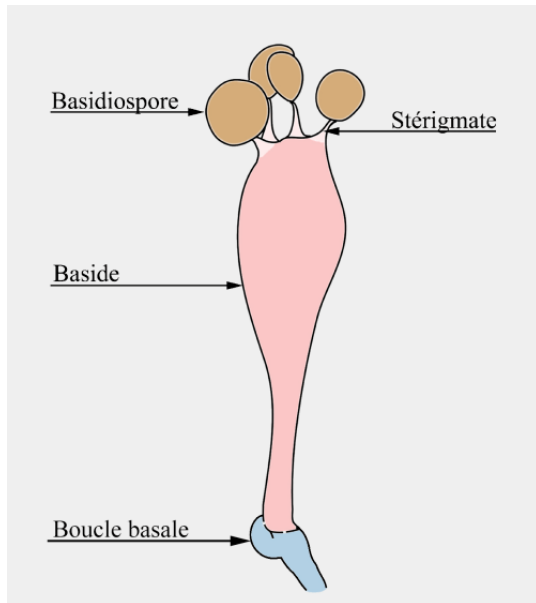


Image 5 : Schéma d'une baside © Guy Fortin
© Guy Fortin



Image 6: Holobaside tétrasporée

B. Particularités taxinomiques des espèces

1. *Pycnoporus cinnabarinus*

a) Description macroscopique

Chez *P. cinnabarinus* (Image 7 et 8), le chapeau est de couleur orange ocre à orange pale puis se ternit avec l'âge. Il possède un diamètre de 2 à 13 cm et une épaisseur de 0,5 à 2 cm. La forme est généralement soit flabelliforme soit semi-circulaire. Quand le revêtement du sporophore est jeune, la surface est finement pubescente. Elle se lisse par la suite ou devient verruqueuse avec ou sans zones striées. La marge est peu épaisse, stérile, aigüe et concolore à l'ensemble du sporophores. Sous le chapeau, on trouve une face finement porée de couleur orange rouge intense. La chair est d'abord molle et spongieuse avant de devenir subéreuse et fibreuse. De couleur jaune à orange pale, elle ne possède ni goût ni odeur. La sporée est blanche (Gilbertson & Ryvarden, 1987).



Image 7 : *P.cinnabarinus* © JOSHUA C. DOTY



Image 8 : *P.cinnabarinus* (Gouraud jacques)

b) Description microscopique

Au niveau microscopique, on trouve des pores avec des tubes non stratifiés à paroi mince, longs de 4 à 6 mm et colorés plus intensément que la trame. Les pores (2 à 4 par mm de surface porée) de couleur rouge cinabre sont arrondis-anguleux, de 0,25 à 0,5 mm de diamètre, parfois allongés mais rarement dédaléen (Péan *et al.* 2013). Les spores, de dimension 4,4-88 x 2,5-4 μm , sont elliptiques, lisses et hyalines. Les basides, de dimension 17-20 x 5-6,5 μm , sont clavées, tétrasporiques et bouclées avec 4 stérigmates. Les cystides sont absentes et les hyphes sont de 3 types différents: hyphes génératrices cloisonnées et bouclées (image 9), hyphes squelettiques à parois épaisses (image 10) et hyphes conjonctives ramifiées à parois épaisses ou pleines (image 11). Dans cette configuration, le système hyphal du sporophore est dit trimitique (image 12 ; Gilbertson & Ryvarden, 1987). Les images 9, 10, 11, 12 ne correspondent pas à des éléments anatomiques de l'espèce *P. cinnabarinus*, mais permettent de mieux visualiser les différentes parties constitutives d'un polypore.



Image 9 : hyphes sont cloisonnées et bouclées.. Elles présentent de nombreuses anastomoses.

©CEMA Jacques Beck Ceccaldi

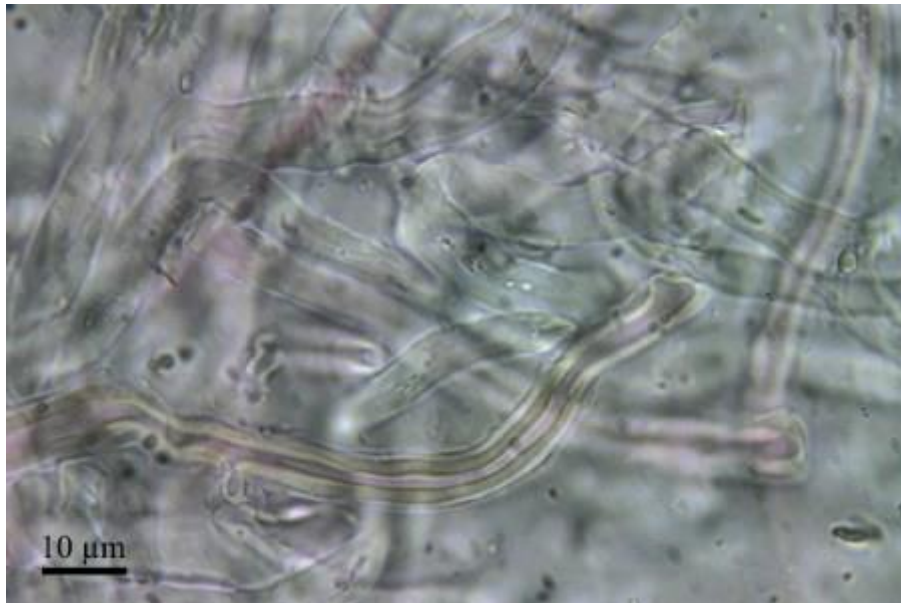


Image 10: Hyphes squelettiques. *Lentinellus vulpinus*, stipe.

© Guy Fortin et Johanne Paquin, 2015



Image 11 : Hyphes conjonctives de type Bovista. *Ganoderma resinaceum*, contexte du pileus.

© Guy Fortin et Johanne Paquin, 2015



Image 12 : **Hyphe trimitique**

- hyphe **génératrice** (blanche)
- hyphe **conjonctive** (brune)
- hyphe **squelettique** (beige)

(http://w2.cegepsi.ca:8080/raymondboyer/Glossaire_D-F.html)

c) Ecologie et zone de répartition

P. cinnabarinus est la seule espèce de ce genre retrouvée sur toute la zone tempérée de l'hémisphère nord. Résistante aux températures négatives, ses latitudes s'étendent de l'Amérique centrale jusqu'au Canada. Par contre, son taux de croissance tend à diminuer de manière significative à des températures supérieures à 30°C (Kuo, 2010). Ce n'est pas une espèce tropicale bien qu'elle ait été repérée dans certaines parties de l'Australie ainsi qu'en Asie du Sud-Est. *P. cinnabarinus* s'installe sur le bois mort des arbres à feuilles caduques, mais aussi sur conifères morts en de rares occasions. Les arbres hôtes spécifiques sont : le châtaignier, frêne, noyer, peuplier, érable, chêne, bouleau, hêtre, Prunier, Poirier, sapin, épicéa, pin, *Thuja*, et *Tsuga*.

2. *Pycnoporus sanguineus*

a) Description macroscopique

Chez *P. sanguineus* (Images 13 et 14), le chapeau est d'abord orange rouge vif, puis il devient rouge à cinabre avec l'âge. Il possède un diamètre de 3 à 14 cm et une épaisseur de 0,5 à 1 cm. La forme est généralement semi-circulaire ou flabelliforme. La surface est d'abord veloutée à verruqueuse, puis devient lisse et brillante chez les sujets plus âgés. La marge est aiguë, lisse à fine, ondulée et stérile. (Pelissier, 2012). Sous le chapeau, on trouve une face finement porée, 5 à 6 pores / mm, avec des cloisons de 25-120 μm d'épaisseur et des tubes circulaires de 0,5 à 3 mm de long de couleur orange-rouge intense. La chair est épaisse, résistante, fibreuse et présente des zones concentriques de couleur orange pâle à chamois d'or. La sporée est de couleur blanche (Gryczka, 2009)



Image 13 : *P.sanguineus*



Image 14 : *P.sanguineus*

b) Description microscopique

Au niveau microscopique, on trouve ensuite les spores cylindriques, hyalines, lisses, légèrement incurvées, à parois minces et de dimension 5-6 x 2-3 μm . Le système hyphal est trimitique (Nobles *et al.* 2001).

c) Ecologie et zone de répartition

Découvert en 1904 sur l'île de Guana des Iles Vierges *P. sanguineus* affectionne surtout les zones tropicales et subtropicales. Avec une température optimale de croissance à 28°C, on le retrouve aussi bien en Australie du Sud qu'en Amérique Centrale ou dans les régions méridionales de l'Amérique du Nord. Il est également retrouvé en Afrique et l'Inde.

3. *Pycnoporus coccineus*

a) Description macroscopique

Chez *P. coccineus* (Image 15 et 16), le chapeau est de couleur orange lorsqu'il est jeune et devient orange rougeâtre à maturité. Il possède un diamètre de 2 à 15 cm et une épaisseur de 0,5 à 1 cm. La forme est généralement dimidiée ou sub-hémisphérique. La surface est d'abord veloutée puis devient dure et lisse chez les sujets plus âgés. La marge obtuse ainsi que la surface porée sont concolores à celle du chapeau, ou parfois marquées d'un orange rouge plus vif. La chair est de consistance floconneuse ou cotonneuse. Les pores sont minuscules, 6-8 par mm de surface porée, et les tubes, de 1-2 mm de long (Guez, 2014).



Image 15: *P. coccineus* (@ the hidden Forest)



Image 16: *P. coccineus* (@ the hidden Forest)

b) Description microscopique

Au niveau microscopique, Les spores sont cylindriques à légèrement aplaties, courbées, lisses, hyalines, non amyloïdes et mesurant $4,0-5,2 \times 2,0-2,3 \mu\text{m}$. Le système hyphal est trimitique : hyphes génératrices larges, cloisonnées et bouclées ; hyphes squelettiques à parois épaisses, larges ; et hyphes conjonctives à parois épaisses ou pleines, ramifiées et larges.

c) Ecologie et zone de répartition

Pycnoporus coccineus (Jacq. : Fr.)P. Karsten est un champignon saprophyte produisant une pourriture blanche. Il est distribué dans les pays riverains de l'océan Indien et du Pacifique. Il est notamment retrouvé en Asie de l'Est, avec de nombreux spécimens identifiées en Chine et au Japon. L'Australie reste, malgré tout, l'endroit où l'on trouve la plus grande concentration en *Pycnoporus coccineus* sur le globe. Il pousse sur le bois mort en décomposition.

4. *Pycnoporus puniceus*

a) Description macroscopique

Chez *P. puniceus*, le chapeau est ridé, largement attaché sur son support, mesure 4-5 cm de diamètre et 1,3 cm d'épaisseur. Il est de couleur cinabre lorsqu'il est jeune et devient presque noir avec une teinte cinabre avec l'âge. La chair est liégeuse sur le disque lorsqu'il est sec et la surface supérieure, d'abord glabre et peu sillonnée, devient, par la suite, plus brillante et fissurée. Les pores, 1-3 par mm, sont larges et concolores au chapeau, parfois plus clairs. Les tubes ont une teinte grisâtre et forment une seule couche de 0,8 cm de long (Ryvarden & Johansen, 1980).

b) Description microscopique

Au niveau microscopique, les spores sont ellipsoïdes, hyalines à parois minces et lisses, non-amyloïdes et mesurant 4,5-6 x 2-3 μm . Le système hyphal est trimitiques: Hyphes génératrices larges, cloisonnées et bouclées, hyphes squelettiques à parois épaisses, larges et hyphes conjonctives à parois épaisses ou pleines, ramifiées et larges (Ryvarden & Johansen, 1980).

c) Ecologie et zone de répartition

P. puniceus est distribué dans une zone paléo-tropicale qui comprend l'Afrique (Angola, Ghana, Nigéria, Zaïre), l'Asie (Inde, Malaisie) et l'Océanie (Nouvelle-Calédonie). Il pousse sur le bois mort provenant d'arbre à feuilles caduques.

d) Critères géographiques et morphologiques permettant la distinction entre les espèces de *Pycnopus*

P. cinnabarinus est la seule espèce de ce genre retrouvée en zone tempérée de l'hémisphère nord. Quand à *P. sanguineus*, on ne la retrouve qu'en milieu tropical ou subtropical. L'origine des spécimens récoltés constitue une indication écologique et permet, lorsque le lieu de récolte est connu, de ne pas confondre les deux espèces sus mentionnées. Toutefois, il est possible dans certains cas de retrouver ces deux espèces sur un même site de prospection et au même moment. Par exemple, *Pycnopus sanguineus* a été retrouvé une fois dans le sud de la France par B. Rivoire (2012). De même, le climat subtropical estival de certains états d'Amérique du Nord permet à *P. sanguineus* de s'y développer et de côtoyer au début de la saison automnale *P. cinnabarinus*.

Dans ce cas de figure, seul l'examen des caractères morphologiques mentionnés précédemment permettra de différencier ces deux espèces. Rappelons toutefois que *P. cinnabarinus* possède un corps fructifère allant de 5 à 15 mm d'épaisseur tandis que celui de *P. sanguineus* varie de 1 à 5 mm, que *P. sanguineus* contient généralement des pigments rouges plus foncés qui ne se fanent pas facilement contrairement à *P. cinnabarinus* et enfin que *P. cinnabarinus* présente de larges pores (2 à 4 pores par mm) et une chair de consistance fibreuse alors que *P. sanguineus* possède des pores plus petits (4-6 pores par mm) et une consistance liégeuse. Le tableau 1 ci-dessous résume les caractères morphologiques permettant de différencier les espèces entre-elles.

Tableau 1: Principales différences morphologiques des basidiocarpes entre les espèces de *Pycnoporus*

Caractéristiques	<i>Pycnoporus sanguineus</i>	<i>Pycnoporus cinnabarinus</i>	<i>Pycnoporus coccineus</i>	<i>Pycnoporus puccineus</i>
Basidiocarpe	Surface veloutée lisse, flabelliforme à glabre, zoné; Marge aiguë, lisse à ondulée mince, stérile.	Lisse ou verruqueuse, parfois de forme réticulée, avec ou sans zones striées, aiguë, bord lisse à mince, stérile	Dur, lisse, consistance coriace à liegeux 1-2 cm Marge obtuse	Ridé, largement attaché
Couleur	Orange - rouge vif	Orange-ocre à orange pâle	Orange rougeâtre	Orange foncé à rouge plus foncé, avec des zones plus foncées et plus claires se terminant dans la couche poreuse reflétant les stades de développement
Taille (mm)	30-30 x 22-30 x 5-10	70 x 130 x 140	50 x 150 x 10	40-50 x 13 x 7-10
Contexte	2 mm, consistance liégeuse à floconneuse	10-15 mm, Résistant et fibreux	3-10 mm, liegeux pâle	Cinnabre à rouge plus foncé, avec des zones plus foncées et plus légères se terminant dans la couche poreuse reflétant les stades de développement.
Hyménophore	Orange-rouge, pores 4-6 mm, tubes de 1 mm de profondeur	Corail rouge, 2-3 pores angulaires par mm, tubes concolores de 7 mm de profondeur Coriace à liegeux ou sec, pâles et blanchâtres dans les spécimens dégradés	Orange rougeâtre ou rouge vif, 6-8 pores par mm, tubes de 1,0 à 2,5 mm de profondeur, consistance cotonneuse à floconneuse	3 gros pores 1-3 par mm
5% KOH	Au séchage devient brun verdâtre	Change en noir	Change en noir	Change en noir
Système d'hyphes Spores	Trimitique Les spores cylindriques 5-6 x 2-3 mm de profondeur	Trimitique spores cylindriques à légèrement pliés 5-6 x 2-3 mm de profondeur	Trimitique Cylindrique à légèrement aplatie, légèrement courbe 4.0-5.2 x 2.0-2.3	Trimitique Ellipsoïde, à parois minces et lisses, 4,5-6* 23 µm.

(Ryvarden & Johansen 1980)

C. Particularités systématique et phylogénétique

1. Définition (Courtecuisse, 1994)

La systématique est la branche de la biologie qui a pour but d'étudier la diversité du vivant et de comprendre son origine. Pour cela, on précise de manière rationnelle les rapports hiérarchiques existant entre les taxons en fonction des homologies ou des différences morphologiques qui existent entre eux ou selon leur degré de parenté. Dans la classification traditionnelle, les éléments permettant de classer les champignons proviennent d'un travail taxinomique effectué en amont et qui consiste en grande partie à observer les caractères remarquables caractérisant le taxon étudié. Ils peuvent être de nature :

-macroscopique : avec l'observation des éléments constituant le chapeau, de la présence ou non de stipe, de la texture de la chair (grenue ou filamenteuse).

- Ou microscopique : avec l'observation des différents types de spores, basides, boucles, cystides et hyphes.

Ces éléments remarquables, permettant la classification des champignons, sont présentés dans le diagramme ci-dessous (Image 17) :

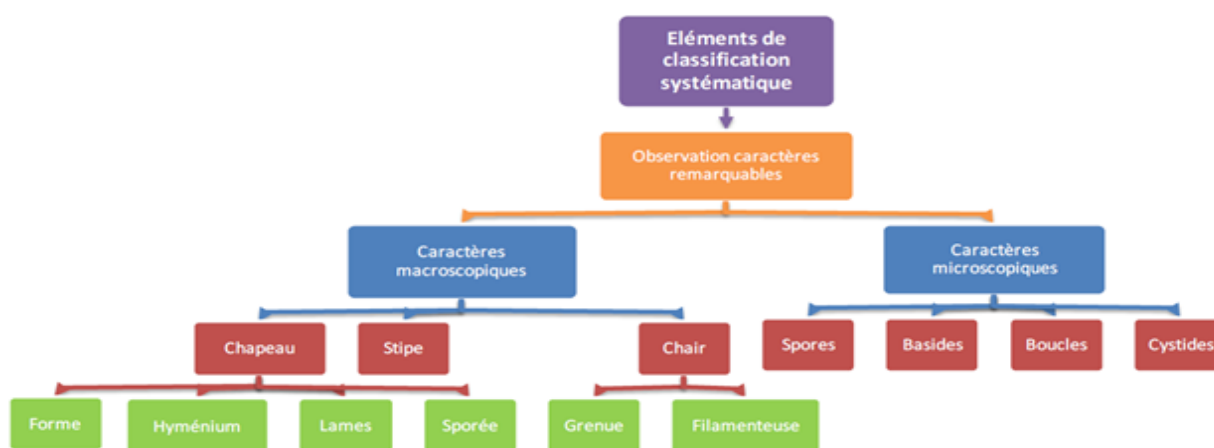


Diagramme des éléments de classification systématique

Image 17

La phylogénie_moléculaire compare les séquences de gènes ou de protéines dans l'objectif de reconstruire l'histoire évolutive des espèces. La comparaison du génome complet constitue la mesure la plus directe du degré de parenté d'une espèce à une autre. Dans une moindre mesure, des séquences partielles de gènes sont utilisées comme marqueurs génétiques. On utilise par exemple :

-les gènes codant pour les sous unités ribosomiales : ARNr 18S, ARNr 5.8S, ARNr 28S,

-les gènes codant pour les protéines facteur d'élongation EF1- α , les sous unités de l'ARN polymérase II rpb1 et rpb2. Les EF (facteurs d'élongation) sont des séquences codant pour les enzymes qui permettent l'ajout d'acides aminés à une protéine en cours de synthèse. Ces types de séquences sont de manière générale assez bien conservés puisque ces gènes sont essentiels à la vie des cellules. On les utilisera pour distinguer les genres entre eux ou pour la résolution des branches profondes d'un arbre phylogénétique (Chaboud, 2013),

- et les ITS (Internal Transcribed Spacer), dont les séquences très variables sont utilisées pour comparer des espèces proches ou des populations (variétés) différentes au sein d'une même espèce. C'est une séquence non codante comprise entre les régions 18S et 28S. Elles permettent plutôt d'assigner une espèce à un genre ou à identifier ou étudier la phylogénie des espèces au sein d'un genre choisi. (Chaboud, 2013).

A partir de l'ADN extrait dans sa totalité, un système d'amorce permet de cibler les gènes que l'on désire amplifier : c'est la technique dite de PCR ou « Polymerase Chain Reaction ». La copie du gène présente par plusieurs centaines de millions, permet le séquençage et, par conséquent, d'accéder à la connaissance exacte de la séquence nucléotidique le constituant. Sa nature sera spécifique et donc différente d'une espèce à l'autre. Grâce aux nombreuses séquences homologues, toutes héritées d'un ancêtre commun, les séquences étudiées peuvent être alignées et ainsi comparées. Un arbre phylogénétique peut être généré par une méthode probabiliste de type bayésienne ou par la méthode de distance calculée en fonction du degré de différence constaté entre les espèces. Chaque nœud ou point de ramification de l'arbre phylogénétique représente un ancêtre commun fictif et les branches qui en émergent, les descendants. D'une ramification à l'autre, ou d'un ancêtre à l'autre, la chronologie des apparitions des différentes lignées évolutives s'affiche de manière distincte et les degrés de parenté existants entre les espèces s'évaluent, dans une première approche, en comptant le nombre de nœud (ou d'ancêtre commun) les séparant.

2. Place dans la systématique traditionnelle

Les espèces du genre *Pycnopus* appartiennent au règne des *Fungi*: le règne fongique actuel est défini par 7 caractères fondamentaux. Ce sont des organismes

- eucaryotes (les cellules contiennent un noyau qui protège le matériel génétique)

- hétérotrophes (vis-à-vis du carbone ; ils doivent donc impérativement trouver du carbone d'origine organique, par exemple les sucres, dans leur environnement.)

- absorbotrophes : les nutriments issus d'une digestion enzymatique effectuée à l'extérieur des cellule fongiques traversent, dans un premier temps, la paroi puis la membrane cellulaire des cellules fongiques

- développant un appareil végétatif diffus, ramifié et tubulaire

- se reproduisant par des spores :

*soit par un cycle de reproduction sexué avec production de basidiospores formées dans les basides.

*soit par un cycle de reproduction asexuée : Les spores asexuées (appelées conidies) se forment à partir des filaments mycéliens par simple multiplication cellulaire.

-spores non flagellées ou exceptionnellement à un seul flagelle

- à paroi cellulaire chitineuse

Le genre *Pycnoporus*, que nous présentons ici, appartient à la division des *Basidiomycota*: Les Basidiomycètes sont des champignons produisant leurs méiospores (issues d'une reproduction de type sexué : fusion des noyaux haploïdes suivies de 2 divisions méiotiques) dont la maturation finale s'effectue par un passage à l'extérieure des cellules fertiles (les basides). Les spores méiotiques (le plus souvent au nombre de 4), encore liées aux basides par leur apicule, se détachent finalement (Image 18) puis se dispersent dans leur environnement (Boyer, 2004).

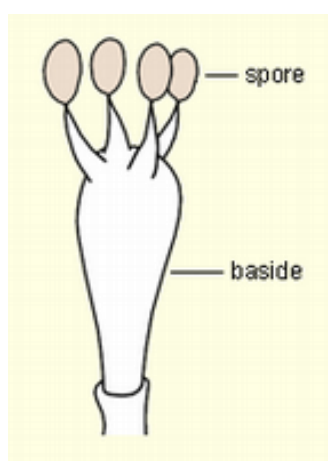


Image 18 : Baside et basidiospores <http://www.mycodb.fr/glossaire.php>

Le genre *Pycnoporus* se range ensuite, si l'on suit la hiérarchie taxinomique dans l'ordre décroissant, dans la classe des *homobasidiomycètes* puis la sous classe des *Aphyllorphormycetideae* (= qui ne portent pas de lames (a= sans; phyllo= lame;

phoro = porter) et enfin, comme le montre le schéma ci-dessous (Image 19), dans l'ordre des *Polyporales*. Les spécimens retrouvés dans ce taxon se caractérisent par un hyménophore non lamellé, souvent poré par des tubes creusés à même la chair, par des basides non cloisonnées, toutes semblables, appelées homobasides, de forme clavée ou cylindrique et ne produisant pas de spores secondaires. Bien que d'autres polypores soient retrouvés par exemple chez les *Hymenochaetales*, les *Bondarzewiales*, les *Hericiales*, les *Telephorales* et même chez les *Hétérobasidiomycètes* (sporophores à basides composés), les taxons suscités ont des caractères morphologiques remarquables que le genre *Pycnoporus* (*Polyporales*) ne possède pas : respectivement il n'a pas de soies hyménales, pas de gléocystides, pas de spores échinulées et pas de basides composées ou fragmentées.

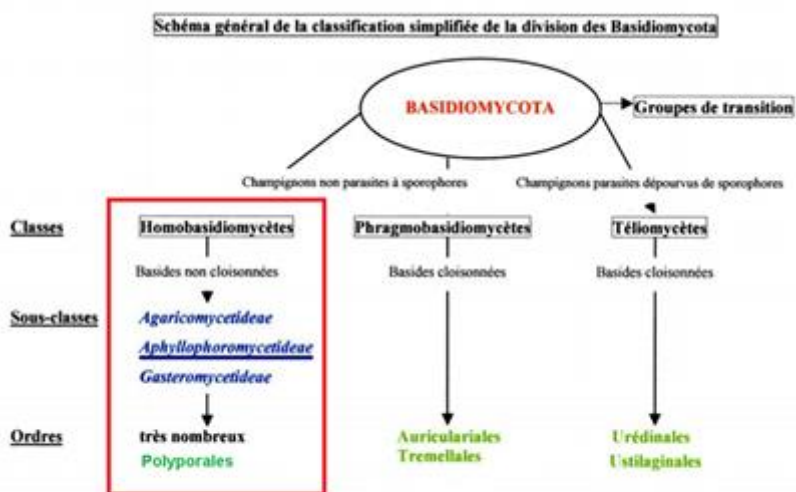


Image 19

De manière opposé, l'ordre des *Polyporales* qui comprend environ 1800 espèces (Kirk *et al*, 2008), regroupe non seulement la plus grande partie des polypores (hyménophore porée) mais aussi des croûtes à hyménophore lisse ou des lamellés comme les genres *Lentinus* ou *Lenzites*. Ce classement actuel tient compte des derniers résultats obtenus par séquençages des gènes (Binder *et al*. 2013). La phylogénie moléculaire a entraîné, en effet, de nombreux remaniements dans la classification basée sur la systématique traditionnelle. Elle a notamment entraîné le déclassement de certains caractères morphologiques dont le pouvoir de distinction taxinomique avait été surestimé par la classification traditionnelle. Ceci explique la raison pour laquelle nous retrouvons rangés dans les *Polyporales* des espèces à hyménophore lisse ou lamellé.

Parmi les *Polyporales coriaces*, on retrouve deux catégories de champignons ; ceux qui développent une pourriture blanche sur le bois et d'autres développant une pourriture brune (Nobles, 1958)

- celle regroupant les polypores produisant une pourriture blanche sur son substrat dégradent la lignine ainsi que deux autres composés celluloseux (cellulose et hémicellulose). Ce groupe est assimilé aux *Polyporaceae* (exemple de genre : *Pycnoporus*, *Ganoderma*...). Ils sont des acteurs clés dans le cycle du carbone. Les espèces formant la pourriture blanche sont parmi les plus efficaces pour effectuer la délignification (Floudas *et al.* 2012)

- et celle regroupant les polypores produisant la pourriture brune par décomposition des composés celluloseux : les *Fomitopsidaceae* (ex de genre : *Antrodia*, *Daedalea*, *Fomitopsis*...) (Ortiz *et al.* 2013)

Ryvarden en 1991 propose une classification des *Polyporaceae* dans lequel il distingue un sous ensemble d'espèce à caractère commun qu'il désigne 'groupe *Trametes*'. Il le définit ainsi : système hyphal du sporophores di- ou trimitique, hyphes génératrices bouclées, hyphes ligatives tortueuses, spores hyalines, à fine paroi, souvent cylindriques, lisses et non amyloïdes, dépourvu de cystides, développant une pourriture blanche, de sexualité tétrapolaire et se développant sur angiosperme.

Dans ce taxon les genres : *Trametes*, *Pycnoporus*, *Datronia*, *Earliella*, *Hexagonia*, *Coriopsis* mais aussi le genre *Lenzites*, en dépit de la forme lamellée de l'hyménophore, sont regroupés.

Si l'on veut préciser d'avantage la position systématique ou, en d'autres termes, connaître les genres se rapprochant le plus des *Pycnoporus*, la méthode traditionnelle présente ses limites. Actuellement d'autres techniques de caractérisation phylogénétique, plus récentes (par séquençage de l'ADN), sont utilisées.

3. Place dans la phylogénie moléculaire

Les premières analyses du séquençage de l'ADN ont montré que l'association des caractères taxinomiques incluant le système hyphal ainsi que le type de pourriture était fortement discriminante sur le plan phylogénétique. Par exemple, l'association des caractères 'trimitique' et 'développement d'une pourriture blanche' caractérise une seule lignée évolutive que l'on désigne *Trametes* clade. Dans cette lignée, nous retrouvons, par exemple, les genres *Trametes*, *Pycnoporus* mais aussi *Polyporus*, *Lentinus* ou *Datronia* (Hibbett & Donoghue, 1995 ; Ko et Jung, 1998 et 1999). Tous les genres cités ci-dessus ayant reçu d'un même ancêtre ces deux caractéristiques morphologiques seraient portés, sur l'arbre phylogénétique des *Polyporales*, par une seule branche évolutive dont le point d'ancrage correspond hypothétiquement à ce même ancêtre. Dans ce cas, l'association des deux caractères est dite monophylétique.

La phylogénie moléculaire permet également de confirmer ou d'infirmer des hypothèses dont les fondements reposaient uniquement sur la morphologie. Avant l'avènement de la phylogénie moléculaire, par exemple, certains auteurs considéraient déjà la forme de l'hyménophore comme un caractère taxinomique mineur au niveau hiérarchique du genre (Kotlaba & Pouzar, 1954 ; Ryvarden, 1991). Ainsi, l'opinion de Ryvarden (1991) qui classait déjà le genre *Lenzites*, polypores lamellés, dans le grand groupe des *Trametes* sera confortée par la suite par Les analyses phylogénétiques. Par contre, son idée de rapprocher le genre *Trichaptum* des *Trametes* fût infirmée par ces mêmes résultats : le genre *Trichaptum*, de par la présence de cystides au niveau de l'hyménium appartient à l'ordre des *Hyménochaetales*.

Par la suite Tomsovskyi en 2006 affinera la notion taxinomique du groupe *Trametes* à partir d'une phylogénie basée sur les ITS et LSU. Il incorporera les genres *Trametes*, *Coriolopsis*, *Artolenzites*, *Pycnoporus* et *Lenzites* dans un même clade qu'il désignera 'core (noyau du) *Trametes* clade'.

Pour illustrer la classification phylogénétique des *Trametes*, nous prenons l'exemple d'une étude plus récente réalisée par Justo et Hibbett en 2011. L'image 20 illustre les rapports évolutifs entre 19 espèces tramétoïdes, y compris de 10 espèces types (type sp.) ou représentants les différents genres retrouvés dans ce clade.

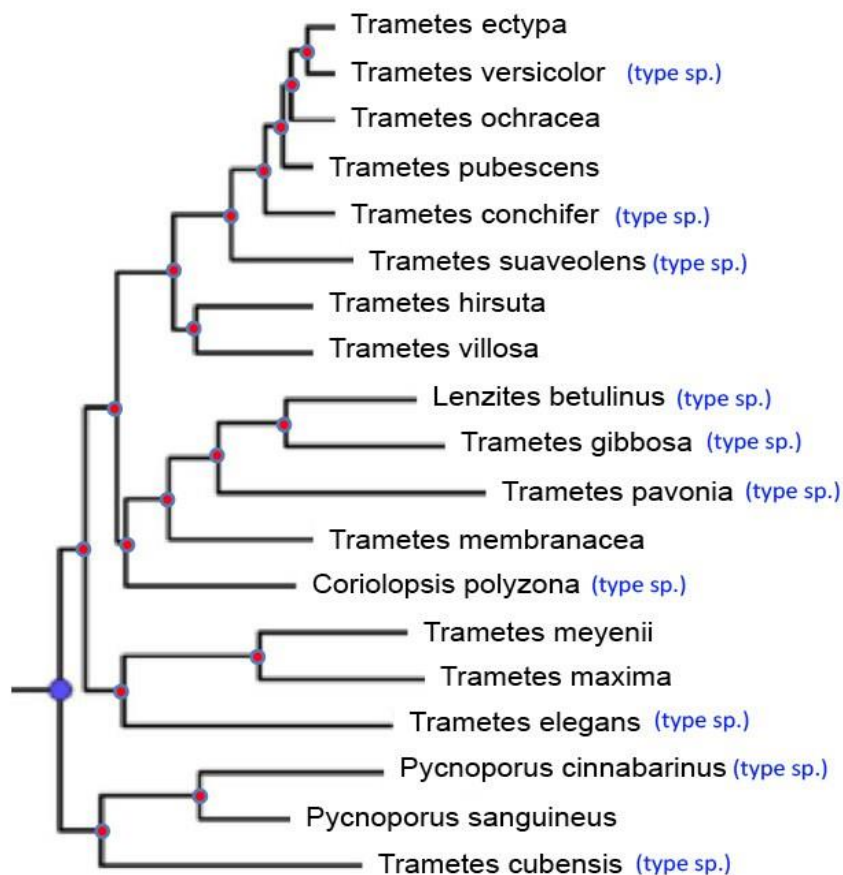


Image 20 : Arbre phylogénétique de 19 polypores tramétoïdes, selon l'étude de Justo et Hibbett (2011)

Selon les auteurs, les résultats obtenus offrent plusieurs possibilités de classification

- Une classification à cinq genres (Image 21) : *Trametes*, *Artolenzites*, *Lenzites*, *Pycnoporus* et *Coriolopsis*. Ces taxons se distinguent principalement soit par la forme particulière de leur hyménophore (porée : *Coriolopsis* ; lamellée : *Artolenzites*) soit par l'association du premier caractère avec la couleur du pileus (rouge et porée pour *Pycnoporus* ; brun et porée pour *Coriolopsis*). La présence de pigments rouges retrouvés uniquement et pour la totalité des espèces du phylum portant le genre *Pycnoporus* traduit l'apparition d'un caractère dérivé (apomorphie) et viable puisque transmis d'un ancêtre commun à toutes les espèces actuelles (= synapomorphie). Par contre, le caractère lamellé n'apparaît qu'une seule fois pour le genre *Lenzites* (*L. betulina*). Toutes les autres espèces de cette lignée sont porées. Ainsi, la dérive du caractère porée dans ce clade semble anecdotique et le maintien

du nom de genre *Lenzites* dont la définition implique une forme lamellée de l'hyménophore est discutable s'il est employé pour désigner cette branche évolutive.

Une Classification à 10 genres (Image 22) : en plus des problèmes évoqués ci-dessus, se rajoutent celui d'une éventuelle surestimation hiérarchique des taxons puisque certains genres se retrouvent par ce choix de classification, mono spécifiques.

Par conséquent, les auteurs mettent en place une troisième option.

-un seul genre (Image 23) : c'est une solution simple et pratique, mais qui comporte un inconvénient : accepter de voir disparaître des noms qui nous sont familiers. *Pycnoporus cinnabarinus* deviendrait *Trametes cinnabarina*, et *Lenzites betulinus* deviendrait *Trametes betulina*.

Même en tenant compte des changements que cette option implique, les auteurs (Justo *et al.*, 2011) sont convaincus qu'une fois tous les morceaux du casse-tête assemblés (morphologie, biogéographie, écologie, phylogénie moléculaire, nomenclature et usage des noms) l'utilisation d'un nom de genre unique (*Trametes*) pour toutes ces espèces s'avérera la solution la plus pratique.

Inversement, une autre étude (Welti *et al.* 2012) déduit que l'ajout d'un nouveau caractère morphologique (revêtement supérieur poilu ou lisse) apporte une toute autre interprétation de la phylogénie du '*Trametes* group'. L'association de ce caractère aux autres déjà existants permet, en effet, la séparation et la délimitation de quatre genres distincts dans le groupe *Trametes* (Image 24) :

1) *Trametes*, correspondant aux espèces à surface supérieure pubescente ou hirsute, y compris la plupart des espèces tempérées correspondant à la définition traditionnelle du genre, en plus de *Lenzites betulinus* et *Coriolopsis polyzona*

2) *Pycnoporus* pour inclure des espèces glabres avec des basidiomes rouges, noircissement avec KOH ;

3) *Artolenzites* pour inclure les 'elegans' de *Lenzites* tropicaux ;

4) *Leiotrametes* gen. Nov., Comprenant trois espèces tropicales à revêtement supérieur lisse : '*Trametes*' *menziesii*, *T. lactinea*, '*Leiotrametes* sp

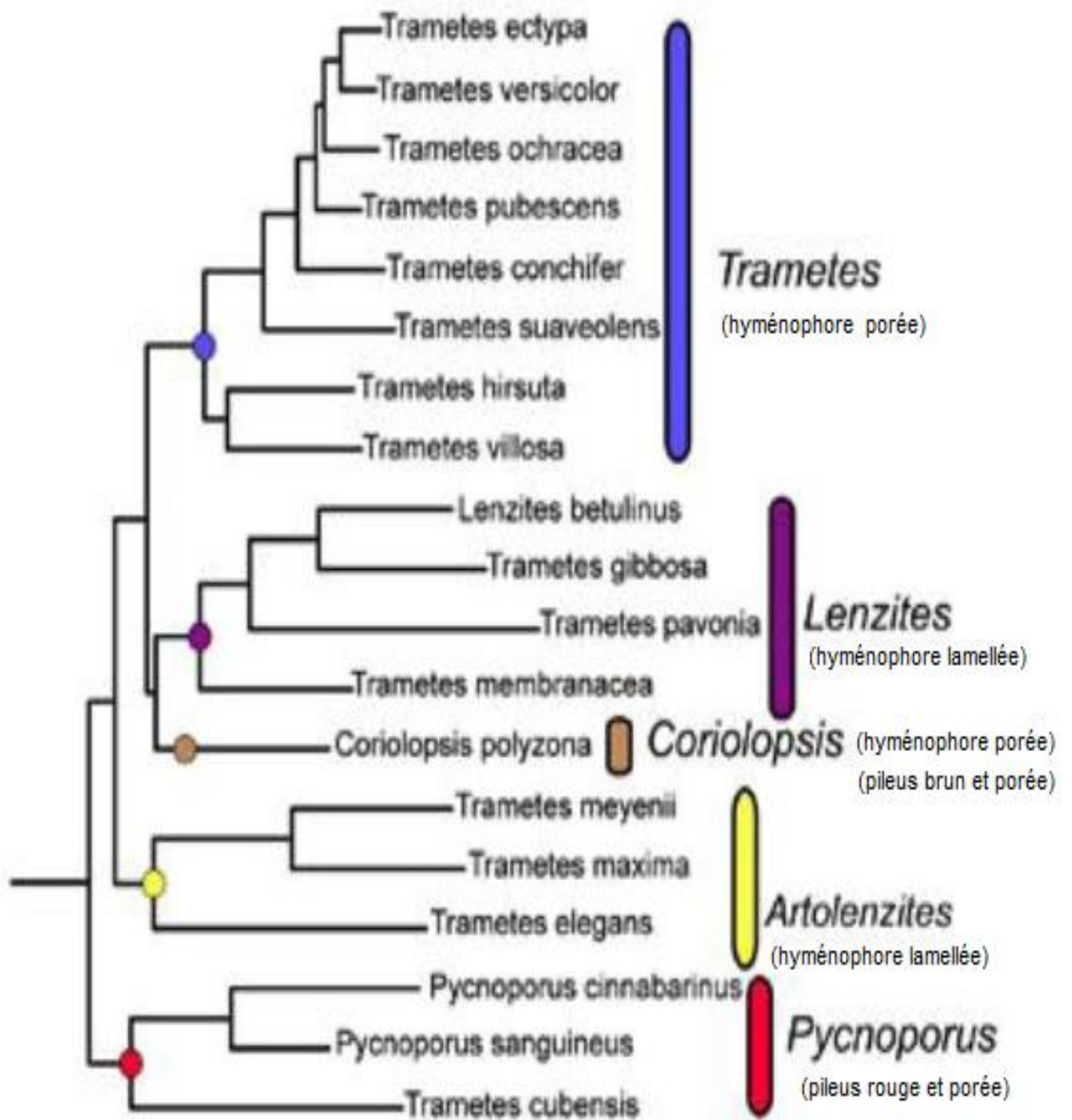


Image 21 : Scénario à 5 genres

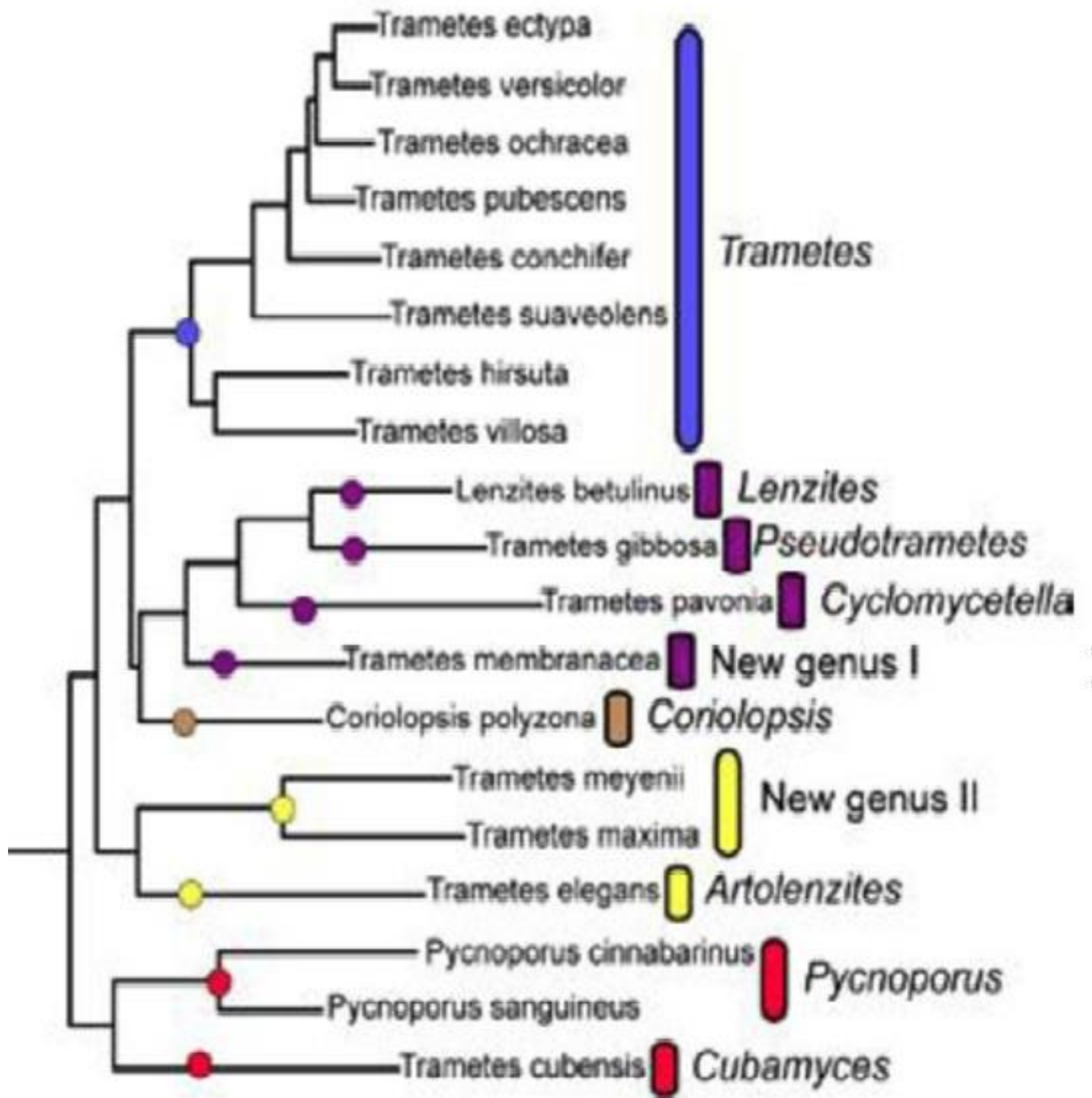


Image 22 : Scénario à 10 genres

Scénario à 1 genre

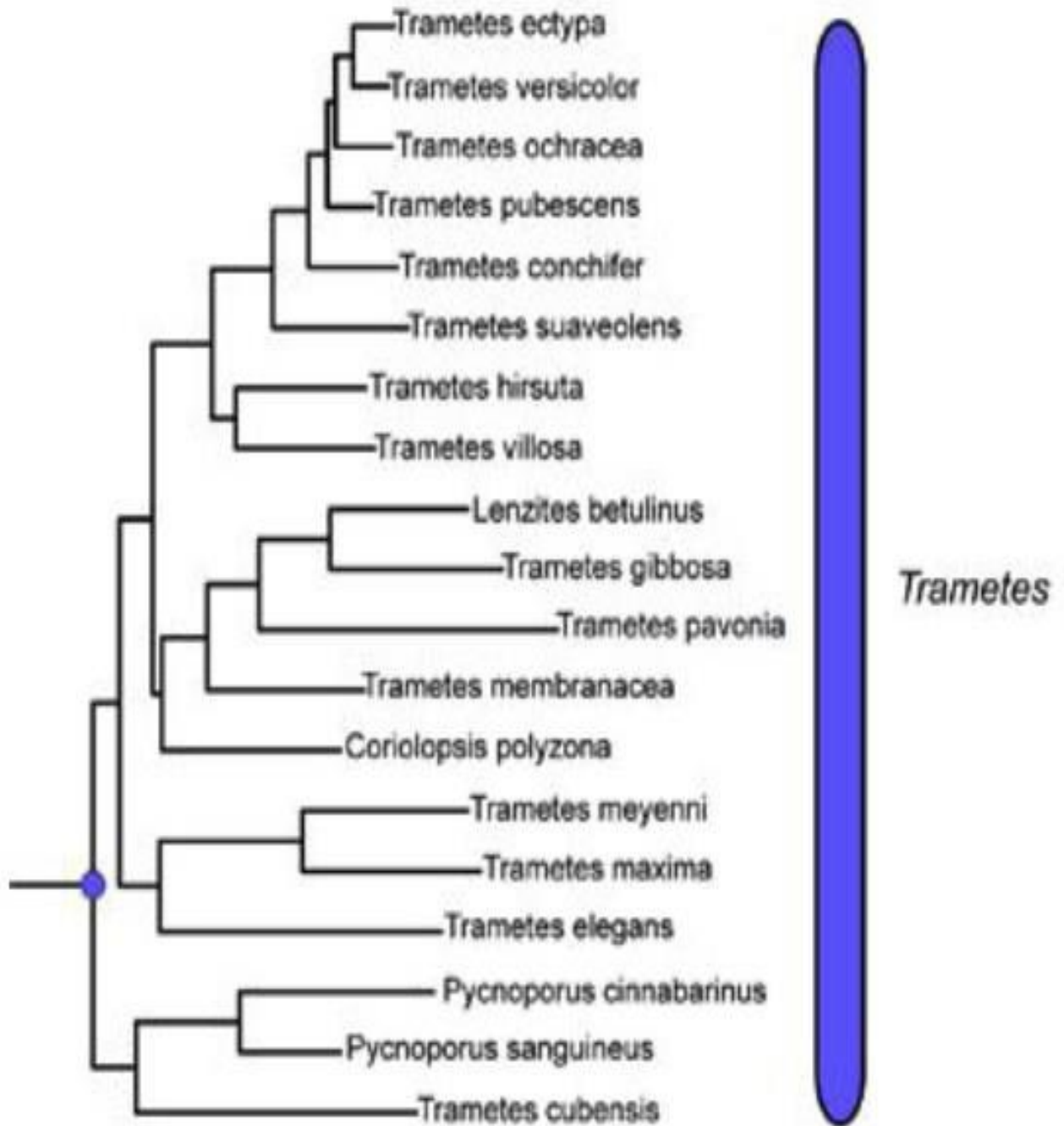


Image 23 : Arbre phylogénétique du genre *Trametes*

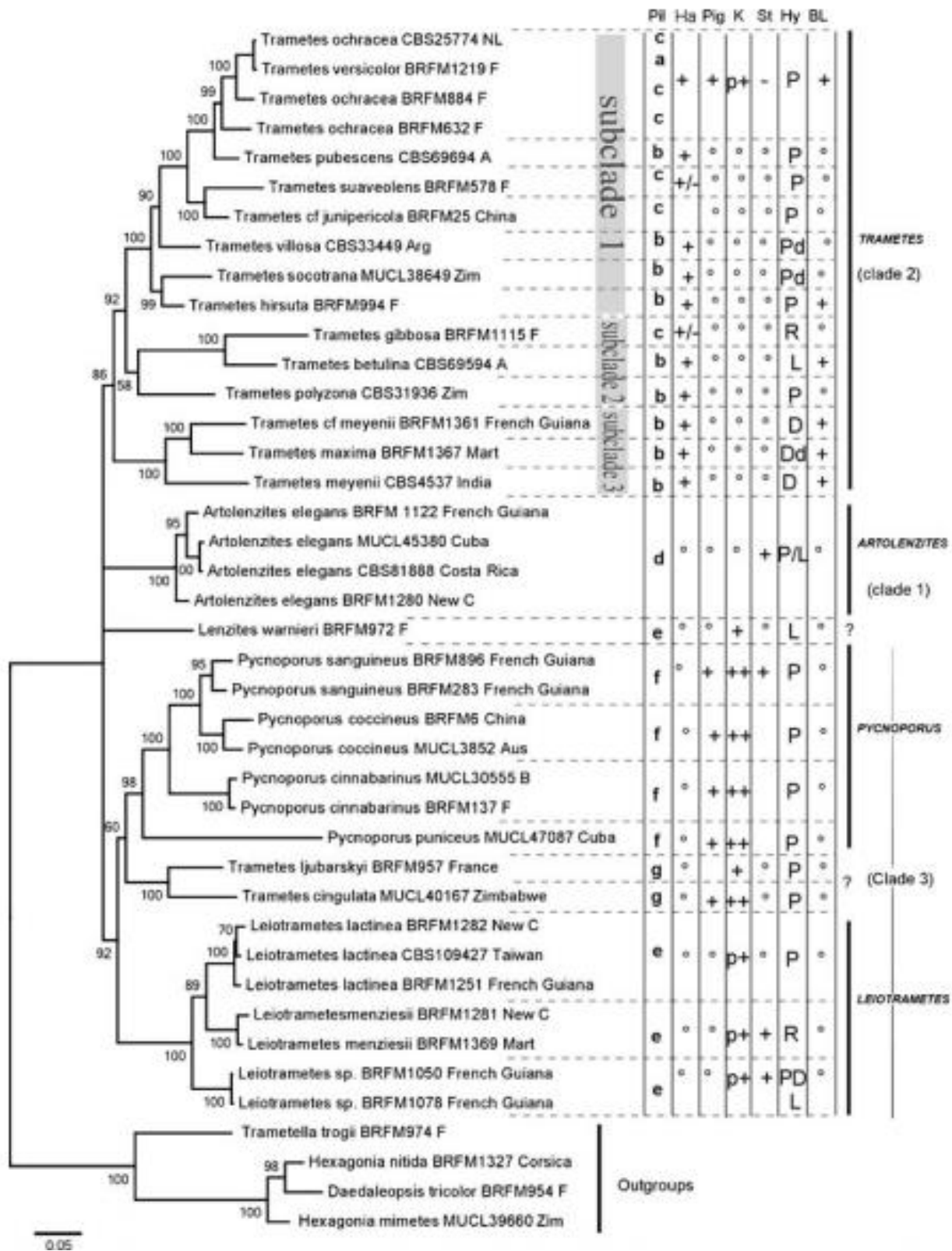


Image 24 : Classification phylogénétique du groupe *Trametes* selon Welti *et al.* (2012)

Pour résumer cette partie, nous retiendrons que le genre *Pycnoporus* est au cœur d'une problématique taxinomique et phylogénétique dont l'issue, bien qu'incertaine, alimentera encore de nombreuses recherches. Retenons toutefois, qu'aujourd'hui le genre *Pycnoporus*, sur la base de l'association revêtement lisse, hyménophore poré et pigments rouges, reste pertinent et légitime à ce rang taxinomique (Ryvarden, 1991 ; Welti *et al.*, 2012)

Mais les particularités de ce genre ne s'arrêtent pas uniquement à sa morphologie. Ce genre est également réputé pour son affection aux niches écologiques particulièrement extrêmes, contre lesquels les *Pycnoporus* vont développer une intense activité enzymatique.

III. Fonctions écologiques et particularités enzymatiques

A. Particularités écologiques

1. *Des polypores*

A l'instar du règne animal, les champignons se nourrissent de matière organique qu'ils puisent sur des végétaux, vivants ou morts. Cette particularité trophique est primordiale pour l'équilibre des écosystèmes et nécessite une interaction végétale-champignon qui est continue mais nuancée selon le type d'association :

- Celui-ci peut être symbiotique : il s'agit d'une alliance dont les bénéfices sont réciproques entre deux organismes. On trouve par exemple des associations entre champignons *et* algues (les lichens) ou encore entre champignons et végétaux autotrophes (les mycorhizes). Selon la possibilité choisie, la fonction écologique du champignon sera différente.

- Il peut être saprophytique : les champignons saprophytes utilisent la matière organique morte ou inerte pour se « nourrir ». A titre d'exemple, on peut citer les espèces poussant sur les arbres morts, les litières de feuilles ou sur n'importe quels débris végétaux.

- Ou bien parasitique : les champignons exploitent la matière organique vivante végétale ou animale et tirent profit d'un hôte pour subsister. C'est le cas des champignons dégradant le bois d'arbres encore vivants ou encore des espèces

provoquant des parasitoses animales ou humaines. Un champignon, et c'est le cas de certains polypores, peut être parasite dans un premier temps puis saprophyte. Dans les deux cas, les éléments organiques (feuilles ou bois morts) sont digérés à l'extérieur des parois fongiques et les sucres libérés sont absorbés par le champignon. Le parasitisme permet la régulation des populations végétales, tandis que le saprophytisme que l'on retrouve pour une majorité de polypores, permet de recycler le carbone des écosystèmes sous forme organique. L'ensemble permet de maintenir une cohérence écologique et d'éviter l'eutrophisation des écosystèmes.

2. Des *Pycnopus*

Parmi les saprophytes, les champignons tels que les *Pycnopus*, développent une pourriture blanche sur le substrat : ils dégradent ou digèrent la lignine aussi bien que l'hémicellulose et la cellulose localisées dans la paroi cellulaire du bois. Ces champignons « fossoyeurs », en transformant les matières organiques en humus réutilisable par les plantes, sont essentiels pour l'équilibre forestier. La particularité du genre *Pycnopus*, en plus de celles déjà mentionnées, réside dans sa faculté à se développer sur des niches écologiques relativement découvertes et donc particulièrement exposées aux alternances extrêmes du climat tropical. On les retrouve fréquemment au cœur d'une clairière ensoleillée, sur bois mort et souvent couché et blanchi par la chaleur du soleil. Ce type d'écosystème est généralement appauvri en substances organiques durant les périodes sèches ou soumis à une forte prédation, aux parasitismes, durant ou juste après les fortes pluies. Pour concourir en milieu hostile et survivre dans un tel biotope les *Pycnopus* vont développer des enzymes dont la nature et les propriétés vont leur permettre de survivre en milieu extrêmes (Arfi & Levasseur, 2013).

B. Particularités enzymatiques des Pycnoporus

1. *Systèmes enzymatiques des Pycnoporus permettant la dégradation de la lignine*

L'analyse du génome complet de *P. cinnabarinus* a permis l'identification de plusieurs gènes codant pour 3 types de peroxydase ligninolytique : la lignine peroxydase, la manganèse peroxydase et la peroxydase versatile. En outre, *P. cinnabarinus* est parfaitement équipé des familles classiques enzymatiques de type laccase et celles impliquées dans la dégradation de la cellulose et de l'hémicellulose (Levasseur *et al.*, 2014). D'autres enzymes impliquées dans la dégradation des sucres sont également retrouvées

- les hydrolases, les xylanases les β -glucosidases (Esposito *et al.* 1993),
- les invertases (Quiroga *et al.* 1995),
- les α -amylases (De Almeida Siqueira *et al.* 1997),
- la cellobiose deshydrogénase (Sulej *et al.*, 2013).

Parmi les champignons lignicoles développant une pourriture blanche, le genre *Pycnoporus* se montre particulièrement efficace pour la dégradation de la lignine (Levasseur *et al.*, 2014)

a) La lignine

Selon Wertz (2010), la lignine (Image 25) est extrêmement résistante à la dégradation. En formant des liaisons à la fois avec la cellulose et l'hémicellulose, elle crée une barrière qui empêche la pénétration des enzymes au sein de la structure ligno-cellulosique. Bien que la lignine résiste à l'attaque de la plupart des microorganismes, certains champignons basidiomycètes de la pourriture blanche sont capables de dégrader efficacement la lignine en employant une combinaison d'enzymes ligninolytiques extracellulaires, des acides organiques ainsi que des 'médiateurs' (radicaux stables ayant la capacité de diffuser une réaction d'oxydation vers des substrats cibles).

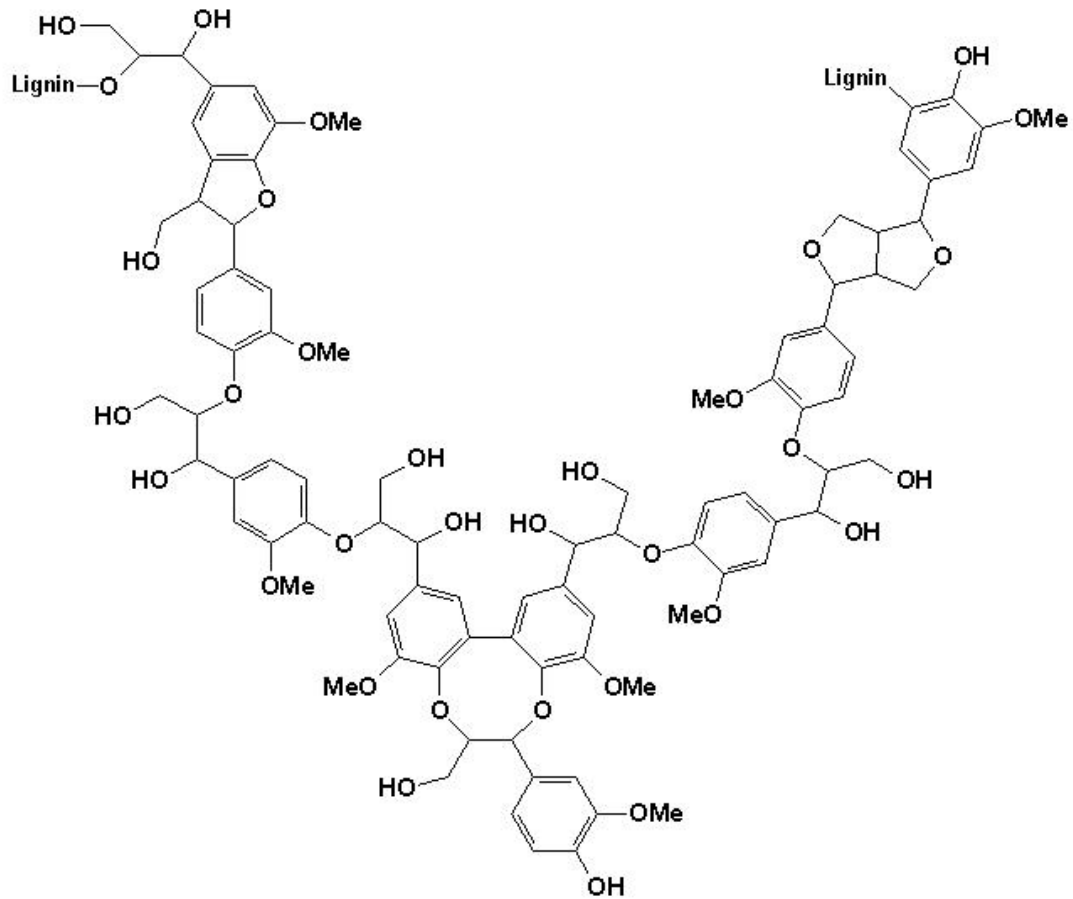


Image 25 : structure de la lignine

b) Ligninases extracellulaires des *Pycnoporus*

Les *Pycnoporus* dégradent la lignine en sécrétant des ligninases **ou peroxydases à hème**. Elles peuvent être de trois natures différentes :

- peroxydases de lignine,
- manganèse-peroxydases et peroxydases versatiles
- phénol oxydases (=laccases).**

Peroxydases à hème

- Peroxydases de lignine

Pour dégrader la lignine, les peroxydases de lignine, de nature glycoprotéique, possèdent un cofacteur hème (= atome de fer fixé au centre d'une porphyrine par 4 atomes d'azote ; image 26) dont le rôle est de catalyser la réaction suivante. (3,4-diméthoxyphényl) méthanol + H₂O₂ ↔ 3,4-diméthoxybenzaldéhyde + 2H₂O (image 27)

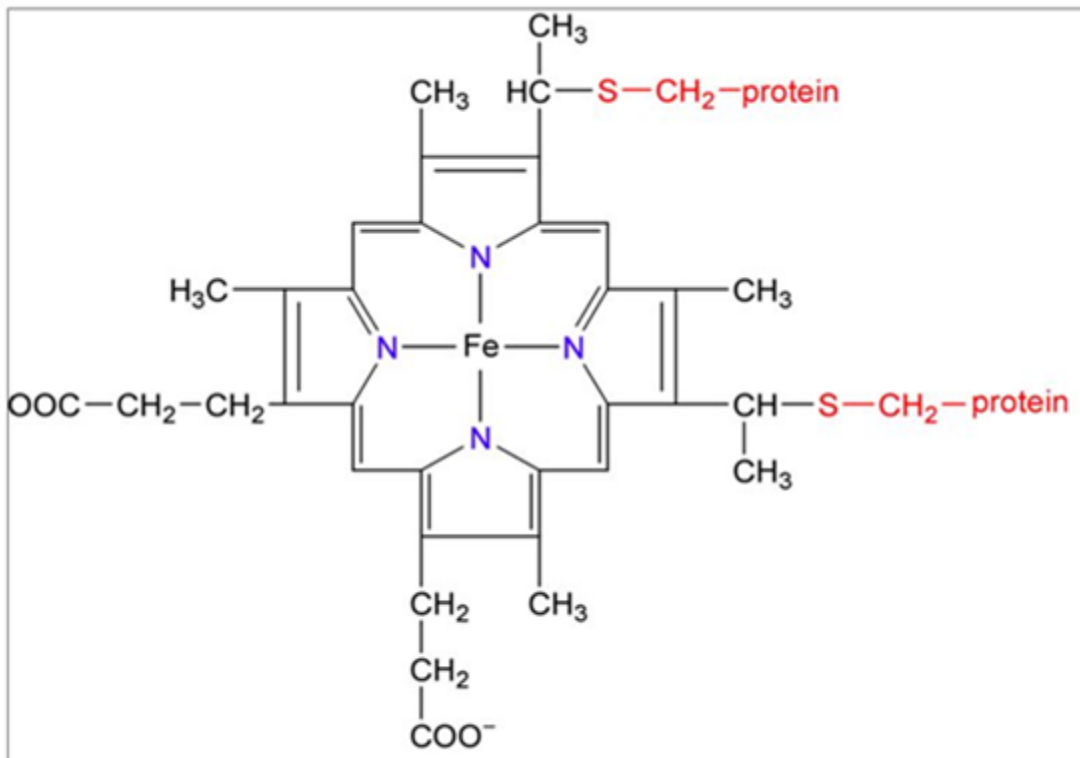


Image 26 : Structure de l'hème

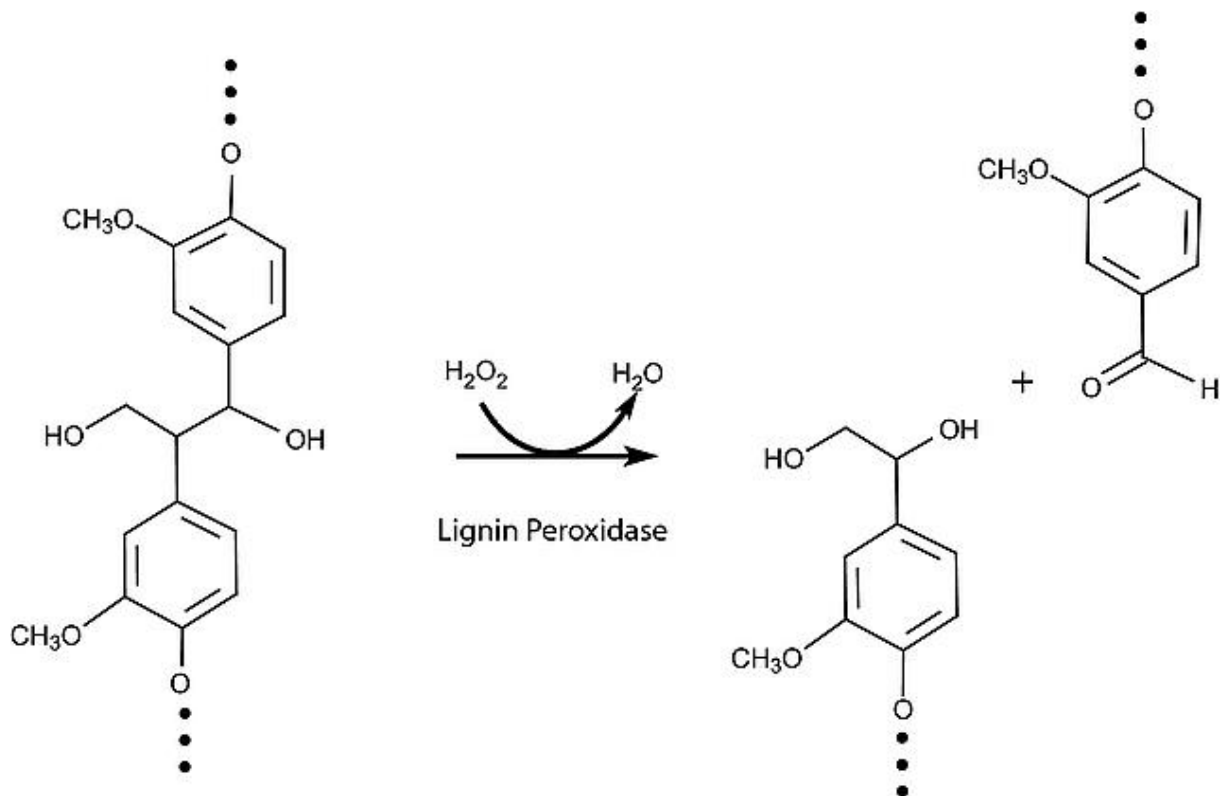


Image 27 : Réaction générale de dégradation de la lignine par la lignine peroxydase

De manière plus précise, les peroxydases de lignine H₂O₂ dépendante catalysent la dépolymérisation oxydante des :

- composés de lignine non phénoliques (diarylpropane, Image 28)

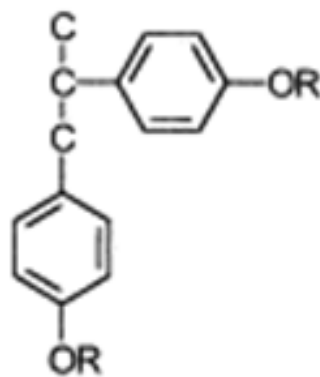


Image 28 : Diarylpropane

- composés modèles de lignine non phénoliques β -O-4 (Image 29)

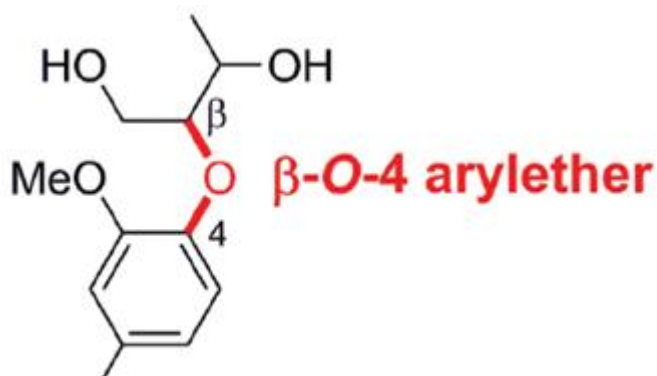


Image 29 : Structure représentative de la lignine avec des liaisons β -O-4 arylether

- nombreux composés phénoliques avec un potentiel redox allant jusqu'à 1.4 V. (Image 30)

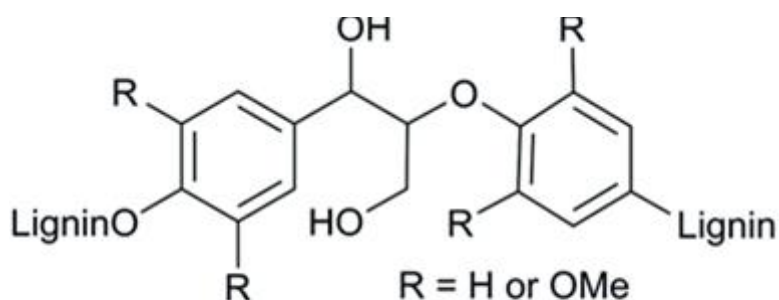


Image 30 : Composés phénoliques de la lignine

Les peroxydases de lignine oxydent les substrats en plusieurs transferts d'électrons et forment des radicaux intermédiaires tels que les radicaux phénoxy et les cations radicalaires de l'alcool veratrylique. Ces radicaux intermédiaires sont soumis à des réactions non enzymatiques, tels que le couplage et la polymérisation radicalaire. Contrairement aux autres peroxydases, la peroxydase de lignine est capable d'oxyder des substrats aromatiques non phénoliques. De plus, son haut potentiel redox ne requiert pas la participation de médiateurs (molécule facilitant le transfert des électrons). La peroxydase de lignine à un cycle catalytique typique des peroxydases et le mécanisme de la réaction catalysée comprend deux étapes représentées ci-dessous

1) Oxydation à deux électrons de l'enzyme ferrique (native) au repos ([LiP] -Fe (III)) par H₂O₂ pour former l'intermédiaire oxo-ferrylique du composé I [Fe (IV)];



2) Une double réduction de LiP-I par des substrats donneurs d'électrons reforme l'enzyme native. La première réduction est effectuée par l'alcool vératrylique : elle forme le composé II [Fe(IV)=O, LiP-II] et un cation radical. Une seconde réduction ramène l'enzyme au stade d'oxydation ferrique.

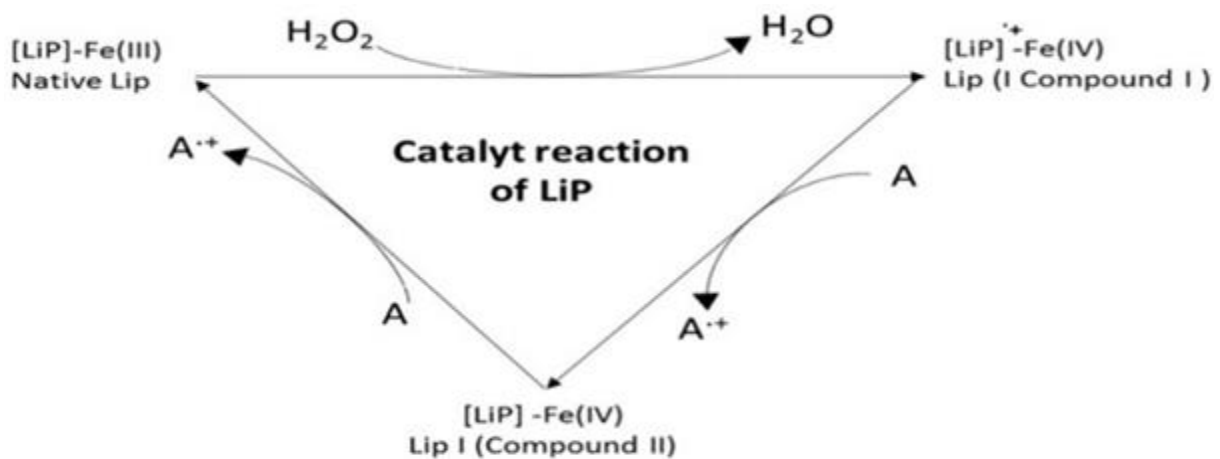


Illustration du cycle catalytique de la lignine peroxydase (LiP)

Image 31 : Illustration du cycle catalytique de la lignine peroxydase (LiP)

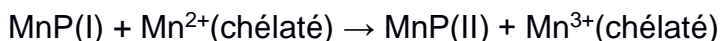
- Manganèse peroxydases

Les manganèses peroxydases sont des glycoprotéines extracellulaires dans lequel on retrouve également le cofacteur hème (= protoporphyrine IX de fer comme celui de la lignine peroxydase). Les enzymes catalysent la réaction (manganèse dépendante) suivante $2 \text{Mn}(\text{II}) + 2\text{H}^+ + \text{H}_2\text{O}_2 \leftrightarrow 2 \text{Mn}(\text{III}) + 2 \text{H}_2\text{O}$

Cette réaction se fait en plusieurs étapes :

Tout d'abord l'enzyme réagit avec le peroxyde d'hydrogène : $\text{MnP} + \text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow \text{MnP(I)} + \text{H}_2\text{O}$. L'enzyme est oxydée.

Ensuite MnP(I) oxyde le cation Mn^{2+} présent sous une forme chélatée par divers acides organiques comme l'acide oxalique ou malonique :



Le complexe Mn(III) oxyde : (image 32)

- les substrats phénoliques et entraîne la formation (=>) radicaux phénoxy,
- les amines aromatiques => radicaux amines,
- les aromatiques non phénoliques => radicaux aryl,
- les acides organiques (acide oxalique, acide malonique) => radicaux alkyls ;
lesquels par réaction avec l'oxygène donneront des ions superoxydes qui interagiront avec les manganèses peroxydase (MnP) pour donner MnPI (image 32). Ce phénomène intervient en cas de déficit en H_2O_2 ou en synergie et augmente l'efficacité de dégradation de la lignine par les champignons

Par ces mécanismes, le potentiel d'oxydation du complexe Mn^{3+} ne permet la dégradation que d'une seule partie des structures aromatiques de la lignine. Une forte proportion de composés non phénoliques subsiste.

L'oxydation des composés organiques sulfurés (GSH) ou d'acides gras insaturés par le Mn^{3+} chélaté permet la formation de radicaux thiyl et peroxy très réactifs en présence d'oxygène et permet la dégradation des zones ligneuses récalcitrantes (image 33)

Le cycle oxydatif se termine par la réduction de MnP(II) par Mn(II), ce qui donne :



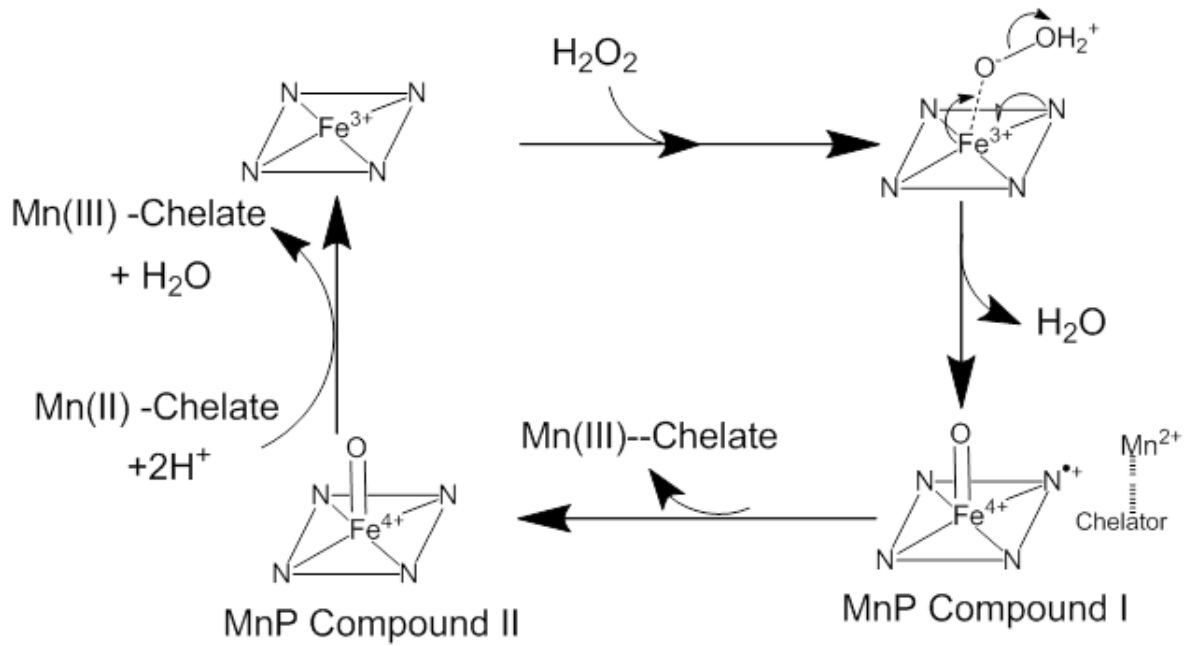


Image 32 : Mécanisme du manganèse peroxydase

(https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/d/da/Manganese_peroxidase_mechanism.png)

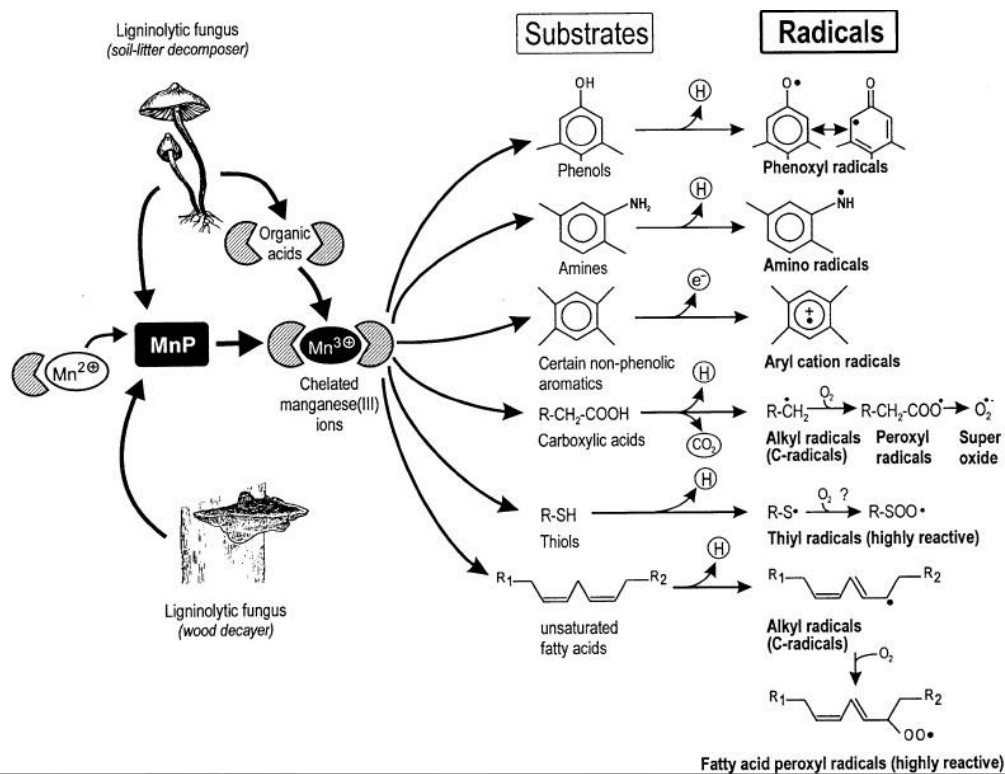


Image 33 : formation de radicaux par la manganèse peroxydase (Hofrichter, 2002)

- Peroxydases versatiles

A l'instar des peroxydases de lignine, certaines manganèse-peroxydases comme les peroxydases versatiles sont également actives sur les substrats aromatiques. En effet, ce groupe d'enzymes oxyde à la fois le complexe Mn(II)-chélateur mais aussi des substrats phénoliques et non phénoliques. De plus, en dépit d'un site de liaison spécifique du Mn(II) situé à proximité du propionate interne de l'hème, leur structure sont plus proches des peroxydases de lignine que des iso-enzymes de manganèse peroxydases. Les peroxydases versatiles forment un groupe d'enzymes ligninolytiques intéressant en raison de leur versatilité catalytique. Ils sont à la fois plus efficaces que :

-les peroxydases de lignine, qui ne peuvent oxyder efficacement les composés phénoliques en absence d'alcool veratrylique,

-les manganèse-peroxydases, qui ne peuvent oxyder les phénols en absence de Mn(II).

De manière similaire au mécanisme des manganèse-peroxydases, Mn(III) est libéré des peroxydases versatiles et agit comme un oxydant de la lignine phénolique et des substrats phénoliques libres.

Phénol oxydases = laccases

Description

La laccase est une enzyme de type ligninase, c'est-à-dire qu'elle est capable de dégrader la lignine. La laccase est une oxydase contenant des éléments cuivre (Cu). Elle est capable de réagir spécifiquement avec différents types de résidus phénoliques de la lignine en présence d'oxygène. La spécificité du substrat de la laccase, en plus de sa capacité à utiliser l'oxygène moléculaire comme accepteur d'électrons (au lieu du peroxyde d'hydrogène comme la lignine peroxydase), rend la laccase très intéressante pour des applications industrielles et environnementales.

Le site actif des laccases contiennent généralement 4 ions cuivre responsables des réactions d'oxydo-réduction. Un premier 'centre' cuivre de type I est lié à deux résidus histidines et au soufre d'un résidu cystéine, ce qui explique la

couleur bleue de la protéine (Skálova *et al.* 2009). Les trois autres ions cuivre forment un groupement cuivre trinuélaire composé d'un ion cuivre de type II et de deux ions cuivre de type III (Yoon *et al.* 2007). L'activité catalytique du site actif commence par l'oxydation du substrat au niveau du cuivre de type I : 4 molécules de substrat sont oxydées et produisent 4 électrons qui sont ensuite transférés vers le groupement cuivre trinuélaire qui se charge de réduire l'oxygène en eau. (Lee *et al.* 2002 ; Quentin *et al.* 2011).

L'efficacité oxydative de la laccase dépend de la différence de potentiel redox entre le substrat réduit et le Cu de type 1 de la laccase. Le potentiel redox permet de qualifier et de classer une solution aqueuse plutôt oxydante ou réductrice. Le potentiel redox de la laccase est bas (0,5 à 0,8 V) et permet l'oxydation des composés phénoliques à bas potentiel redox.

La réaction générale est la suivante : l'oxydation d'un groupement hydroxyle d'un composé di-phénolique entraîne la formation d'un oxygène radicalaire, suivi de la formation d'un groupement carbonyle. Une deuxième action de l'enzyme permet l'obtention d'un composé ortho, méta ou para-quinonique (Image 34).

La formation des radicaux produits conduit dans la lignine à la rupture de liaisons covalentes et par la suite à la libération des monomères. La dépolymérisation peut se faire par l'intermédiaire des médiateurs qui sont des composés organiques ou des métaux oxydés par l'action des laccases tels que l'alcool vératrylique ou les atomes de manganèse. Dans les procédés biotechnologiques, les médiateurs sont souvent utilisés pour accroître le potentiel d'oxydation des laccases (Claus *et al.* 2002)

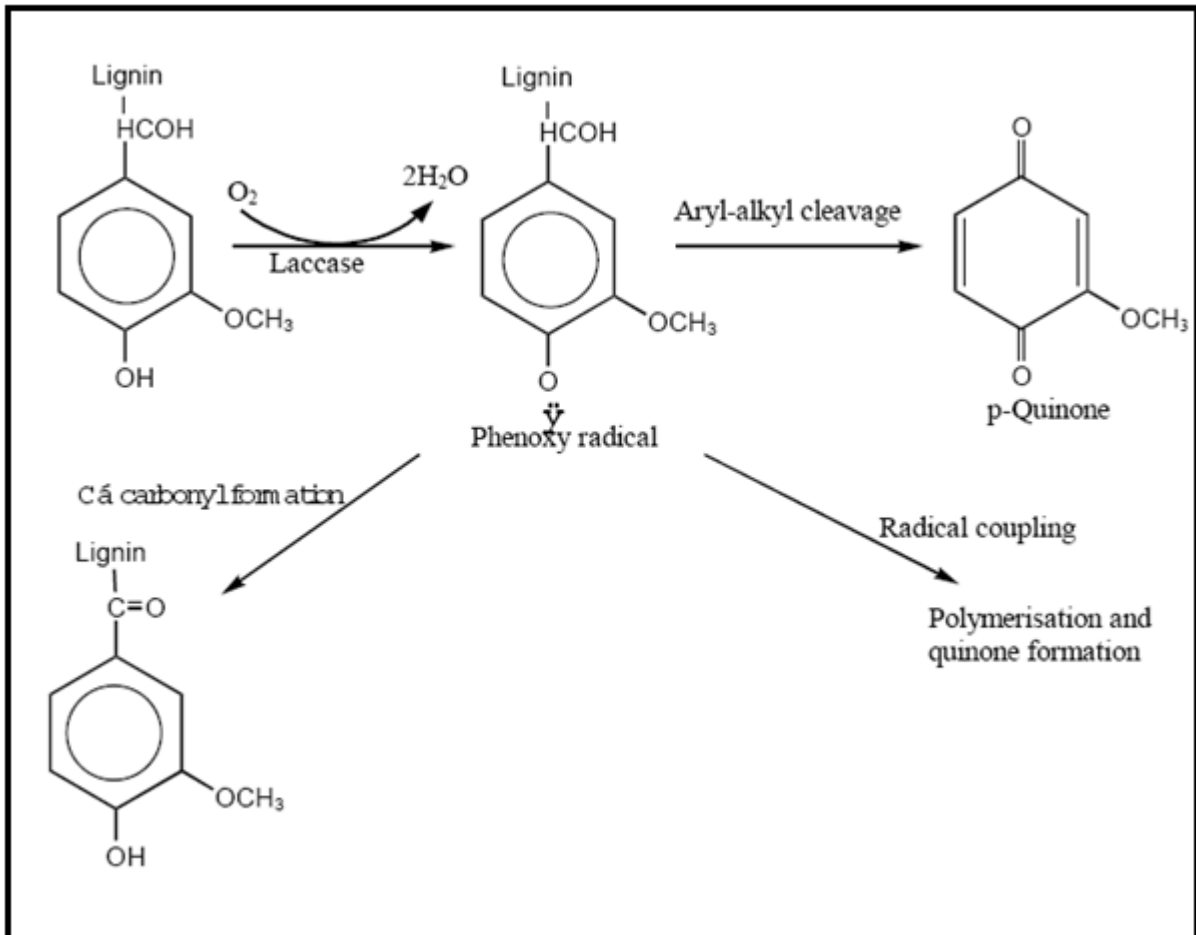


Image 34 : oxydation de la partie phénolique de la lignine par la laccase

- c) Dégradation par oxydation (non ligno-cellulolytique) de la lignocellulose : rôle de la cellobiose-deshydrogénase (CDH)

La CDH est une flavocytochrome extracellulaire (glycoprotéine) dont l'une des premières fonctions est d'affaiblir les résistances à la dégradation du substrat des cellulases.

Pour cela, elle catalyse l'oxydation de la cellobiose ou de tout autre di- ou oligosaccharides présentant des liaisons de type (Glc - β 1,4 - Glc).

Cette réaction se localise au niveau de la partie co-enzymatique désignée flavine adénine dinucléotide (FAD) de la protéine : 2e^- et 2H^+ sont captés à partir d'une fonction $-\text{OH}$ du cellobiose pour donner le cellobiolactone et FADH_2 . Devenu

instable, le groupement lactone s'hydrolyse spontanément en groupement carboxylique.

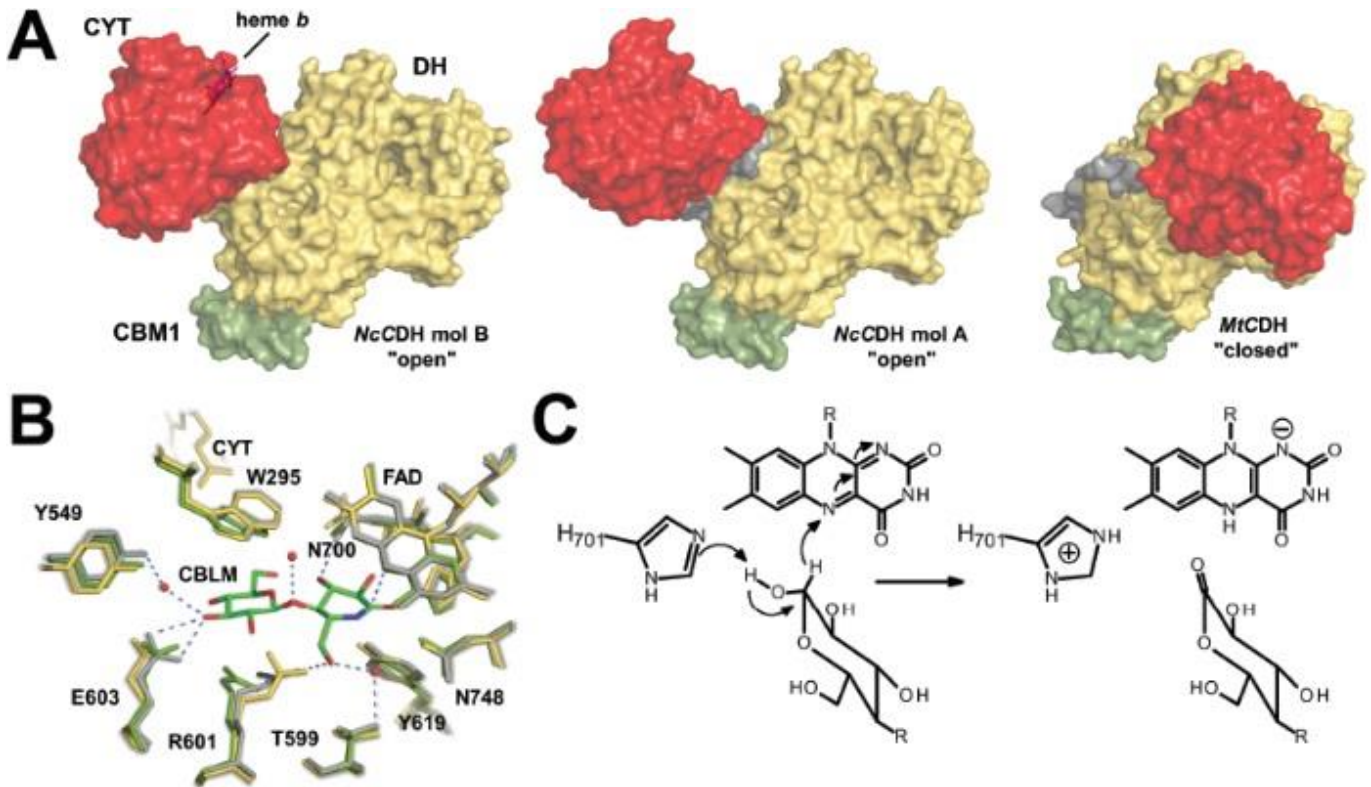


Image 35 <https://doi.org/10.1515/boku-2016-0013>

Ensuite, l'oxydation de FADH_2 permet de réduire le cation Fe^{3+} qui est chélaté par le groupement hème du cytochrome lié à l'enzyme. L'autre possibilité de la CDH est de réduire en phénols les semi-quinones (radicales quinones libres) issues de l'activité des manganèse-peroxydases ou laccases, et dont l'accumulation au niveau du substrat peut devenir toxique. Cette deuxième option permet, de plus, de casser le cycle de re-polymérisation de la lignine occasionnée par la présence de ces composés. On constate ici tout l'intérêt des industriels d'utiliser cette enzyme pour éviter ce processus dont la résultante est le jaunissement du papier (Ander *et al.* 1996).

Une fois réduit le cation Fe^{2+} du cytochrome peut soit :

- revenir à son stade initial et permettre la réduction de FAD en FADH_2

- engendrer, via la réaction de Fenton ($\text{Fe}^{2+} + \text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow \text{Fe}^{3+} + \text{OH}^- + \text{OH}^\bullet$), la formation de radicaux libre OH^\bullet qui participeront à la dégradation de la cellulose, du xylan et de la lignine des parois cellulaires

La CDH, représentant 0,5 à 12 % du sécrétome totale, joue un rôle important dans l'activité ligno-cellulolytiques des champignons lignivores (Ludwig *et al.*, 2013).

2. Système enzymatique des *Pycnoporus* permettant la dégradation de la cellulose et de l'hémicellulose

a) La cellulase

La cellulase est l'enzyme la plus connue dans l'industrie, elle est d'ailleurs produite commercialement à grande échelle à partir de champignons ou de bactéries. Les champignons qui produisent la cellulase sont du groupe des « white-rot », des « soft-rot » ou des « brown-rot fungi ».

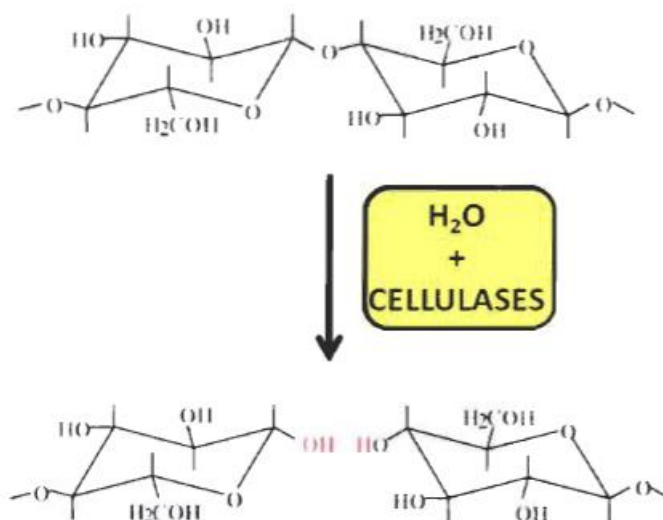


Image 36 : Réaction d'hydrolyse des liens osidiques par une cellulase

Ce type d'enzyme agit directement sur la cellulose, mais plus facilement sur les zones amorphes de celle-ci. Le mécanisme d'action de cette enzyme suggère

que la cellulase dépolymérise les unités de glucoses de la surface des fibres. Elle agit en défaisant aléatoirement les liens glycosidiques (Image 36), ce qui entraîne 1) une rapide diminution de la force de la chaîne cellulosique et 2) la production de cellobiose et de cellotriose. La structure des fibres peut limiter l'accessibilité de l'enzyme à la cellulose et les propriétés structurales du matériel cellulosique détermine la susceptibilité réactionnelle à la dégradation.

La cellulase peut être divisée en trois composantes :

- les endo-glucanases
- les exoglucanases (nommé aussi cellobiohydrolases)
- les bêta-glucosidases (nommé aussi cellobiases)

L'endo-glucanase effectue le clivage interne de la cellulose, ce qui produit des chaînes plus courtes. L'exoglucanase quant à elle produit des cellobioses à partir de la chaîne non réductrice de la cellulose et, finalement, la cellobiase hydrolyse les cellobioses en glucose. Il existe un synergisme entre ces trois composantes de la cellulase (Image 37). Le résultat final de ce mécanisme est l'élimination de certaines chaînes de cellulose (Lesage-Meessen *et al.* 1997).

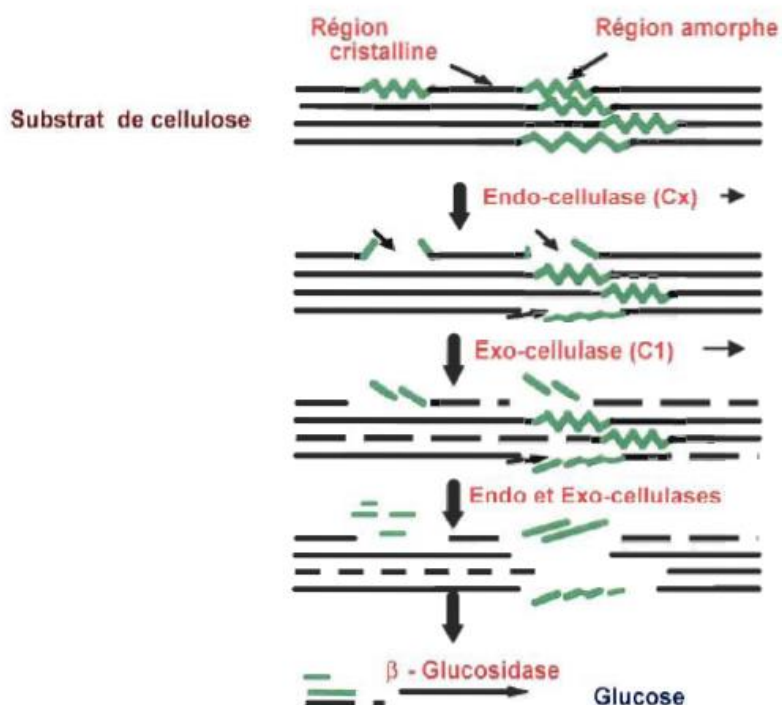


Image 37 : Synergie des composantes hydrolytiques de la cellulase

b) La xylanase

La xylanase est une hémicellulase qui agit sur les hémicelluloses, plus précisément sur les xylanes. La xylanase est généralement produite à partir de bactéries, de champignons comme les *Pycnoporus*, ou les levures.

La structure chimique des xylanes est complexe, de même que son mode d'action. L'hydrolyse complète des xylanes implique plusieurs enzymes hydrolytiques de diverses spécificités et de différents modes d'action. Un système d'enzymes xylanolytiques est composé de plusieurs enzymes : beta-1,4-endoxylanase, beta-xylosidase, alpha-L-arabinofuranosidase, alpha-glucuronidase, acétyle-xylane-estérase et acide-phénolique estérases. Ces enzymes agissent en coopération pour réduire les xylanes en sucres (Image 37).

De plus, tout comme pour la cellulase, un synergisme existe entre les différentes formes de xylanases : entre l'enzyme Beta-1,4-endoxylanase et les enzymes qui effectuent le clivage des chaînes latérales (α -L-arabinofuranosidase, acétyle-xylane estérase et β -glucuronidase). Le synergisme entre l'acétyle-xylane estérase et l'endo-xylanase résulte en une dégradation efficace des acétyles-xylanes. L'action de l'enzyme acétyle xylane estérase libère de l'acide acétique, ce qui a pour effet d'augmenter l'accessibilité de la chaîne à l'endoxylanase. Cette dernière va libérer de plus petit polymère acétylé qui servira de substrat pour les enzymes estérases. (Lesage-Meessen *et al.* 1997)

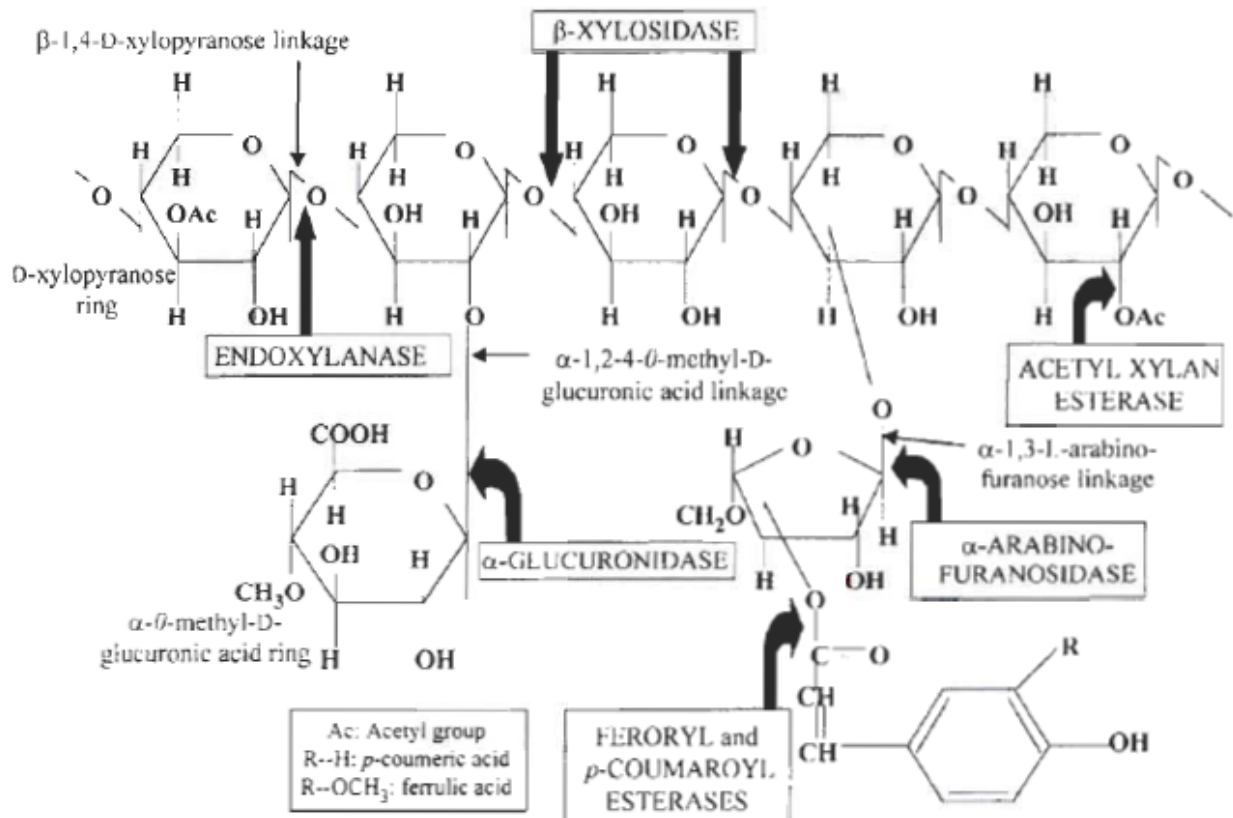


Image 38 : Structure d'un xylane montrant différents groupes de substitutions et les sites d'attaques des xylanases

Si les enzymes ligninolytiques permettent de libérer ou rendre accessible les sucres qui constituent la ressource alimentaire des polypores, certains d'entre eux vont également métaboliser les produits de dégradation issus de l'activité ligninolytique pour la formation de métabolites secondaires. C'est le cas des quinones radicalaires qui une fois réduites en phénols présenteront, par exemple, un intérêt antibactérien. Le genre *Pycnoporus* n'est pas en reste puisque dans son arsenal enzymatique certaines d'entre elles, et une en particulier, sont mises à contribution pour le développement de ses pigments rouges cinabre ou rouge carmin caractéristique du genre et qui, nous le verrons plus tard, possèdent des propriétés thérapeutiques.

3. Système enzymatique permettant la synthèse des pigments rouges du genre *Pycnopus*

a) Structure générale

Le genre *Pycnopus* produit des pigments rouges qui apparaissent au microscope sous forme de cristaux pariétaux particulièrement abondant au niveau du revêtement supérieur. Les molécules constituant les pigments sont de nature phénoxazoniques. Elles sont hétérocycliques et sont constituées d'un chromophore et de trois chaînes latérales variables (Sullivan *et al.* 1971; Eggert *et al.* 1995)

Le chromophore : le phénoxazine-3-one est une molécule tricyclique contenant une partie benzénoïque et une partie quinoïque. Une fonction amine (-NH₂) se greffe sur le deuxième carbone du cycle.

Les chaînes latérales sont situées sur la partie benzénoïque en C₉ (R), deux sur la partie quinoïque en C₁ (R₁) et C₂ (R₂) (Tableau 2). Nous verrons par la suite que cette partie variable détermine l'activité pharmacologique (antivirale, antibiotique, anticancéreuse ou antiparasitaire) des composés phénoxazoniques (Achenbach & Blüm, 1991 ; Téllez-Téllez *et al.* 2016).

Tableau 2 : composés phénoxazoniques

Nom commun	IUPAC name	Structure
Cinnabarine	2-amino-9-(hydroxymethyl)-3-oxo-3 <i>H</i> -phenoxazine-1-carboxylic acid	
Acide cinnabarinique	2-amino-3-oxo-3 <i>H</i> -phenoxazine-1,9-dicarboxylic acid	
Tramesanguin	2-amino-1-formyl-3-oxo-3 <i>H</i> -phenoxazine-9-carboxylic acid	
α -Aminophenoxazone	2-amino-9-(methoxycarbonyl)-3-oxo-3 <i>H</i> -phenoxazine-1-carboxylic acid	
Pycnoporin	2-amino-9-(hydroxymethyl)-3-oxo-3 <i>H</i> -phenoxazine-1-carboxylic acid	
Phenoxazone	3 <i>H</i> -phenoxazin-3-one	

(Télez-Télez *et al.* 2016)

b) Synthèse des composés phénoxazoniques

Les laccases sécrétées par le genre *Pycnoporus* sont impliquées dans la formation de ces dérivés de la phénoxaz(in)one. En effet, trois pigments cinabres sont produits à l'aide des laccases: l'acide cinnabarinique (2-amino-3-oxo-3H-phenoxazinone-1,9-dicarboxylic acid, C₁₄H₁₀N₂O₆) (Göçenoğlu & Pazarlioglu, 2014), la cinnabarine (2-amino-9-hydroxymethyl-3-oxo-3H-phenoxazinone-1-carboxylic acid, C₁₄H₁₀N₂O₅) et tramesanguin (2-amino-1-formyl-3-oxo-3H-phenoxazinone-1,9-dicarboxylic acid, C₁₄H₁₂N₂O₅)

Ces pigments sont formés par une réaction catalysée par la laccase permettant la condensation oxydative de deux molécules de 3-hydroxyanthranilic acid (3-HAA) (Image 39 ; Osiadacz *et al.* 1999). Les trois pigments ne diffèrent que par l'état d'oxydation de leurs groupes fonctionnels. Cette différence dans la structure des pigments provient d'un couplage oxydatif de différents précurseurs d'aminophénol ayant soit l'alcool, un aldéhyde ou un groupe carboxyle comme groupes fonctionnels.

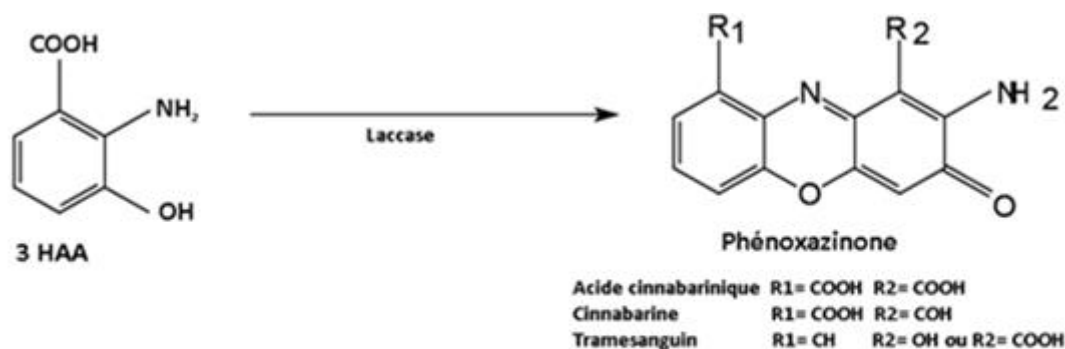


Image 39 Le couplage oxydatif de 2 molécules de 3-HAA entraîne la formation du chromophore Phénoxazinone, qui est la structure de base de nombreux pigments et certains antibiotiques (Roes-Hill, *et al.*, 2009).

Une autre enzyme impliquée dans la synthèse de la phénoxazinone a également été étudiée à partir d'une souche d'actinomycète : *Streptomyces antibioticus*. La phénoxazinone synthétase est à la base de la synthèse de l'actinomycine dont la structure, qui sera évoquée plus loin, part du même chromophore utilisé par les

Pycnoporus pour la synthèse des composés phénoxazoniques. La nature de cette enzyme est très proche des laccases mais elle se différencie par l'adjonction d'un 5^{ème} élément de cuivre oxydé dont le rôle consiste à stabiliser la structure supramoléculaire de la protéine (Smith, 2006).

Actuellement, *Pycnoporus coccineus* est la seule espèce de ce genre pour laquelle la présence de la phénoxazinone synthétase a été démontrée. Son rôle catalytique reste similaire aux autres laccases (Téllez-Téllez *et al.*, 2016),

Les particularités des *Pycnoporus* sont donc nombreuses tant sur le plan morphologique et systématique que sur le plan enzymatique et biochimique. Ces particularités sont utilisées par l'Homme dans des domaines très variés notamment dans l'industrie et la thérapeutique. La première utilisation que nous développons dans ce travail met justement en jeu les capacités enzymatiques des *Pycnoporus*.

IV. De l'utilité des particularités du genre *Pycnoporus*

A. Particularités enzymatiques ; application en biotechnologie

1. Utilisation des laccases

a) Dans l'industrie papetière

➤ Dépulpage biologique :

La fabrication de la pâte à papier exige la séparation des fibres de bois, dans un premier temps, puis son réassemblage sous forme de feuille dans un second temps. Dans le bois, la lignine colle les fibres entre elles. Ces fibres peuvent être séparées soit par dégradation chimique soit par dégradation physique (pâte mécanique). Les pâtes chimiques et mécaniques ont différents types de marché. De nombreuses sortes de papier contiennent les deux types de pâte à papier avec des proportions variables en fonction des propriétés requises. La pâte mécanique est moins chère que la pâte chimique en raison de son rendement élevé (jusqu'à 95% du poids de la matière de départ). Cependant, la forte teneur en lignine des fibres de pâte mécanique nuit à la qualité du papier car les fibres ont peu de flexibilité et ne se lient pas ensemble : le papier a une résistance inférieure, et il a tendance à jaunir au soleil. De plus, la fabrication de pâte mécanique nécessite beaucoup d'énergie

électrique, qui à son tour augmente le coût. La pâte chimique est, quant à elle, plus chère (rendement de la fabrication de la pâte de bois chimique est habituellement inférieure à 50%) mais produit un papier de meilleure qualité, plus résistant et jaunissant moins au soleil (Kuhad & Singh, 2007).

Une alternative à ces deux procédés utilisant les laccases permet d'améliorer les propriétés de la pâte à papier ainsi que les coûts de fabrication. En effet cette enzyme qui détruit la lignine peut être utilisée dans la fabrication chimique de la pâte à papier : les copeaux de bois sont traités par les laccases avant le traitement chimique permettant ainsi une amélioration du rendement, de la résistance mécanique et de la résistance au jaunissement (Azmi *et al.* 2014). Dans la fabrication mécanique, les laccases sont mises en présence des copeaux de bois après un défibrage primaire réduisant ainsi l'énergie nécessaire pour le raffinage de la pâte secondaire et augmentant la résistance mécanique de la pâte à papier.

➤ Bio-blanchiment par les laccases :

La fibre de bois présente une structure multicouche constituée principalement de cellulose, d'hémicellulose et de lignine. Pour l'obtention d'une pâte à papier, jusqu'à 90% de la lignine est solubilisé et éliminé. La lignine est une cause majeure de la couleur jaune résiduelle dans la pâte et doit être éliminée par dégradation oxydative ou par blanchiment. Le processus de blanchiment exige l'application de produits chimiques (chlore ou oxydants à base d'oxygène chimiques). Bien que très efficace, ces méthodes présentent des inconvénients majeurs tel que l'élimination des sous-produits ou la perte de la résistance mécanique de la pâte à papier. L'utilisation des laccases, permettant une délignification enzymatique, surmonte ces inconvénients. Ce procédé récupère, de plus, les laccases en fin de production, ce qui augmente la rentabilité de l'opération et le traitement de quantité supplémentaire de substrat. Il permet, par la même occasion, de diminuer l'impact écologique puisqu'il se dispense de l'utilisation des produits chlorés et polluants actuellement utilisés dans l'industrie papetière (Madhavi *et al.* 2009).

b) Industries du textile

Dans le domaine de l'industrie textile, les laccases de *Pycnoporus* servent au blanchiment du « jeans ». Actuellement, la fabrication du « jeans » délavé implique le lavage des tissus en présence de pierre ponce pour obtenir l'érosion désirée. Ensuite, les tissus sont partiellement blanchis par un traitement à l'hypochlorite de sodium suivi d'une étape de rinçage qui souvent entraîne la consommation d'une grande quantité d'eau ainsi qu'une pollution importante de l'environnement par ses rejets d'eaux usées. Dans la confection du « jeans » délavé, la laccase trouve ici tout son intérêt puisqu'elle dégrade non seulement l'indigo du « jeans » mais aussi celui des effluents, le tout sans utilisation ni rejet de produits toxiques. De plus, cette technologie conduit à une meilleure qualité du produit fini (Couto *et al.* 2006).

Dans le blanchiment du coton, la technique industrielle la plus commune utilise le peroxyde d'hydrogène qui est généralement appliqué à pH alcalin et à des températures proches de l'ébullition. Les composés radicalaires obtenus blanchissent la fibre de coton mais diminuent le degré de polymérisation et par conséquent peuvent produire de graves dégâts sur celle-ci. De plus, une énorme quantité d'eau est nécessaire pour éliminer le peroxyde d'hydrogène au terme de la phase de blanchiment. Le remplacement du peroxyde d'hydrogène par des laccases permet l'obtention d'un blanchiment qui respecte mieux l'intégrité du coton. En effet, par un processus d'oxydation touchant principalement les flavonoïdes, de faibles concentrations de laccases suffisent à blanchir le coton (Couto *et al.*, 2006). Ce système de blanchiment permet, à la fois, d'obtenir une meilleure qualité de produit, mais également de faire des économies substantielles sur l'eau de lavage.

c) Industries alimentaires

L'industrie alimentaire fait partie des autres domaines dans lequel le système enzymatique de *Pycnoporus* est utilisé. De nombreux substrats des laccases tels que les glucides, les acides gras insaturés, les phénols, et les protéines contenant des thiols sont des éléments retrouvés dans l'alimentation. Leur modification par les laccases conduit à de nouvelles fonctionnalités : elles améliorent la qualité et

réduisent le coût de production. On utilise donc les laccases dans les emballages alimentaires pour dégrader l'O₂ qui est préjudiciable à la qualité ou au stockage de la nourriture et des boissons. Sur le même principe, la saveur des huiles végétales peut être améliorée par l'élimination de l'oxygène dissous dans celles-ci. Avant d'être séché et grillé, on peut améliorer la saveur et le goût du cacao en trempant celui-ci dans une solution contenant la laccase. (Kunamneni *et al.* 2008)

La stabilisation du vin est l'une des principales applications des laccases dans l'industrie alimentaire. Le moût de vin est un mélange complexe de produits chimiques tels que l'éthanol, des acides organiques, des sels, et des composés phénoliques. L'alcool et les acides organiques sont responsables de l'arôme de vin, tandis que la couleur et le goût dépendent des composés phénoliques présents. Le maintien des propriétés sensorielles des vins frais jusqu'à la consommation, et par défaut, au moins la première année de stockage est la principale préoccupation des producteurs. Les principales causes d'altération proviennent essentiellement des réactions d'oxydation des moûts de vin : elles provoquent une intensification de la turbidité, de la couleur et des arômes ainsi qu'une modification des saveurs. Ce phénomène d'oxydation est appelée madérisation. Différents procédés ont été utilisés afin d'éviter la décoloration et l'altération de la saveur du vin tel que l'élimination des groupes phénoliques avec du polyvinylpyrrolidone (PVP), ou l'utilisation de dioxyde de soufre pour bloquer les oxydants. L'alternative aux adsorbants physiques et chimiques résiderait dans l'utilisation d'enzymes spécifiques aux polyphénols. Une fois oxydés, ils seraient ensuite écartés par des procédés de clarification. Certaines laccases de *Pycnoporus* seraient parfaitement adaptées pour la stabilisation du vin (Imran *et al.* 2014).

Les laccases sont également utilisées comme gélifiant. Par un phénomène de couplage oxydatif, elles permettent la réticulation de l'acide férulique et de la pectine de betterave et par conséquent la production de gel. Les laccases sont ajoutées à la pâte des produits cuits au four (ex du pain). Par un effet oxydant sur les constituants, elles améliorent la résistance des structures du gluten présents dans la pâte. L'utilisation de la laccase permet ainsi d'avoir un volume accru de produit fini, une structure de la mie améliorée, une augmentation de la résistance et de la stabilité, ainsi qu'une réduction de la viscosité de la pâte. L'ensemble de ces résultats améliore l'usinabilité des moyens mis en œuvre pour l'amélioration de ces produits

alimentaires. (Madhavi *et al.* 2009)

d) Industrie des produits d'hygiène corporelle

Dans le domaine de l'industrie des produits d'hygiène corporelle, les laccases permettent d'améliorer les produits colorants pour cheveux. Actuellement, de nombreuses teintures impliquent un processus oxydatif avec l'addition de produits chimiques dont l'odeur est désagréable, ou bien sont irritants pour le cuir chevelu et parfois difficiles à manipuler. Un système basé sur la laccase peut remédier à ces inconvénients : soit en se substituant aux produits chimiques, soit en rendant leur utilisation plus douce (en jouant sur le pH ou sur les solvants utilisés).

Les laccases peuvent aussi lutter contre les odeurs d'origine corporelle, domestique ou industrielle. En effet, celles-ci sont causés par des sulfures, des thiols, l'ammoniac, des amines, des acides gras à chaîne courte, ou d'autres composés organiques volatils. L'oxydation de ces composés odorants par les laccases est une valeur ajoutée aux produits hygiéniques puisqu'elles ne se contentent pas de masquer les odeurs, elles les détruisent. (Déodorant pour les produits d'hygiène personnelle, y compris dentifrice, rince-bouche, détergents, savon et couches). (Madhavi *et al.* 2009)

2. Utilisation de plusieurs enzymes extracellulaires

a) Dans les industries de l'impression et de teinture

Les enzymes extracellulaires de *P. cinnabarinus* s'avèrent particulièrement efficaces pour dégrader les colorants et les pigments utilisés dans les industries de la teinture ou de l'impression. Actuellement, on estime que la production mondiale en colorants est de 800 000 tonnes par an dont au moins 10% pénètrent dans l'environnement à travers les déchets. La plupart des colorants sont très stables à la lumière, la température, et l'attaque microbienne. Des méthodes physico-chimiques telles que l'adsorption, la coagulation-floculation, l'oxydation, la filtration, et des procédés électrochimiques peuvent être utilisées pour l'enlèvement des colorants à partir des eaux usées. Toutefois, ces procédés sont très coûteux et présentent des

problèmes de fonctionnement. Il est donc nécessaire de développer des procédés pratiques de traitement biologique. La réduction bactérienne anaérobie fût l'une des premières solutions envisagées bien qu'elle ait été assez rapidement abandonnée à cause des amines aromatiques incolores, généralement plus toxiques que les composés parents, qu'elle générerait. Quant à la dégradation bactérienne aérobie, elle se limite la plupart du temps à un seul colorant. La solution la plus adéquate fut trouvée grâce à *P. cinnabarinus* qui offrait des avantages significatifs pour la décomposition de composés récalcitrants : ses enzymes ligninolytiques (laccases, peroxydases de lignine et manganèse peroxydases) ont des substrats non spécifiques, et par conséquent, peuvent dégrader une grande variété de composés récalcitrants. De plus, les enzymes de *P. cinnabarinus* sont extracellulaires ce qui permet de tolérer une concentration élevée de polluants (Madhavi *et al.* 2009).

b) Industrie de l'environnement

Les laccases sont aussi capables de dégrader les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP). Ceux-ci sont des contaminants environnementaux présents dans l'air, le sol et les milieux aquatiques. La plupart sont toxiques pour les organismes vivants : certains d'entre eux ainsi que leurs métabolites rentrent dans le cadre de constituants mutagènes et cancérigènes. Les HAP sont résistants à la biodégradation et ont tendance à s'accumuler dans l'environnement. Heureusement, il a été démontré que la dégradation des HAP pouvait se faire aux moyens d'enzymes issus de bactéries ou de champignons (*Pycnoporus* entre autre ; Low *et al.* 2008). Celles d'origine fongique ont plusieurs avantages par rapport aux autres dégradants. En effet, les enzymes ligninolytiques de *Pycnoporus* sont peu spécifiques et agissent au niveau extracellulaire contrairement à la plupart des enzymes de dégradation issues des bactéries. Par conséquent, les laccases issues des *Pycnoporus* ayant un spectre d'action beaucoup plus large présentent une forte capacité à dégrader les polluants organiques insolubles.

Les produits pharmaceutiques sont également considérés comme des polluants environnementaux émergents. Beaucoup d'entre eux, en effet, sont ubiquitaires, récalcitrants et biologiquement actifs. Plusieurs études ont rapporté que les œstrogènes naturels et synthétiques sont les principaux contributeurs de l'activité oestrogénique associés aux effluents des usines de traitement des eaux usées. Les capacités d'élimination des laccases par oxydation de l'estrone (E₁) et de l'estradiol

(E₂) sont respectivement de 94,1 et 95,5 %. Par la suite, un réacteur à membrane enzymatique (EMR) a été développé pour effectuer la dégradation continue des œstrogènes. La configuration d'un réacteur à cuve agitée couplé à une membrane d'ultrafiltration a permis la récupération de l'enzyme alors que les œstrogènes et les deux produits de dégradation passent à travers la membrane et sont ainsi éliminés. Les taux d'enlèvement les plus élevés à l'état d'équilibre ont augmenté de 95 % pour E₁ et la dégradation est presque complète pour E₂. Finalement, l'activité oestrogénique résiduelle de l'effluent a été largement réduite jusqu'à 97%. (Lloret *et al.*, 2010)

D'autres études concernant l'élimination de médicaments anti-inflammatoires (diclofénac et naproxène) et antiépileptique (carbamazépine) ont démontré, en ce sens, l'efficacité des laccases dans l'épuration des eaux de l'environnement (L. Lloret *et al.* 2010; Rodríguez-Rodríguez *et al.* 2010 ; Santosa *et al.* 2012)

Ainsi, l'utilisation du matériel enzymatique des *Pycnoporus*, dans les domaines de la biotechnologie industrielle, ouvre de nombreuses perspectives tant sur le plan environnemental qu'au niveau de l'industrie du papier, du textile et de l'impression. Toutefois, l'intérêt de ce genre ne s'arrête pas là puisque certaines de ses espèces présentent également des propriétés thérapeutiques dont certaines sont encore retrouvées en médecine traditionnelle. Leur utilisation daterait de plusieurs siècles tandis que d'autres sont en cours d'étude dans le domaine de la recherche pharmacologique.

B. Particularités thérapeutiques

1. *En médecine traditionnelle*

La première utilisation d'un champignon de la famille des *Polyporaceae* remonte à plusieurs milliers d'années (Grienke *et al.* 2014). En 1991, le corps momifié d'un homme du néolithique (3000 ans avant J.C) a été retrouvé sur le glacier Similaun situé entre l'Autriche et l'Italie. Il portait sur lui deux basidiomycètes de la famille des *Polyporaceae* : *Fomes fomentarius* (amadouvier) (Image 36) et *Piptoporus betulinus* (Polypore du bouleau). Le premier servait à allumer et conserver le feu alors que le second était vraisemblablement utilisé pour combattre la trichine, un parasite dont cet homme était porteur. Le polypore du bouleau serait, en effet, connu pour détruire les vers et les œufs de ce parasite en agissant comme un puissant laxatif. Sur d'autres sites archéologiques, des morceaux de *Ganoderma*

lucidum, *Daedalea quercina* ou *Phellinus ignarius*, façonnés par l'homme, auraient également été découverts (Lamoureux Nathalie, 2012).

Au V siècle avant JC, Hippocrate propose d'utiliser l'amadouvier (ou agaric du chêne) en moxibustion sur la partie de peau à traiter. Chez les Romains, l'amadou a longtemps servait de pansements aux barbiers maladroits ou aux arracheurs de dents. Dans son traité « De Medica », l'« Agarikon » de Dioscoride était recommandé contre les dysenteries ou les morsures de serpent. Pline l'ancien dans son œuvre encyclopédique l'*Histoire naturelle* (1er siècle après JC) préconise l'agaric comme antidote à certaines piqûres de scorpions ainsi que pour guérir la strangurie et la splénite. Dans un tout autre domaine, l'industrie horlogère suisse utilisait le polypore du bouleau (*Piptoporus betulinus*) pour polir le métal des montres. *Fomes fomentarius* fût également utilisé, après dessiccation, comme matière à aiguiser les rasoirs.

Encore au XIXe siècle, l'amadou consumé était utilisé dans le traitement des maladies nerveuses ainsi que dans l'asthme ; les dentistes l'employaient comme absorbant pour assécher les dents et les pédicules pour soigner les cors aux pieds et les ongles incarnés (Roussel *et al.* 2002).



Image 40: *Fomes fomentarius*

https://fr.wikipedia.org/wiki/Amadouvier#/media/File:Fomes_fomentarius_2010_G2.jpg

Selon des recherches récentes en ethnologie, les usages pharmacologiques traditionnels des polypores et des *Pycnoporus*, en particulier, sont encore pratiqués

Par exemple, *Pycnoporus sanguineus* et *P. coccineus* sont utilisés chez les autochtones d'Australie pour soigner les maux de bouche : les sporophores sont frottés à l'intérieur de la bouche des bébés pour soigner le muguet ou sur les lèvres endolories. *P. sanguineus* est également utilisé comme anneau de dentition. Chez les adultes, il est mâché pour traiter les infections et les ulcérations de la bouche. Son efficacité proviendrait, en partie, des composés antibiotiques que l'on retrouve dans ces deux espèces (Lepp, 2013).

En Afrique, notamment au Gabon *P. sanguineus* est utilisé en infusion comme vermifuge (Walker, 1931). Quant à *P. cinnabarinus*, on retrouve son usage chez deux peuples centrafricains : en collier chez les Aka pour calmer la toux ; toujours en collier, mais au nombre de deux, chez les Mozombo pour chasser « les mauvais esprits » des personnes ayant perdu un proche (Elisabeth MOTTE, 1980). Au Zaïre, les cendres pilées de *P. sanguineus* sont mélangées à de l'huile de palme puis appliquées sur la tête des nouveau-nés pour accélérer la fermeture de la fontanelle, ou pour lutter contre les teignes (Thoen *et al.* 1973). Les indigènes du Dahomey (Bénin actuel) utilisent *P. sanguineus* soit sous forme de poudre mélangée avec des oignons épicés lorsqu'il s'agit d'atténuer les symptômes de la ménopause ou de traiter d'autres maladies d'origine gynécologique, soit séché ou fumé pour une application locale (Alibert, 1944)

En Amérique du sud, l'utilisation médicinale de *P. sanguineus* tient une place importante dans de nombreux pays. Les Indiens Tobas d'Argentine l'utilisent sec et réduit en poudre, puis mélangé à du liège pour stopper les hémorragies (Crovetto, 1964). Dans la jungle amazonienne du Brésil, pour éviter les cauchemars, on applique le sporophore humide sur la tête (Fidalgo, 1965 ; Fidalgo et Hirata, 1979). Au Mexique, les Totonèques appliquent le champignon sec pour traiter les verrues, ou en bouillie pour soigner et soulager les pieds enflés (Martinez- Alfaro *et al.* 1983). *P. sanguineus* est également utilisé en fumée par les Indiens du Paraguay pour calmer les enfants hyperactifs (Arenas, 1987) tandis que *P. coccineus* est utilisé par certains peuples indiens du Brésil pour traiter les hémorragies et les troubles utérins (Lévi-Strauss, 1952). Enfin, sur l'île de Java, on retrouve l'utilisation de *P. sanguineus* contre l'hémoptysie.

Ainsi, l'usage vernaculaire des espèces *Pycnoporus sanguineus*, *P.*

cinnabarinus et *P. coccineus* à des fins médicinales paraît extrêmement varié et, de surcroît, cosmopolite (Francia *et al.*,1998) . L'étude pharmacologique de certains *Pycnoporus* utilisés traditionnellement a permis de révéler des composés actifs de nature phénoxazoniques ou des dérivés de l'ergostérol.

2. En pharmacologie

a) Activité antibactérienne

Par exemple, l'activité antibiotique de la cinnabarine, extraite de *P. sanguineus*, sur bactéries gram négative a été pour la première fois signalée en 1945 (Bose, 1945; Lemberg, 1952).

L'activité antibactérienne des milieux de cultures de *P. sanguineus* est également démontrée par Smânia (1998, 2003) sur *Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Salmonella typhi*, *Staphylococcus aureus* et les espèces du genre streptococcus. Cette activité est plus marquée sur les cocci à gram positif que sur les bacilles à gram négatif comme le montre le tableau 3 ci-dessous.

MIC and MBC values of FB for various microorganisms

Microorganisms	MIC	MBC
<i>E. coli</i>	0.625 ^a	0.625
<i>K. pneumoniae</i>	0.625	1.250
<i>P. aeruginosa</i>	1.250	1.250
<i>Salmonella typhi</i>	0.312	0.312
<i>Staph. aureus</i>	0.156	0.156
Group A Streptococci	0.039	0.039
Group B Streptococci	0.039	0.078
Group C Streptococci	0.019	0.039
Group G Streptococci	0.039	0.078

^aExpressed in mg/ml of Fraction B.

Tableau 3 : concentration minimale inhibitrice (CMI) et concentration minimale bactéricide (CMB) de la cinnabarine contre 11 espèces de bactéries alimentaires

b) Activité antioxydante, immunomodulatrice et anti-inflammatoire

Les extraits de *Pycnopus* agissent également sur le système immunitaire

- Soit par immunomodulation : les composés phénoxazoniques entraînent une nette diminution de la lymphoprolifération ainsi qu'une réduction de la production de composés oxydants (Panda Siva, 2009). Le noyau phénoxazone impliqué dans ce mécanisme contribuerait à protéger les tissus contre les dommages occasionnés par le stress oxydatif (Eggert *et al.* 1995).

- Soit par l'effet anti-inflammatoire et antioxydant des composés phénoxazoniques extraits de *P. cinnabarinus*, comme le confirment Dias et Urban (2009). D'autres dérivés de l'ergostérol, notamment le peroxyde de l'ergostérol, présenteraient également un pouvoir antioxydant et antiinflammatoire.

De plus, si l'on étudie la composition en antioxydants de plusieurs espèces du genre *Pycnopus*, on y retrouve : une quantité importante de tanins, de flavonoïdes, d'acide ascorbique, de Bêta-carotènes, de lycopènes et de caroténoïdes. Cette importante association de composés antioxydants fait des *Pycnopus* une ressource naturelle particulièrement intéressante pour la santé. (Tripathy *et al.*, 2014)

c) Activité antivirale

La cinnabarine possède un effet antiviral marqué notamment sur le virus rabique (Smânia *et al.* 2003). Elle divise, en effet, par cinq le nombre de cellules infectées par le virus de la rage aux concentrations les plus fortes. Bien que la cinnabarine soit légèrement cytotoxique, aucune conséquence pour l'animal infecté n'a été constatée. L'activité antivirale obtenue à partir d'un extrait de *P. cinnabarinus* (issu de spécimens australiens) sur le virus de l'herpès simplex et la poliomyélite conforterait cette hypothèse. Par la suite, Il a été démontré que le peroxyde de l'ergostérol serait, en partie, responsable de cet effet (Dias & Urban, 2009)

d) Activité anti parasitaire

La cinnabarine et les stérols 5 α -ergost-7,22diène-3 β -ol (Gal), 5,8-epidioxi-5 α et 8 α -ergost-6,22-diène-3 β -ol (Ga2) de *P. sanguineus* ont permis, au niveau

systémique, de réduire de 90% le nombre de *Trypanosoma cruzi* et de *leishmania* spp. L'activité antiparasitaire de Ga2 sur *Leishmania* spp. a également été testée *in vitro* sur les formes promastigotes de *Leishmania amazonensis*, *L. brasiliensis* et *L.chagasi*. Ce composé est environ quatre fois plus puissant que le benzonidazole dans le traitement de la maladie de Chagas, contre les formes épimastigotes de *T. cruzi* et les trypomastigotes sanguins (Marques *et al.*, 2001).

L'activité antiparasitaire des *Pycnopus*, et plus précisément des extraits de *P. sanguineus*, est également démontré sur *T. cruzi*, *P. falciparum* et *L. amazonensis*. Bien que peu efficace sur le dernier parasite cité, l'extrait de *P. sanguineus* inhibe, toutefois, la croissance de *T. cruzi* de 59% et *P. falciparum* de 60%. (Marques *et al.* 2001)

e) Activité antinéoplasique des dérivés phénoxazoniques

Tout d'abord, il est utile de rappeler que les *Pycnopus* ne sont pas les seuls organismes vivants à produire des composés phénoxazoniques. Certains procaryotes produisent également ce type de métabolites. Par exemple, L'actinomycine D est un antibiotique isolé à partir d'une bactérie appartenant au genre *Streptomyces*. Cette molécule est constituée de deux chaînes polypeptidiques identiques reliées à un noyau phénoxazone (Image 40). Cette structure lui permet de s'insérer au niveau des bases (G-C) de l'ADN, empêchant ainsi l'action de l'ADN polymérase et donc la synthèse de l'ADN lors de sa duplication. De par son pouvoir antiméiotique, elle est désormais utilisée comme anticancéreux notamment dans le traitement du rhabdomyosarcome, des tumeurs des testicules ou encore du neuroblastome. Cependant, l'actinomycine D a montré un manque de sélectivité et une activité cytotoxique certaine. L'activité anticancéreuse de l'actinomycine D repose sur la capacité du cycle phénoxazone à fixer de manière spécifique l'ADN. La modification des acides aminés des cycles peptidiques engendre soit une diminution de l'activité soit une activité moindre de la molécule. Une légère modification sur les

acides aminés modifie le taux de diffusion dans différents types de cellules et permet de générer une spécificité vis-à-vis certaines cellules (Bruyneel, 2009).

La cinnabarine que nous avons vu précédemment se différencie de l'actinomycine D par l'absence de chaînes peptidiques sur le C₁ et C₉ du noyau phénoxazone. Malgré les similarités de structure, la cinnabarine ne possède pas de pouvoir anti tumoral qui lui permettrait de rivaliser avec l'actinomycine. Toutefois, à une échelle d'activité moindre, son effet antiprolifératif reste prometteur.

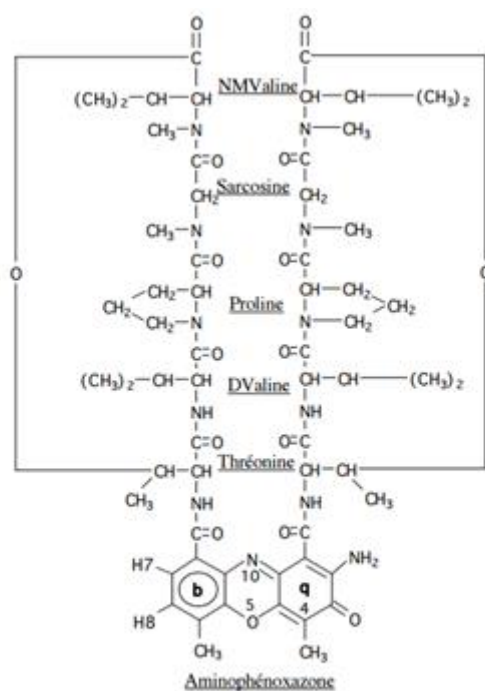


Image 41 : Actinomycine D. Structure plane et numérotation conventionnelle des atomes de l'aminophénoxazone.

En effet, certains composés phénoxazoniques, et particulièrement la cinnabarine, ont présenté une activité antitumorale significative sur des cellules leucémiques murines (Dias & Urban, 2009). La cinnabarine est le composé qui a montré la plus forte activité antitumorale suivie de la pycnoporine. Les deux autres composés tramesanguin et l'acide cinnabarinique ont affiché une activité beaucoup moins importante comme le montre le tableau 4:

Extracts	Assay concentration (mg/mL)	Antitumor assay P388 (IC ₅₀)
Cinnabarin (1)	1	13 μM
Tramesanguin (2)	1	> 44 μM
Cinnabarinic acid (3)	1	> 44 μM
Pycnoporin (8)	1	36 μM
Ergosterol peroxide (11)	1	> 20 μM

P388 = Murine leukaemia cell line.

Tableau 4 : Evaluation biologique des composés 1-3, 8 et 11 de *Pycnopus cinnabarinus*

Parallèlement à ces résultats, d'autres études se sont portées sur la recherche d'un effet inhibiteur de l'acide cinnabarinique (entre autres) sur l'enzyme 2,3-dioxygénase indoleamine (IDO; Pasceri, 2013). Il a été démontré, en effet, que l'activation de cette enzyme par les cellules tumorales entraînait un clivage oxydatif du tryptophane. La déplétion de cet acide aminée dans l'environnement des cellules cancéreuses leur permet d'échapper au système immunitaire. Elle permet également la production de kynurénine qui altère sélectivement la croissance et la survie des cellules T. L'inhibition de l'IDO est donc intéressante pour son activité anti tumorale et son utilisation dans le traitement d'un certain nombre de cancers solides. Les résultats de ce travail établissent que l'acide cinnabarinique est l'inhibiteur de l'IDO le plus puissant de tous les composés testés.

V. Conclusion

Dans ce travail, nous avons pour objectif de décrire les nombreuses particularités des espèces du genre *Pycnoporus* puis de rechercher toutes les applications réelles et potentielles découlant de ces mêmes particularités.

Parmi celles évoquées, nous retiendrons, en premier lieu, son arsenal enzymatique composé de laccases et peroxydases capables de dégrader la lignine du bois. Ces enzymes spécifiques ont trouvé de nombreuses applications en biotechnologie notamment dans l'industrie papetière où elles sont couramment utilisées. L'utilisation future de ces enzymes s'oriente vers une optimisation et un élargissement de leur champ d'action dans la dépollution des eaux contaminées par des xénobiotiques récalcitrants, notamment les dérivés hormonaux issus des pilules contraceptives.

Nous retiendrons également l'utilisation thérapeutique des *Pycnoporus*. Bien que son emploi à des fins médicinales ait une origine antique, les *Pycnoporus* sont encore utilisés par différents peuples sur tous les continents. Cette particularité a d'ailleurs fait l'objet de recherches pharmacologiques qui ont abouti à la découverte de nombreux composés phénoxazoniques. L'étude de ces composés, dont la teneur varie selon l'espèce, a pu mettre en évidence chez *Pycnoporus* des propriétés antibactériennes, antivirales, antiinflammatoires, antiparasitaires et antinéoplasiques

Notre deuxième objectif, moins évident, était de pouvoir établir un lien entre toutes ces particularités. Nous l'avons vu, les *Pycnoporus* se développent préférentiellement sur les milieux extrêmes exposés à de forte variation climatique et souvent appauvris en nutriments essentiels à leur survie. En réaction, les *Pycnoporus* développent un arsenal enzymatique particulièrement résistant et productif permettant d'une part :

- le déploiement du champignon sur des écosystèmes inhospitaliers : le recyclage des nutriments par les *Pycnoporus* réactive les biotopes et relance la diversité des sites.
- leur utilisation en milieu industriel : l'efficacité productive et la résistance de ces enzymes répondent aux exigences industrielles.

Et d'autre part, la synthèse de composés phénoxazoniques dont les particularités

sont les suivantes

- taxonomique : la synthèse de ce type de pigments est, jusqu'à ce jour, unique dans le règne fongique
- thérapeutique : leur structure est très proche de l'actinomycine (antinéoplasique) et leur utilisation est encore certainement sous exploitée
- et esthétique : la singularité rouge carmin des carpophores qu'elles colorent, ravissent le professionnel autant que le profane en mycologie.

Ainsi, le lien qui réunit toutes ces particularités, y compris les utilisations possibles pour l'homme, est principalement de nature enzymatique. L'adaptation des *Pycnoporus* aux conditions extrêmes de son environnement a certainement ouvert de nouvelles voies métaboliques que l'acquisition d'enzymes spécifiques a rendues possible. L'intensité, la diversité et la résistance de son activité enzymatique dont l'étude scientifique ne fait que commencer, caractérisent très probablement, au sein du groupe des *Trametes*, une lignée évolutive singulière et contribueraient, ainsi, à faire des *Pycnoporus* un genre à part entière avec ses particularités.

VI. Bibliographie

Alibert H., 1944. Note sur les champignons poussant dans le bas Dahomey et sur deux agaricinées estimées des indigènes de cette même région. *Notes Africaines*, 22, p. 11-12.

Ander P., Daniel G., Pettersson B., Westermark W., 1996. Possible application of cellobiose oxidizing and other flavinadenine dinucleotide enzymes in the pulp and paper industry, In: T.W. Jeffries, L. Viikari (Eds.), *Enzyme for Pulp and Paper processing*, ACS Symp. Ser. 655. Am. Chem. Soc. Washington DC, USA, p. 297-307.

Arenas P., 1987. Medicine and magic among the Maká indians of the Paraguayan Chaco. *J. Ethnopharmacol.*, 21, p. 279-295.

Arfi Y., Levasseur A., 2013. Differential gene expression in *Pycnoporus coccineus* during interspecific mycelial interactions with Different competitors. *Appl. Environ. Microbiol.* 79 (21), p. 6626–6636. <https://doi.org/10.1128/AEM.02316-13>.

Astier, J.-F., 2005. Medicinal Mushrooms III. *Plantes et santé*, 43.

Azmi A.A.M.A., Jalil R., Kalil M.S., 2016. Production of cellulase from *Pycnoporus sanguineus*. *Indian J. Sci. Technol.*, 9 (21), p. 1–7.

Binder M., Justo A., Riley R., Salamov A., Lopez-Giraldez F., Sjakvist E., Hibbett D.S., 2013. Phylogenetic and phylogenomic overview of the *Polyporales*. *Mycologia*, 105 (6), p.1350–1373.

Blackwell, 2011. The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species, *Am. J. Bot.*, 98(3), p. 426–438.

Bose S.R., 1945. Antibacterial action of polyporin against typhoid, cholera, dysentery and *B. coli*. *Nature*, 156, p. 171.

Boyer R., 2004. Les champignons de Sept-Îles. Page consultée en décembre 2014. En ligne : <http://w2.cegepsi.ca:8080/raymondboyer/index.htm>

Bruyneel F., 2009. Novel phenoxazine dyes: laccase-mediated synthesis, physico-chemical properties and applications. (<https://dial.uclouvain.be/pr/boreal/object/boreal:29666>)

Goodwin C.M., 2010. The laccase from *micromonospora* sp. 044 30-1 as a biocatalyst for synthesis of antioxidant compounds, Centre for Research in Fungal Diversity, Department of Ecology and Biodiversity, The University of Hong Kong, Pokfulam Road, Hong Kong SAR, China

Chaboud A., 2013. Impact de l'approche moléculaire sur la classification systématique des *Agaricomycetidae*. Thèse pour l'obtention du titre de docteur en pharmacie, faculté de pharmacie de Grenoble, 95 pp.

Francia C., Fons F., Poucheret p., Rapior S., 2007. Activités biologiques des champignons. *Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire Naturelle de l'Hérault*, 147(4), p. 77-88.

Francia C., Fons F., Poucheret p., Rapior S., 2008. Activités biologiques des champignons. *Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire Naturelle de l'Hérault*, 148(1), p. 5-17.

Eggert C., Temp U., Dean J.F.D., Karl-Erik L. Eriksson k-K., 1995. Laccase-mediated formation of the phenoxazinone derivative, cinnabarinic acid. *FEBS letters*, p. 202-206.

Claus, H., Faber, G., König H., 2002. Redox-mediated decolorization of synthetic dyes by fungal laccases. *Appl Microbiol Biotechnol.*, 59, p. 672–678.

Courtecuisse R., Duhem B., 2013. *Champignons de France et d'Europe*. Paris : Delachaux et Niestlé SA, 544 p.

Couto S.R., Toca-herrera J.L., 2006. Laccases in the textile industry. *Biotechnol. Mol. Biol. Rev.*, 1(4), p.115–120.

Crovetto R.M., 1964. Estudios etnobotánicos I. Nombres de plantas y su utilidad según los indios Tobas del este del Chaco. *Bonplandia*, 1, p. 279-333.

Siqueira D.A., Mizuta K., Giglio J.R., 1997. *Pycnoporus sanguineus*: a novel source of α -amylase. *Mycological Research*, 101(2), p. 188-190.

Dias D., Urban S., 2009. HPLC and NMR studies of phenoxazone alkaloids from *Pycnoporus cinnabarinus*. *Nat. Prod. Commun.*, 4, p. 489-498.

Eggert C., 1997. Laccase-catalysed formation of cinnabarinic acid is responsible for antibacterial activity of *Pycnoporus cinnabarinus*. *Microbiological Research*, 152, p. 315-318.

MOTTE E., 1980. Les plantes chez les Pygmées aka et les Monzombo de la Lobaye (Centrafrique). *Thèse de 3^{ème} cycle, Société d'études linguistiques et anthropologiques de France*, université Pierre Marie Curie, 573 pp.

Esposito E., Innocentini-Mei L.H., Ferraz A., Canhos V.P., Duránd N., 1993. Phenoloxidases and hydrolases from *Pycnoporus sanguineus* (UEC-2050 strain): applications. *J. Biotechnol.*, 29(3), p. 219-228.

Fidalgo O., 1965. Conhecimento micológico dos índios brasileiros. *Rickia*, 2, p. 1-10.

Fidalgo O., Hirata JM., 1979. Etnomicologia caiabi, txicão e txucarramãe. *Rickia*, 8, p. 1-5.

Floudas D., Binder M., Riley R., Barry K., Blanchette R.A., Henrissat B., Martínez A.T., Otilar R., Spatafora J.W., Yadav J.S., Aerts A., Benoit I., Boyd A., Carlson A., Copeland A., Coutinho P.M., de Vries R.P., Ferreira P., Findley K., Foster B., Gaskell J., Glotzer D., Górecki P., Heitman J., Hesse C., Hori C., Igarashi K., Jurgens J.A., Kallen N., Kersten P., Kohler A., Kües U., Kumar T.K., Kuo A., LaButti K., Larrondo L.F., Lindquist E., Ling A., Lombard V., Lucas S., Lundell T., Martin R., McLaughlin D.J., Morgenstern I., Morin E., Murat C., Nagy L.G., Nolan M., Ohm R.A., Patyshakuliyeva A., Rokas A., Ruiz-Dueñas F.J., Sabat G., Salamov A., Samejima

M., Schmutz J., Slot J.C., St John F., Stenlid J., Sun H., Sun S., Syed K., Tsang A., Wiebenga A., Young D., Pisabarro A., Eastwood D.C., Martin F., Cullen D., Grigoriev I.V., Hibbett D.S., 2012. The Paleozoic Origin of Enzymatic Lignin Decomposition Reconstructed from 31 Fungal Genomes. *Science*, 336, p. 1715–1719

Göçenoğlu A., Pazarlioglu N., 2014. Cinnabarinic acid: Enhanced production from *Pycnoporus cinnabarinus*, characterization, structural and functional properties, *J. Biol. Chem.*, 42(2), p. 281-290.

Gilbertson R.L., Ryvarden L., 1987. North American polypores. vol. 2: Megasporoporia – Wrightoporia. *Fungiflora*, Oslo p. 437–885.

Grienke U., Zöll M., Peintner U., Rollinger J.M., 2014. European medicinal polypores – A modern view on traditional uses. *Journal of Ethnopharmacology*, 154(3), p. 564–583. [Http://doi.org/10.1016/j.jep.2014.04.030](http://doi.org/10.1016/j.jep.2014.04.030)

Gryczka M., 2009. *Pycnoporus sanguineus* (L.) Murrill. Page consultée en octobre 2014. En ligne : <http://mushroomobserver.org/name/show_name_description/641>

Guez, D. - 2014 - *Pycnoporus coccineus*(Fries) Bondartsev & Singer 1941, *Annales Mycologici* 39 (1): 59. Page consultée en octobre 2014. En ligne : <<http://www.mycodb.fr/fiche.php?Genre=Pycnoporus&espece=coccineus&source=se arch>>

ODONNE G., 2010. Approche ethnopharmacologique comparative des traitements phytothérapeutiques de la leishmaniose en Amazonie. *Thèse pour l'obtention du grade de docteur en chimie des substances naturelles, université des Antilles et de la Guyane* 250 p.

Achenbach H., Blümm E., 1991. Investigation of the Pigments of *Pycnoporus sanguineus* - Pycnosanguin and New Phenoxazin-3-ones. *Archiv der Pharmazie*, 324(1), p. 3-6.

Hibbett D.S., Bauer R., Binder M., Giachini A., Hosaka K., Justo A., Thorn R., 2014. *Agaricomycetes*. The Mycota Systematics and Evolution. *Springer*, 7A, p. 373–429. [Http://doi.org/10.1007/978-3-642-55318-9_14](http://doi.org/10.1007/978-3-642-55318-9_14).

Hofrichter M., 2002. Review: lignin conversion by manganese peroxidase (MnP). *Enzyme Microb. Technol.*, 30, p. 454-466.

Imran M., Asad M.J., Hadri S.H., Mehmood S., 2012. Production and industrial applications of laccase enzyme. *J. Cell Mol. Biol.*, 10(1), p. 1–11.

Santos I.J.S., Grossman M.J., Sartoratto A., Ponezi A.N., Durant L.R., 2012 Degradation of the Recalcitrant Pharmaceuticals Carbamazepine and 17 alpha-Ethinylestradiol by Ligninolytic Fungi. 3rd International Conference on Industrial Biotechnology (IBIC), 27.

Justo A., Hibbett D.S., 2011. Phylogenetic classification of *Trametes* (*Basidiomycota*, *Polyporales*) based on a five marker dataset. *Taxon*, 60, p.1567–1583.

Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C., Stalpers J.A., 2001. *Ainsworth & Bisby's dictionary of the Fungi*. 9th edition. 655 p. (CABI éd.).

Kracher D., Ludwig R., 2016. Cellobiose dehydrogenase: An essential enzyme for lignocellulose degradation in nature – A review. *Die Bodenkultur: Journal of Land Management, Food and Environment*, 67(3), p. 145-163.

Kuhad R.C., Singh A., 2007. - Lignocellulose Biotechnology: Future Prospects. I.K.International (P) Ltd, 400 pp.

Kunamneni A., Plou F.J., Ballesteros A., Alcalde M., 2008. Laccases and their applications: a patent review. *Recent Pat. Biotechnol.*, 2(1), 10–24. <https://doi.org/10.2174/187220808783330965>.

Kuo M., 2010. *Pycnoporus cinnabarinus*. Retrieved from the mushroomexpert.Com. Page consultée en octobre 2014. http://www.mushroomexpert.com/pycnoporus_cinnabarinus.html

Lloret L., Eibes G., Lú-Chau T.A., Moreira M.T., Feijoo G., Lema J.M., 2010. Laccase-catalyzed degradation of anti-inflammatories and estrogens. *Biochem. Eng. J.* 51(3)124–131.

Lamoureux N., 2012. http://www.lepoint.fr/culture/les-mysteres-de-l-histoire-la-malediction-d-otzi-13-08-2012-1495687_3.php

Lepp H., 2013. Aboriginal use of fungi. Consulté le 27 octobre 2016, <http://www.anbg.gov.au/fungi/aboriginal.html>

Lee S.K., George, S.D., Antholine W.E., Hedman B., Hodgson K.O., Solomon E.I., 2002. Nature of the intermediate formed in the reduction of O₂ to H₂O at the trinuclear copper cluster active site in native laccase. *J. Am. Chem. Soc.*, 124, p. 6180-6193.

Lemberg R.,1952. Nitrogenous pigments from the fungus *Coriolus sanguineus* (*Polystictus cinnabarinus*). *Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, 30, p. 271-278.

L

Lanteigne Roch L.M. 1997 - Utilisation des enzymes lipase et laccase pour améliorer la blancheur d'une pâte désencrée de papier journal. *Mémoire de recherche pour l'obtention de la maîtrise en science de l'environnement, université du québec à trois-rivières*, p. 1-96.

Levasseur A., Lomascolo A., Chabrol O., Ruiz-Dueñas F.J., Boukhris-Uzan E., Piumi F., Kües U., Ram A.F., Murat C., Haon M, Benoit I, Arfi Y, Chevret D, Drula E, Kwon M.J., Gouret P., Lesage-Meessen L., Lombard V., Mariette J., Noirot C., Park J., Patyshakuliyeva A., Sigoillot J.C., Wiebenga A., Wösten H.A., Martin F., Coutinho P.M., de Vries R.P., Martínez A.T., Klopp C., Pontarotti P., Henrissat B., Record E., 2014. The genome of the white rot fungus *Pycnoporus cinnabarinus*/ a basidiomycete model with a versatile arsenal for lignocellulosic biomass breakdown. *BMC genomics*, 15: 486 p. 1-24

Levi-strauss C.,1952. The use of wild plants in tropical South America. *Economic botany*, 6, p. 252-270.

- Li X., Wu Q., Xie Y., Ding Y., Du W.W., Sdiri M., Yang B.B., 2015. Ergosterol purified from medicinal mushroom *Amauroderma rude* inhibits cancer growth in vitro and in vivo by up-regulating multiple tumor suppressors. *Oncotarget*, 6(19), p. 17832-46.
- Lloret L., Eibes G., Lú-Chau T.A., Moreira M.T., Feijoo G., Lema J.M., 2010. Laccase-Catalyzed Degradation of Anti-Inflammatories and Estrogens. *Biochem. Eng. J.*, 51, 3 p. 124–131. Doi: 10.1016/j.bej.2010.06.005.
- Loera Corral O., Pérez Pérez M.C.I., Barbosa Rodríguez J. R., Villaseñor Ortega F., 2006. Laccases *Adv. Agric. Food Biotechnol.*, 661(2), p. 323–340.
- Lesage-Meessen L., Haon M., Uzan E., Levasseur A., Piumi F., Navarro D., Taussac S., Favel A., Lomascolo A., 2011. Phylogeographic relationships in the polypore fungus *Pycnoporus* inferred from molecular data. *FEMS Microbiology Letters*, 325(1), p. 37–48. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2011.02412.x>
- Low Y.S., Abdullah N., Vikineswary S., 2008. Biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by immobilized *Pycnoporus sanguineus* on ecomat. *J. Appl. Sci.*, 8(23), p. 4330-4337.
- Ludwig R., Ortiz R., Schulz C., Harreither W., Sygmund C., Gorton L., 2013. Cellobiose dehydrogenase modified electrodes: advances by materials science and biochemical engineering. *Anal Bioanal Chem*, 405, p. 3637–3658.
- Madhavi V., Lele S.S., 2009. Laccase: properties and applications. *Bioresources*, 4(4), p. 1694–1717. <https://doi.org/10.15376/biores.4.4.1694-1717>
- Marques C.J.S., 2001. Atividade antiparasitaria e antiviral de *Pycnoporus sanguineus*. *Mémoire en vue de l'obtention du diplôme de maîtrise en biologie*, université de Santa catarina, 73 pp. <https://repositorio.ufsc.br/handle/123456789/112298>.
- Martínez-Alfaro M.A., Pérez-Silva E., Aguirre-Acosta E., 1983. Etnomicología y exploraciones micológicas en la Sierra Norte de Puebla. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología*, 18, p. 51-64.
- Mathieu Y., 2012. Diversité écologique et fonctionnelle des champignons décomposeurs de bois : l'influence du substrat de la communauté à l'enzyme. Thèse présentée pour l'obtention du titre de Docteur de l'Université de Lorraine en Biologie Végétale et Forestière, 280 pp.
- Nobles M.K., 1948. Studies in Forest Pathology. VI. Identification of Cultures of Wood-rotting Fungi. *Can. J. Res., Sect. C.*, p. 281-431
- Pointing S. B., 2001. Feasibility of bioremediation by white-rot fungi. *Appl Microbiol Biotechnol*, 57 p. 20-33
- Nobles M.K., Few B.P., 1962. Studies in Wood-Inhabiting *Hymenomyces* V. The Genus *Pycnoporus* Karst. *Can. J. Bot.*, 40, p. 987-1016.
- Ortiz-Santana B., Lindner D., Miettinen O., Justo A., Hibbett DS., 2013. A phylogenetic overview of the *Antrodia* clade (*Basidiomycota*, *Polyporales*). *Mycologia* 105(6), p. 1391-1411.

- Osiadacz J., Al-Adhami A.J.H., Bajraszewska D., Fischer P., Peczyńska-Czoch W.J., 1999. Application of laccases in organic synthesis: a review. *Biotechnol.*, 72, p. 141–149.
- Panda S., Chowdary P., Jayashree B., 2009. Synthesis, antiinflammatory and antibacterial activity of novel indolyl-isoxazoles *Indian J. Pharm. Sci.*, 71(6), p. 684-687. <https://doi.org/10.4103/0250-474X.59554>.
- Péan R., Gramain D., 2013. *Pycnoporus cinnabarinus* (Jacq.: Fr.) Karsten 1881. (Page consultée en octobre 2014). <http://www.mycodb.fr/fiche.php?Genre=Pycnoporus&espece=cinnabarinus&source=search>
- Pelissier M., 2012. *Pycnoporus sanguineus* (L.) Murrill 1904. Page consultée en octobre 2014). <http://www.mycodb.fr/fiche.php?Genre=Pycnoporus&espece=sanguineus&source=search>.
- Polak J., Jarosz-Wilkolazka A., 2012. Fungal laccases as green catalysts for dye synthesis, *Process Biochem.*, 47, p. 1295–1307. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1359511312001985>
- Quentin C., Monique G., 2011. Sciences.be, « La Chimie Du Vert » Ou Comment allier Industrie Des Couleurs et Écologie ? <http://www.sciences.be/wp-content/uploads/Chimie%20verte.pdf>
- Quiroga E.N., Vattuone M.A., Sampietro A.R., 1995. Purification and characterization of the invertase from *Pycnoporus sanguineus*. *Biochim. Biophys. Acta*, p. 125 75-80.
- Pasceri R., Siegel D., Ross D., J.Moody C., 2013. Aminophenoxazinones as Inhibitors of Indoleamine 2,3-Dioxygenase (IDO). Synthesis of Exfoliazone and Chandrananimycin A. *J. Med. Chem.* 56(8), p. 3310–3317.
- Rivoire B., 2012. Les champignons *Aphylophorales* de la Dent du Villard (Savoie, France). [http://refora.online.fr/lettres/lettre_26/2012_10_17_Bernard_Rivoire_SMF_Les_champignons_aphylophorales_RB_Dent_du_Villard_\(Savoie_France\).pdf](http://refora.online.fr/lettres/lettre_26/2012_10_17_Bernard_Rivoire_SMF_Les_champignons_aphylophorales_RB_Dent_du_Villard_(Savoie_France).pdf).
- Rivoire Bernard, Carbonnel Danièle. Le bois Bouchat : une forêt caractéristique des contreforts est des monts du Lyonnais. Indications sur sa fonge. I.- Les polypores. In: *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 81^e année, n°3-4, Mars-avril 2012. pp. 55-68.
- Rodriguez-couto S., Toca-herrera J.L., 2006. Industrial and biotechnological applications of laccases: a review. *Biotechnol. Adv.*, 24(5), p. 500-513.
- Rodríguez-Rodríguez C. E., Marco-Urrea E., Caminal G., 2010. Degradation of naproxen and carbamazepine in spiked sludge by slurry and solid-phase *Trametes versicolor* systems. *Bioresour. Technol.*, 101(7), 2259–2266.
- Roussel. B., Rapior S., Charlot C., Masson C.-L., Boutié P., 2002. Histoire des utilisations thérapeutiques de l'amadouvier. *Revue d'histoire de La Pharmacie*, 90(336), p. 599–614.
- Ryvarden L., 1972. A critical checklist of the *Polyporaceae* in tropical East Africa. *Norwegian Journal of Botany*, 19, p. 229-238

Ryvarden, L. & I. Johansen., 1980. A preliminary polypore flora of East Africa. - Fungiflora, Oslo, Norway, 636 pp.

Ryvarden L., 1991. Genera of polypores; nomenclature and taxonomy. *Synopsis Fungorum* 5, 363 p.

Skálová T., Dohnálek J., Østergaard L.H., Østergaard P.R., Kolenko P., Dušková J., Štěpánková A., Hašek J., 2009. The structure of the small laccase from *Streptomyces coelicolor* reveals a link between laccases and nitrite reductases. *J. Mol. Biol.*, 385, p. 1165-1178.

Mânia A.Jr., Marques C.J., Smânia E.F., Zanetti C.R., Carobrez S.G., Tramonte R., Loguercio-Leite C., 2003. Toxicity and antiviral activity of cinnabarin obtained from *Pycnoporus sanguineus* (Fr.) Murr. *Phytoter. Res.* 17(9), p.1069-1072.

Smânia E.F.A., Smânia A.Jr., Loguercio-leite C.S., Gil M.L., 1997. Optimal parameters for cinnabarin synthesis by *Pycnoporus sanguineus*. *J. Chem. Tech. Biotechnol.*, 70, p. 57-59.

Smânia E.F.A.; Smânia A.Jr., Loguercio-leite C.S., 1998. Cinnabarin synthesis by *Pycnoporus sanguineus*, strains and antimicrobial activity against bacteria from food products. *Rev. Microbiol.*, 29, p. 317-320.

Smania E.F.A., ., 1998. Cinnabarin synthesis by *Pycnoporus sanguineus* strains and antimicrobial activity against bacteria from food products. *Rev. Microbiol.*, 29(4), p.317-320. [Http://dx.doi.org/10.1590/S0001-37141998000400017](http://dx.doi.org/10.1590/S0001-37141998000400017).

Smith A.W., Camara-Artigas A., Wang M., Allen J.P., Francisco W.A., 2006. Structure of phenoxazinone synthase from *Streptomyces antibioticus* reveals a new type 2 copper center. *Biochemistry* 45, p. 4378-4387.

Sulej J., Janusz G., Osin ska-Jaroszuka M., Malek P., Mazur A., Komaniecka I., Choma A., Rogalski J., 2013. Characterization of cellobiose dehydrogenase and its FAD-domain from the ligninolytic basidiomycete *Pycnoporus sanguineus*. *Enzyme Microb. Technol.*, 53, p. 427-437.

Sullivan G., Henry E.D., 1971. Occurrence and distribution of phenoxazinone pigments in the genus *Pycnoporus*. *J. Pharm. Sci.*, 60, p. 1097-1098.

Couto S.R., Toca-Herrera J.L. 2006. Lacasses in the textile industry. *Biotechnol. Mol. Biol. Rev.*, 1(4), p. 115-120.

Téllez-Téllez M., Villegas E., Rodríguez A., Acosta-Urdapilleta M.L., O'Donovan A., Díaz-Godínez G., 2016. Mycosphere Essay 11 : Fungi of *Pycnoporus* : morphological and molecular identification, worldwide distribution and biotechnological potential. *Mycosphere*, special issue, 26 pp. Doi 10.5943/mycosphere/si/3b/3.

Thoen D., Parent G. Tshiteya A., 1973 - L'usage des champignons dans le Haut-Shaba, République du Zaïre. *Bulletin trimestriel du Centre d'Exécution des Programmes Sociaux et Economiques.*, (C.E.P.S.E.), "Problèmes sociaux zaïrois", 100-101, p. 69-85.

Tomšovský M., Kolařík M., Pažoutová S., & Homolka L., 2006. Molecular phylogeny of European *Trametes* (*Basidiomycetes*, *Polyporales*) species based on LSU and ITS

(nrDNA) sequences. *Nova Hedwigia*, 82(3–4), p. 269–280.
<https://doi.org/10.1127/0029-5035/2006/0082-0269>.

Tripathy S.S., Rajoriya A., Gupta N., 2014. Wild mushrooms of Odisha: prospective candidates of antioxidant sources. *Adv Plants Agric Res.*, 1(4), p. 129–133. DOI: 10.15406/apar.2014.01.00021.

Walker A., 1931. Champignons comestibles de la Basse-Ngoumié (Gabon). *Revue de Botanique appliquée et d'agriculture tropicale*, 11, p. 240-247.

Walti S., Moreau P.-A., Favel A., Courtecuisse R., Haon M., Navarro D., Lesage-Meessen L., 2012. Molecular phylogeny of *Trametes* and related genera, and description of a new genus *Leiotrametes*. *Fungal Diversity*, 55, p., 47–64. <https://doi.org/10.1007/s13225-011-0149-2>.

WERTZ J.-L., 2010. La lignine, rapport de synthèse, document Valbiom-Gembloux ; Agro. Bio. Tech., 23 pp.

Université de Lille
FACULTE DE PHARMACIE DE LILLE
DIPLOME D'ETAT DE DOCTEUR EN PHARMACIE
Année Universitaire 2019 / 2020

Nom : Mopty
Prénom : Sébastien

Titre de la thèse : Particularités du genre *Pycnoporus* : applications industrielles et pharmacologiques

Mots-clés : *Pycnoporus*, composés phénoxazoniques ,laccases, applications, phylogénie, taxinomie, systématique, enzymes

Résumé : Les champignons du genre *Pycnoporus* appartenant à la grande famille des polypores possèdent des caractères morphologiques atypiques autant sur le plan taxinomique que systématique. Les *Pycnoporus* possèdent un rôle très important au niveau écologique : ils dégradent la matière organique (feuille, bois mort) grâce à leur système enzymatique particulier. Ces enzymes aux propriétés particulières (laccases, ligninases , ..) sont utilisées dans différentes applications industrielles et font l'objet de recherches pharmacologiques pour leur propriétés thérapeutiques.

Membres du jury :

Président : Courtecuisse, Régis, Professeurs des Universités, Faculté de pharmacie de Lille

Directeur, conseillé de thèse : Welti, Stéphane, Maître de Conférences, Faculté de pharmacie de Lille

Assesseur(s) : Peset, Fabrice, Docteur en pharmacie, Pharmacie des Blancs-Monts